

1991/002

CAR

1991

TS-1991/002

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

T H E S E

présentée

pour obtenir

Le titre de DOCTEUR EN SCIENCES

par

Claudio J. REIS DE CARVALHO



Sujet : MECANISMES DE RESISTANCE A LA SECHERESSE CHEZ DES
PLANTES JEUNES ET ADULTES DE PALMIER A HUILE
(*Elaeis guineensis* Jacq.).

Soutenu le 15 Janvier 1991 devant la commission d'examen :

MM. B. SAUGIER	Président
G. CORNIC	Rapporteur
A. BERGER	Rapporteur
C. DANIEL	Examineur

Berger Phil Coric
A. Berger
Daniel

2/91
CAR

ORSAY

n° d'ordre :

1527

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

T H E S E

présentée

pour obtenir

Le titre de DOCTEUR EN SCIENCES

par

Claudio J. REIS DE CARVALHO

Sujet : MECANISMES DE RESISTANCE A LA SECHERESSE CHEZ DES
PLANTES JEUNES ET ADULTES DE PALMIER A HUILE
(*Elaeis guineensis* Jacq.).

Soutenu le 15 Janvier 1991 devant la commission d'examen :

MM. B. SAUGIER	Président
G. CORNIC	Rapporteur
A. BERGER	Rapporteur
C. DANIEL	Examineur

PREFACE

Le présent travail a été financé par l'EMBRAPA/IIE (Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária/International Institute of Education), CNPQ (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) et par l'IRHO (Institut de Recherches sur les Huiles et les Oléagineux), comme partie d'un accord entre l'EMBRAPA et le CIRAD.

Toute la partie expérimentale a été réalisée à la Station de Recherche sur le Palmier à Huile de Pobé, qui appartient au gouvernement de la République Populaire du Bénin comme partie du programme de recherches mené par cette station et par l'IRHO.

J'aimerais remercier tout d'abord Mr Bernard Saugier qui a assuré l'orientation du travail, Messieurs Claude Daniel et Francis Corrado qui se sont occupés de la partie administrative et du suivi du travail en collaboration avec l'IRHO. Je dois également remercier tous mes amis ainsi que les fonctionnaires de la Station de Pobé parmi lesquels il faut citer: Moïse Houssou, Dominique Adjadi, Ernest Dahui, René Packpo, Mathias Avolonto et Michel Boghnon. Je remercie également beaucoup et plus particulièrement Emilie Adandonon et Pauline Olounka pour leur amitié et leur soutien personnel.

Ce travail a été réalisé dans des conditions opérationnelles très difficiles, cependant sans l'aide de mes camarades de travail, son exécution aurait été tout simplement impossible.

Je tiens pour cela à remercier vivement les personnes suivantes qui ont constitué l'équipe de terrain:

Noël Tossa- Ouvrier (employé temporaire),

Samuel Yessoufou- Ouvrier (employé temporaire),

Noël Cakpo- Ouvrier (employé temporaire),

Norbert Nouagovi- Fonctionnaire.

Je veux enfin remercier plus particulièrement mes camarades Anselme Lokonon (Laborantin, fonctionnaire) et Victor Eklou (Laborantin, employé temporaire), qui ont bien souvent surmonté leur fatigue physique et leurs problèmes personnels, et qui ont toujours eu pour moi un sourire et une parole d'encouragement devant les difficultés matérielles et humaines qui n'ont pas manqué durant le déroulement de ce travail. Ces personnes ont fait preuve d'une grande capacité professionnelle et c'est pour cela que je leur dédie ce travail.

Finalement, je remercie tous ceux qui, par un geste ou par un sourire, ont rendu moins difficile mon séjour et mon travail en France et au Bénin.

SOMMAIRE

<u>INTRODUCTION GENERALE</u>	7
<u>CHAPITRE I: GENERALITES ET REVISION BIBLIOGRAPHIQUE</u>	10
I - Révision des connaissances actuelles.....	10
1 - Botanique.....	10
1.1 - Origine.....	10
1.2 - Morphologie.....	12
a - Le stipe.....	12
b - Les feuilles.....	13
c - Les inflorescences.....	14
d - Les racines.....	16
2 - Importance économique.....	16
3 - Facteurs liés au développement et à la production.....	18
3.1 - Facteurs du milieu.....	19
a - Climat.....	19
b - Sols.....	24
3.2 - Effets de la sécheresse.....	26
II - Intérêt de la présente étude.....	30
1 - Introduction.....	30
2 - Résumé des travaux antérieurs.....	32
a - Techniques de culture.....	32
b - Physiologie.....	34
3 - Sélection du matériel végétal et objectifs.....	38
<u>CHAPITRE II: ETUDE DU SYSTEME RADICULAIRE DE PLANTES ADULTES</u>	41
I - Introduction.....	41
II - Description du matériel végétal et du lieu.....	42
III - Méthodes.....	45
1 - Echantillonnage de sols.....	48
1.1 - Détermination de la densité apparente (da).....	48
1.2 - Détermination de la densité de particules (dr).....	48
1.3 - Collecte et traitement du sol pour les analyses physiques et chimiques.....	49
1.4 - Détermination des teneurs en eau du sol et de la capacité au champ "in situ".....	49
2 - Echantillonnage de racines.....	50
3 - Evaluation de l'utilisation d'eau dans le profil radiculaire.....	52

IV - Résultats et discussion.....	52
1 - Caractéristiques du sol	52
2 - Profils radiculaires des différentes lignées	61
V - Conclusions.....	75
CHAPITRE III: <u>ETUDE DES RELATIONS HYDRIQUES</u>	77
I - Introduction.....	77
II - Matériels et méthodes.....	79
1 - Matériel végétal et conditions de culture	79
1.1 - Plantes adultes.....	79
1.2 - Plantes jeunes.....	80
2 - Imposition du stress et mesures effectuées	80
2.1 - Imposition du stress.....	80
2.1.1 - Imposition de deux cycles de stress rapide.....	80
2.1.2 - Imposition d'un cycle de stress plus long.....	81
2.1.3 - Effet de l'assèchement sur les teneurs en sucres des différents organes de plantes jeunes.....	81
2.2 - Mesures effectuées.....	81
3 - Méthodologies	82
3.1 - Potentiel hydrique total (WP).....	82
3.2 - Teneur relative en eau (R*).....	84
3.3 - Méthodologie d'analyse des composantes biochimiques.....	87
3.3.1 - Collecte et traitement des échantillons.....	87
3.3.2 - Dosages.....	89
3.4 - Courbes pression-volume.....	90
3.4.1 - Plantes jeunes.....	91
3.4.2 - Plantes adultes.....	92
III - Résultats.....	92
1 - Plantes adultes	92
1.1 - Relation entre le WP et R* des feuilles de différentes lignées mesurées pendant la saison sèche.....	92
1.2 - Analyse des composantes du potentiel hydrique total des tissus foliaires de plantes adultes.....	97
2 - Plantes jeunes	102
2.1 - Effets de deux types de cycles d'assèchement sur les composantes du potentiel hydrique total.....	102
2.2 - Effet de deux cycles d'assèchement sur l'accumulation de solutés dans les tissus foliaires de plantes jeunes.....	111
2.3 - Effets de la sécheresse sur les teneurs en sucres solubles et en amidon des différents organes de plantes jeunes.....	115
IV - Conclusions.....	121

<u>CHAPITRE IV: RESISTANCE PROTOPLASMIQUE</u>	124
I - Introduction	124
II - Matériels et méthodes	126
1 - Matériel végétal	126
1.1 - Plantes adultes	126
1.2 - Plantes jeunes	126
1.3 - Echantillonnage	126
2 - Méthodologies	127
2.1 - Méthode utilisant le P.E.G.	127
2.2 - Méthode utilisant la perte d'eau naturelle	129
III - Résultats	129
IV - Conclusions	138
<u>CHAPITRE V: ECHANGES GAZEUX</u>	140
I - Introduction	140
II - Matériels et méthodes	143
1 - Matériel végétal	143
2 - Méthodologie utilisée dans les mesures chez des palmiers adultes	143
2.1 - Description du système	144
2.2 - Mise en oeuvre	146
3 - Méthodologie utilisée dans les mesures chez les palmiers jeunes	146
3.1 - Description du système de mesure	147
3.2 - Mise en oeuvre	149
4 - Calculs	149
III - Résultats et discussion	153
1 - Plantes adultes	153
1.1 - Comportement stomatique des lignées	153
1.2 - Effet du potentiel hydrique et de la teneur relative en eau	157
1.3 - Effets du VPD sur la conductance stomatique	163
1.4 - Effets de la conductance sur l'assimilation nette et la transpiration	165
2 - Plantes jeunes	169
2.1 - Effet du potentiel hydrique et du teneur relative en eau	169
2.2- Effet du potentiel hydrique sur la photosynthèse et la transpiration	175
IV- Conclusions	179
<u>CONCLUSION GENERALE</u>	182
<u>PERSPECTIVES</u>	188
<u>BIBLIOGRAPHIE</u>	191

INTRODUCTION GENERALE:

La culture du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) revêt une grande importance économique dans le monde moderne. Les pays industrialisés ont une insuffisance en huiles végétales, à laquelle ils remédient par l'exploitation de diverses sources. Parmi celle-ci, les produits de l'exploitation du palmier à huile (huile de palme et de palmiste) se distinguent par leur grande variété d'applications dans le secteur industriel.

Pour les différents pays du Tiers-Monde producteurs de ces matières premières, leur importance peut être non seulement économique, mais aussi socio-culturelle. C'est le cas de l'huile de palme ainsi que de divers autres sous-produits de l'exploitation de ce palmier pour les pays africains.

Le palmier à huile est un oléagineux pérenne et les plantations peuvent être exploitées pendant des périodes allant jusqu'à 25 ans. Ceci, ainsi que le fait que la culture présente un degré élevé de couverture du sol, fait que son exploitation a un coût écologique bien moindre que celui constaté dans la culture d'oléagineux annuels. Mais, de par leurs caractéristiques mêmes de cycle long, de croissance indéterminée et de feuilles persistantes, les plantations sont vulnérables aux variations climatiques. Leurs effets vont de la baisse de productivité jusqu'à la mort des palmiers, ce qui cause de graves préjudices, étant donné les coûts élevés de plantation.

Dans des conditions ambiantes favorables, les rendements en huile obtenus sont supérieurs à ceux des oléagineux annuels, mais ces conditions ne sont pas toujours réunies dans les lieux d'exploitation traditionnels ou même dans les zones nouvelles destinées à l'exploitation de la culture.

Celles-ci peuvent réunir toutes les caractéristiques souhaitables pour l'installation de projets d'exploitation (existence de main-d'oeuvre, coût de la terre, infrastructure routière destinée à l'écoulement etc.), mais possèdent un climat sinon marginal, du moins soumis à des sécheresses périodiques, qui met en danger les investissements.

Dans le cas particulier du Bénin, le cadre est plus dramatique. Dans ce pays traditionnellement producteur d'huile de palme, l'exploitation du palmier à huile représente une source de devises d'un poids considérable pour son économie. Cependant, il a été depuis longtemps constaté que les faibles rendements obtenus découlent du manque d'eau provoqué par ces caractéristiques climatiques.

La situation décrite tend à s'aggraver avec le fait que l'on a observé une dégradation du climat dans les régions traditionnellement productrices de ce pays, dégradation due à un phénomène probable de "sahélisation" constaté ces dernières années. L'analyse de la relation coût/bénéfice de l'irrigation des palmiers ne semble pas être avantageuse et, techniquement, d'exécution difficile.

En conséquence, l'IRHO développe depuis longtemps un programme de recherches sur la résistance à la sécheresse en collaboration avec la Station de Recherche sur le Palmier à Huile. Cette station qui appartient actuellement au gouvernement de la République Populaire du Bénin, est située à Pobé (sud du Bénin), et possède de camps expérimentaux situés dans des lieux représentatifs des conditions édaphiques et climatiques moyennes existant dans les zones d'apparition spontanée et d'exploitation du palmier à huile.

Dans ces camps, différents essais sont déjà en cours, essais qui comparent les lignées de palmiers à huile avec des résultats positifs. Cependant, la longue durée et la grande superficie occupée par ces essais limitent le nombre de matériels génétiques en compétition.

C'est pour ces motifs que, par de précédentes recherches, on a étudié les réactions de plantes jeunes au stress, qui puissent indiquer le potentiel de tolérance à la sécheresse des matériels génétiques adultes, à l'instar de ce qui a été fait avec d'autres espèces.

Etant donné le manque d'infrastructure locale, la plus grande partie des recherches a été exécutée sur des plantes jeunes en France sans qu'il ait été possible de vérifier la correspondance de ces réponses chez des palmiers adultes dans les conditions de sécheresse naturelle, ce qui constitue l'objectif principal du présent travail.

CHAPITRE I : GENERALITES ET REVISION BIBLIOGRAPHIQUE

I- Révision des connaissances actuelles:

1- Botanique:

1.1- Origine:

Le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) est une monocotylédone appartenant à la famille des Arecacés (Palmae).

Pendant très longtemps, des doutes ont subsisté quant à son origine géographique, étant donné qu'il appartient à la tribu des Coccoineae, laquelle est américaine. L'espèce possède la capacité de croisement avec l'*Elaeis melanococa* Gaertn. également connu sous le nom d'*Elaeis oleifera* d'origine sud-américaine, mais le grand nombre de formes trouvées à l'état naturel à l'intérieur d'une zone de dispersion significative sur le continent africain permet d'attribuer son origine à ce continent. Les populations trouvées en Amérique du Sud ont probablement pour origine le commerce des esclaves africains au XVI^e siècle. En Afrique, les populations spontanées ou subspontanées de cette espèce occupent une bande de la côte Atlantique d'une largeur allant de 50 à 200 kms (fig.1) qui s'étend du Sénégal à l'Angola et se prolonge en direction de l'Afrique Centrale. Il est possible de trouver d'autres populations isolées dans des endroits où les conditions climatiques permettent la survie de la plante (SURRE et ZILLER, 1963 ; ZEVEN, 1965 ; REES, 1965 ; HARTLEY, 1977).

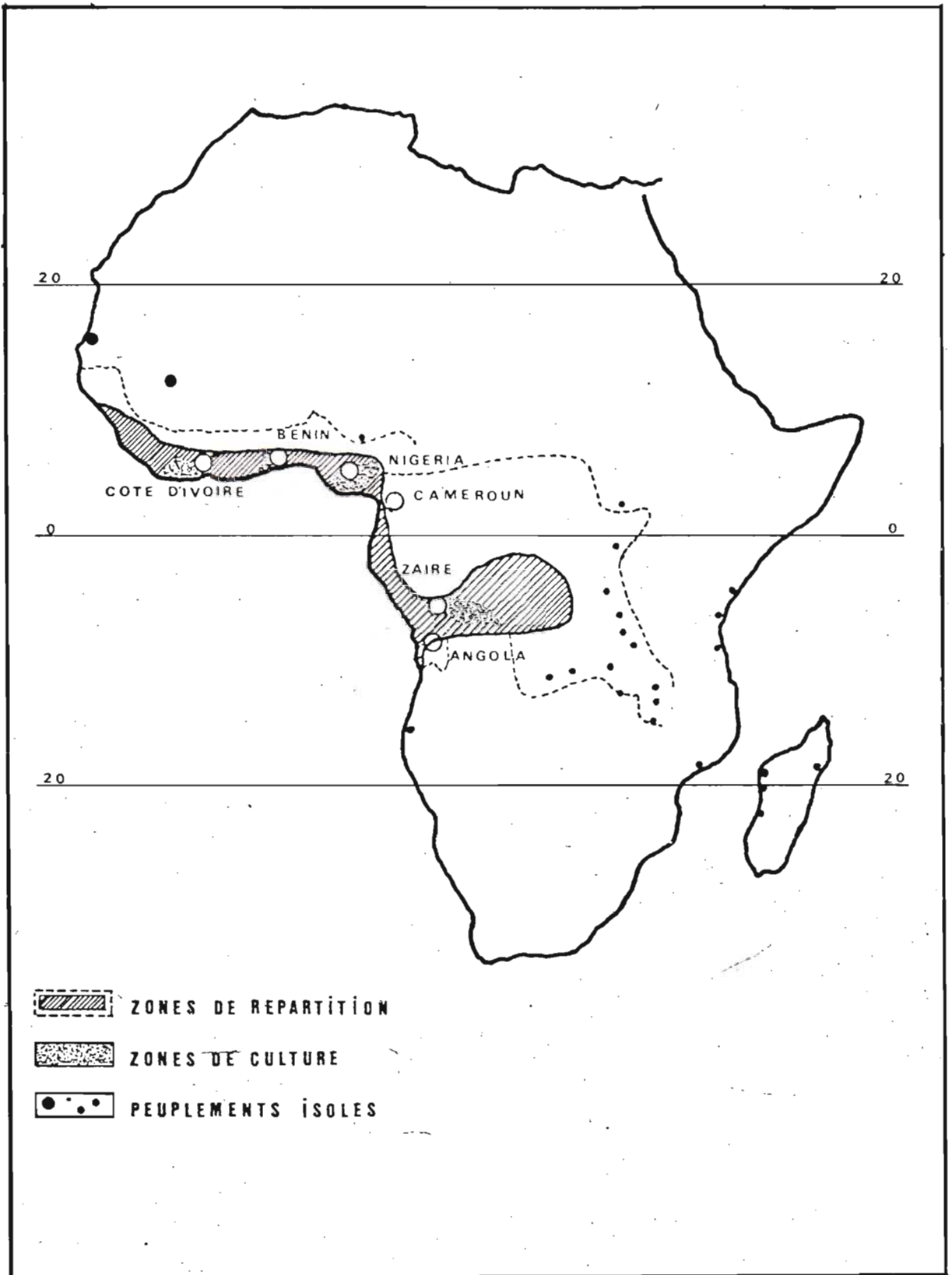


Fig. 1: Distribution des zones d'occurrence du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) sur le continent africain (d'après HARTLEY, 1967).

1.2- Morphologie:

La description présentée ci-après se veut brève; elle devra être plus approfondie dans les chapitres suivants lorsque cela deviendra nécessaire. De plus amples détails peuvent être trouvés chez HARTLEY (1967).

a- Le stipe:

Cet organe est formé essentiellement par l'activité d'un méristème apical et d'une autre zone méristématique adjacente.

Dès les premiers mois qui suivent la germination, une dilatation commence à se former à la base de la plante, connue sous le nom de "bulbe". A ce stade, le bulbe est constitué dans sa plus grande partie par les bases des feuilles produites dans le méristème apical qui restent enchevêtrées en l'absence de croissance des entre-noeuds, par les feuilles originelles en cours de développement et par un disque de tissu fibreux différencié d'où naissent les racines, et que pour cette raison on nomme "plateau racinaire".

Comme pour la majorité des monocotylédones, la croissance en épaisseur s'achève et est assurée par la division tangentielle des cellules des zones méristématiques situées au bas de la base des feuilles formées. Ce processus peut durer jusqu'à quatre ans en moyenne, et est suivi d'un étirement des cellules des entre-noeuds qui se traduit par une croissance en hauteur qui va de 50 à 60 cm par an.

Le méristème apical est actif pendant toute la vie du palmier, formant un stipe unique de 25 à 75 cm de diamètre et d'une hauteur qui varie en fonction de l'âge de la plante. Pour des raisons économiques, la longévité est limitée à 25-35 ans chez les palmiers de culture, bien que l'on connaisse des palmiers de plus de 127 ans (FERWERDA, 1977).

Dans la structure interne du stipe, on peut essentiellement distinguer trois régions qui sont : une écorce externe fine, suivie d'un péricycle et d'un cylindre central qui en occupe la plus grande partie. Dans ce dernier, on trouve une grande quantité de faisceaux vasculaires composés des vaisseaux de la tige et du liber. Chaque faisceau vasculaire est à son tour enveloppé par une gaine de fibres. L'espace entre les faisceaux est occupé par un tissu parenchymateux.

b- Les feuilles:

Les feuilles originelles formées dans le méristème apical passent par un longue phase de différenciation qui peut durer jusqu'à deux ans. A cette phase fait place une période d'étirement de cinq mois en moyenne pendant lesquels sa taille passe de 10 cm à 7 mètres avant l'expansion totale de la feuille. Les phénomènes d'étirement et d'expansion sont sensibles au plus haut point à la carence en eau, et représentent l'un des premiers signes visibles de trouble en alimentation hydrique dû à la sécheresse ou aux maladies vasculaires. Dans ces cas, le nombre de feuilles non ouvertes passe de 2, dans des conditions normales, à 6 ou plus (MAILLARD et al., 1974).

En fonction des conditions ambiantes et de l'âge des palmiers, 18 à 40 feuilles par an peuvent se former. Chez les plantes adultes, deux feuilles sont normalement produites par mois (CORLEY et al., 1981), et l'on peut trouver de 40 à 50 feuilles vertes à la cime.

Après leur expansion, les feuilles ont une vie active d'environ 2 ans. Comme le nombre de feuilles à divers stades de formation à partir du méristème apical est approximativement le même, on peut dire qu'il s'écoule en moyenne 4 ans entre la formation des premières feuilles, et la sénescence et la mort des feuilles (FERWERDA, 1977).

Les feuilles d'un palmier adulte peuvent atteindre une longueur totale allant de 5 à 7 mètres. Une feuille est constituée d'un rachis central dans lequel sont insérées de 100 à 160 paires de folioles lancéolées disposées selon 2 ou 3 plans différents (HARTLEY, 1967). Les folioles les plus longues peuvent atteindre jusqu'à 100 cm de longueur et une largeur moyenne variable selon la lignée. La longueur des folioles se réduit progressivement en direction des régions apicales et basales du rachis. Le rachis se rattache au stipe par un pétiole d'une longueur moyenne de 1,5 mètres, et la zone de transition rachis/pétiole se reconnaît par la présence de folioles non développées qui se présentent sous la forme d'épines.

La surface des feuilles (issue de la sommation des surfaces individuelles des folioles) croît successivement jusqu'à l'âge de 10 ans, allant de 1 m² lors de la plantation à 12 m² ou plus chez des palmiers vigoureux (CORLEY et al., 1981). La surface foliaire totale, et donc l'Indice de Surface Foliaire (I.S.F), est influencée par les conditions ambiantes et de traitement, étant l'un des critères importants dans l'évaluation du développement des palmiers de culture.

c- Les inflorescences:

Le palmier à huile est une plante monoïque et ses inflorescences mâles et femelles sont de type spadice.

L'émission d'inflorescences suit le rythme de l'émission foliaire, une fois que sa différenciation se produit immédiatement après la formation du primordium foliaire dans le méristème apical.

Sous l'aisselle de chaque feuille des palmiers en production, on peut trouver une inflorescence mâle ou femelle. Comme plusieurs inflorescences du même sexe peuvent avoir lieu de façon successive, il est probable qu'il existe une différenciation sexuelle cyclique.

De l'avis de FERWERDA (1977), le sexe des inflorescences est défini 9 mois après sa différenciation à partir du méristème apical. Cependant, le développement complet des structures reproductives se déroule lentement pendant une période de plus de 24 mois, et va en s'accélégrant pendant les 5 à 6 mois qui précèdent l'anthèse.

Des études de microscopie à balayage ont montré que les fleurs aux sexes morphologiquement différenciés se trouvent aux aisselles des feuilles en croissance qui correspondent aux positions -4 à -2 (Van HEEL et al. 1987). A partir de là, les structures croissent lentement jusqu'au point où la feuille porteuse atteint la position phyllotaxique 9, suivi d'une phase de développement rapide jusqu'à l'anthèse, qui se produit normalement dans la position phyllotaxique 16.

Les fleurs des inflorescences femelles s'ouvrent individuellement pendant 3 jours, demeurant viables pendant 3 à 4 jours, tandis que chez les inflorescences mâles la libération du pollen s'étend sur une période allant jusqu'à 4 jours.

Bien que l'auto-fécondation puisse avoir lieu, la plus grande partie des fécondations est croisée. Une fois fécondées, les fleurs femelles se développent, engendrant des fruits qui atteignent normalement leur maturité dans la position phyllotaxique 28.

Le processus de formation des fruits dure jusqu'à 6 mois; il aboutit à la formation de drupes sessiles composées d'un mésocarpe charnu et d'un endocarpe extrêmement lignifié et dur contenant une, deux ou plus rarement 3 graines.

Les tissus du mésocarpe contiennent 40 à 50% d'une huile jaune-rougeâtre ("huile rouge" ou "huile de palme") composée de portions quasi-équivalentes d'acides gras saturés et insaturés, tandis que les graines sont riches (48-52%) d'une huile incolore composée principalement d'acides gras saturés ("huile de palmiste").

d- Les racines:

Le palmier à huile présente un système racinaire de type fasciculé. Les éléments constitutifs de ce système, engendrés dans la partie basale du bulbe, dans une région connue sous le nom de "plateau racinaire", sont des racines épaisses et nombreuses qui se ramifient abondamment, en produisant d'autres racines plus fines. Ainsi, on peut distinguer chez un palmier adulte différents ordres de racines, qui peuvent être classifiés selon des critères de diamètre, de longueur, de coloration et de disposition dans le sol, en racines primaires (RI), secondaires (RII), tertiaires (RIII) et quaternaires (RIV).

2- Importance économique:

Le palmier à huile fait partie de la végétation naturelle de plusieurs régions d'Afrique. Ainsi, depuis longtemps, les peuples africains l'ont déjà exploité de façon extractive, destinant ses produits à de multiples usages qui ont subsisté jusqu'à nos jours.

Le principal produit visé par cette exploitation était "l'huile de palme" ou "huile rouge", extraite de la pulpe des fruits. Cette huile, consommée à grande échelle dans la préparation des aliments, est également utilisée comme combustible dans les lampes domestiques (lanternes) et, dans une moindre mesure, dans la fabrication artisanale du savon.

A partir des graines on obtient l'huile de palmiste, surtout utilisée comme base de recettes médicamenteuses.

Le rachis des feuilles, ainsi que la bagasse fibreuse résultant de l'extraction de l'huile de la pulpe des fruits, sont utilisés comme combustible domestique dans les cuisines. Les rachis des feuilles sont encore utilisés après séchage dans les constructions de palissades, et même

les fibres obtenues à partir des rachis verts servent dans la fabrication de cordes ainsi qu'en sparterie.

La sève des palmiers, généralement extraite après l'abattage de l'arbre, est riche en sucres. Après sa fermentation et sa distillation, on obtient une boisson à haute teneur en alcool largement commercialisée, et connue sous le nom de "SODABI" au Bénin (BANGUI en Côte d'Ivoire).

Après avoir subi un processus de séchage et de conservation, le stipe, coupé en sections longitudinales, est utilisé dans la construction d'habitations.

Ce n'est qu'à la fin du XVIIIe siècle que les produits de cette plante ont commencé à être commercialisés sur le marché international. A cette époque, le Nigéria et le Zaïre en assuraient la plus importante production, le reste provenant des autres régions d'Afrique Tropicale.

Une des premières tendances de changement du système extractif date des années 20 à 50 du XIXe siècle, au Bénin, lorsque le roi Ghezo d'Abomey stimula les premières plantations (CORNEVIN, 1981 cit. HOUSSOU, 1985). Cependant, l'exploitation des palmeraies naturelles a persisté pendant encore longtemps comme la principale source d'huiles pour la satisfaction d'une demande croissante.

Après la fin de la seconde guerre mondiale, quelques pays européens se sont chargés d'intensifier la culture des oléagineux tropicaux pour la fourniture de leurs besoins. Le Nigéria et le Zaïre occupaient encore respectivement les 1^{er} et 2^{ème} rangs dans l'exportation de l'huile de palme, suivis en 3^{ème} position par le Bénin, lequel à son tour était le plus grand exportateur de palmiste et d'huile de palme parmi toutes les colonies françaises d'Afrique.

En dépit de l'augmentation des productions mondiales de matières grasses, parmi lesquelles les huiles végétales, l'augmentation attestée

liée aux huiles dérivées du palmier à huile fut lente pendant la période située entre 1945 et 1959.

A partir des années 60, il y eut une augmentation considérable qui peut être attribuée d'une part aux progrès de la recherche visant à l'augmentation de la productivité du palmier à huile, mais qui fut surtout le résultat de l'expansion des zones de culture. Pour la seule Afrique francophone, 140.000 hectares furent plantés entre 1961 et 1977 (HOUSSOU, 1985), sans compter les autres pays d'Amérique Latine et le sud-est asiatique où le rythme de plantation a continué à s'accélérer jusqu'à nos jours.

Actuellement, grâce aux progrès obtenus dans la sélection du matériel génétique et à l'amélioration des techniques de culture, on peut obtenir des productivités de 4 à 5 tonnes d'huile à l'hectare dans des conditions édapho-climatiques non restrictives.

L'huile de palme, l'huile de palmiste et le tourteau de palmiste sont les trois produits du palmier à huile commercialisés actuellement sur le marché international. Les deux premiers sont destinés à être utilisés dans l'industrie alimentaire (huile de cuisine, margarines, mayonnaises et biscottes) ainsi que d'autres (fabrication de savons et détergents, laminage des tôles à froid, bougies, pommades et glycérine). Le tourteau de palmiste est employé dans la composition de rations pour animaux.

Actuellement, l'huile de palme occupe le second rang mondial dans les huiles avec 10,3 millions de tonnes/an en 1989, étant seulement dépassée le soja (15,3 millions de tonnes/an) (KOUTOU, 1990).

3- Facteurs liés au développement et à la production:

Les progrès obtenus par l'amélioration génétique du palmier à huile ont donné des lignées au potentiel productif élevé. Mais ce potentiel

dépend de conditions climatiques et pédologiques favorables afin qu'il puisse se réaliser entièrement.

3.1- Facteurs du milieu:

Les zones où le palmier à huile est cultivé sont situées dans la zone intertropicale du globe, dispersées dans des régions diverses telles que l'Afrique, l'Amérique du Sud et le Sud-Est asiatique, zones qui sont pourtant soumises à une multiplicité de combinaisons des facteurs edapho-climatiques.

Etant une culture pérenne, sa croissance et sa production continues sont directement affectées par la variation saisonnière des conditions climatiques qui doivent de préférence être proches de l'optimum pendant toute l'année.

a- Le climat:

Les conditions qui satisfont aux nécessités de la culture et qui, selon HARTLEY (1977), permettent d'atteindre une productivité maximale sont:

- Des précipitations de 2.000mm bien réparties pendant une année sans que ne surviennent de saisons sèches définies. De préférence pas plus de trois mois de pluviométrie inférieure à 100mm.
- Un minimum de 5 heures d'ensoleillement par jour pendant toute l'année, pouvant atteindre 7 heures par jour pendant quelques mois.
- Une température moyenne maxima de 29° à 33°C et minima de 22° à 24°C.

Pourtant, pour des raisons historiques ou économiques, la majorité des centres d'exploitation se situe dans des régions qui ne présentent pas toutes ces conditions réunies.

Les totaux pluviométriques annuels de 30 régions de culture situées en Asie, en Afrique et en Amérique du Sud sont extrêmement variables (HARTLEY, 1977). On a trouvé des extrêmes allant de 8.430mm à Idenau (Cameroun) à 1.231mm annuels à Pobé (Rép. Pop. du Bénin). Les plus grandes différences se trouvent sur le continent africain, tandis qu'en Asie, la quasi-totalité des lieux présentent des totaux pluviométriques situés dans le total souhaitable.

La distribution annuelle de la pluviosité est rarement uniforme (Fig.2); il existe des endroits tels que Medan (Sumatra) où les pluies sont bien réparties durant toute l'année, tandis qu'à Pobé, le total pluviométrique réduit est mal réparti, avec au minimum cinq mois de pluies au-dessous des 100mm (moyenne sur 45 ans).

Bien qu'ils illustrent la variabilité existant entre les lieux de culture, les totaux et la répartition des pluies ont une validité limitée en tant que mesure de la disponibilité en eau pour la culture. C'est pour cette raison que des mesures plus complètes sont nécessaires, qui prennent en compte l'évapotranspiration potentielle ainsi que le stock d'eau dans le sol.

Le nombre d'heures d'ensoleillement varie également selon les endroits, tant dans le total que dans la distribution annuelle. La figure 3 montre des endroits comme Medan où la distribution approche de l'idéal, tandis qu'à Bajo Calima (Colombie), ces valeurs se situent toujours au-dessous de la limite minima (5heures/jour) pendant toute l'année. Le total de 1800 heures/an est considéré comme idéal, alors que les valeurs au-dessous de 1500 heures/an sont considérées comme limitatives. Malgré tout, on obtient des productivités de l'ordre de 18 tonnes de régimes à l'hectare

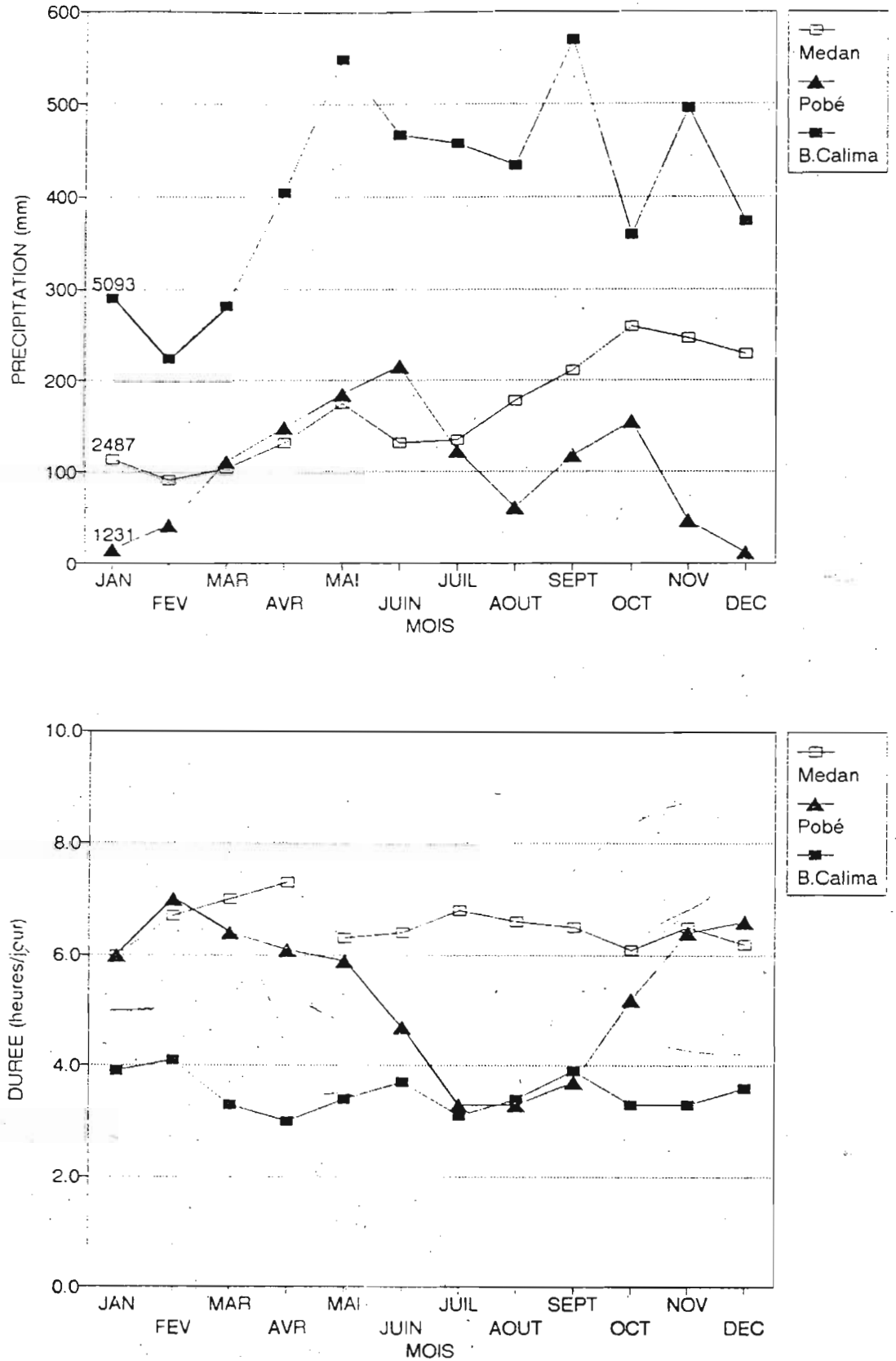


Fig. 2 et 3 - Distribution annuelle de la précipitation (mm/mois) et du nombre d'heures d'ensoleillement (moyennes mensuelles) à Medan (Sumatra), à Pobé (Rép. Pop. du Bénin) et à Bajo Calima (Colombie).

dans des endroits (Equador) ayant à peine 900 heures/an d'ensoleillement. Ces productions sont possibles dès lors qu'il n'y a pas de déficience hydrique et que la radiation diffuse (du ciel) est important (OCHS, 1977).

Les températures trouvées dans la zone de distribution géographique de la culture sont moins variables. Les moyennes annuelles se situent entre 24° et 29°C, et en général les moyennes des maxima et des minima mensuelles se situent dans la limite souhaitable. Des températures maxima absolues de 38°C et minima absolues de 8°C sont des exceptions, étant donné que des valeurs journalières absolues dépassant 34°C ou descendant au-dessous de 14°C n'arrivent que rarement (HARTLEY, 1977).

La grande taille du palmier à huile à l'état adulte rend difficile l'étude de l'effet des facteurs ambiants sur la croissance, le développement et la production. En ce qui concerne la température, les résultats expérimentaux en milieux ambiants contrôlés se limitent à des plantes jeunes, tandis que chez les palmiers adultes, les données disponibles proviennent d'observations systématiques effectuées en divers endroits.

L'exposition des plantes jeunes à des températures supérieures à 38°C pendant quelques heures n'a pas d'effet létal. De même, des expositions plus prolongées à des valeurs inférieures à 17°C provoquent l'arrêt de la croissance végétative, mais pas la mort. Le taux d'émission foliaire augmente presque linéairement dans l'intervalle de 12° à 22°C tandis qu'au-dessous de 15°C, la croissance est pratiquement stoppée. La longueur et le poids de matière sèche totale des feuilles émises augmentent également de façon linéaire dans l'intervalle de 15 à 28°C (HENRY, 1957 ; FERWERDA, 1977).

Les températures basses affectent la production des palmiers adultes car elles augmentent les taux d'avortement avant l'anthèse, prolongent la période de maturation des fruits et réduisent la croissance végétative

(SURRE et ZILLER, 1963). On trouve des palmiers qui portent des fleurs et des fruits même dans les populations subsontanées des régions tropicales élevées (1300m), et donc soumises à des longues périodes de températures de l'ordre de 20°C. Mais en conditions de culture, il a été constaté que la survenue de périodes froides (18°C) modifie la répartition de la production, laquelle se concentre sur quelques mois de l'année (FERWERDA, 1977 ; OCHS, 1977).

On trouve les plus importantes productivités dans les régions soumises à de faibles variations de températures moyennes mensuelles. Apparemment, les valeurs plus élevées stimulent l'émission foliaire, et leurs effets sont opposés et moins drastiques que ceux des basses températures dès lors qu'ils ne sont pas liés à des conditions de faibles humidités de l'air et du sol.

En ce qui concerne des processus spécifiques tels que la photosynthèse, on sait que la valeur de température optimale (29°C) se situe dans une fourchette large de 24°C-34°C au-delà laquelle la photosynthèse décroît (HONG et CORLEY, 1976 ; CORLEY, 1976).

Des résultats plus récents montrent que dans des conditions d'alimentation hydrique suffisante, l'élévation de la température foliaire augmente la conductance stomatique et que, jusqu'à 38°C, les effets sur la photosynthèse maxima sont peu importants (DUFRENE, 1989).

Comme la plus grande partie des zones cultivées se trouvent dans la zone intertropicale, les humidités relatives de l'air sont généralement élevées et considérées comme non limitatives (OCHS, 1977). En Afrique Occidentale, on observe que la survenue de l'"harmattan" provoque la fermeture des stomates même si les réserves en eau du sol sont encore suffisantes. En vérité, l'espèce est extrêmement sensible au déficit de pression de vapeur d'eau de l'air (VPD). Pour des valeurs plus élevées que 1kPa, la conductance stomatique se réduit, provoquant une diminution

importante de la transpiration, mais l'assimilation photosynthétique est seulement affectée à partir de valeurs supérieures à 1,7kPa (DUFRENE, 1989).

Plusieurs travaux ont été réalisés avec l'intention d'expliquer l'influence des différentes composantes climatiques sur la production totale et sa distribution annuelle (DEVUYST, 1948 ; ZILLER et al., 1955 ; BROEKMANS, 1957 ; BREDAS et SCUUVIE, 1960 ; MICHAUX, 1961 ; HEMPTINNE et FERWERDA, 1961 ; SPARNAAIJ et al., 1965 ; OLIVIN, 1966 ; ONG, 1982a, 1982b, 1983). Les résultats montrent que la croissance et le développement des structures responsables du produit final (fruit) débutent trois ans avant la récolte et pendant ce temps-là, elles peuvent être affectées par une interaction des facteurs ambiants, avec une prépondérance plus ou moins grande dans ses différents phases (OCHS, 1963 ; ONG, 1982b). De ces travaux il ressort que l'alimentation hydrique est un facteur de grande influence sur la production, qui affecte tant le volume global que sa répartition annuelle.

b- Sols:

On trouve les populations spontanées, subspontanées et cultivées dans des types de sol qui présentent des caractéristiques physiques et une fertilité naturelle variables. Il n'y a apparemment pas de sol spécifique au palmier à huile.

- Caractéristiques physiques:

Etant donné l'importance des effets de l'alimentation en eau sur la production, ce sont de préférence les sols qui présentent de bonne caractéristiques physico-hydriques et qui, par là même, favorisent un bon développement du système racinaire. Ainsi, on écarte ceux qui présentent un drainage interne et/ou externe déficient, une nappe phréatique élevée et

une profondeur limitée par la présence de concrétions, d'éléments épais, de couches imperméables et d'autres obstacles physiques (OCHS, 1977).

La granulométrie va de sablo-argileuse à franchement argileuse, cependant la préférence va aux sols qui contiennent 25-35% d'argile, en raison de leur bonne capacité de rétention d'eau. Même dans les sols les plus sablonneux, il est possible d'obtenir de bonnes productivités du moment que le régime pluviométrique est adapté (FERWERDA, 1977).

Une partie importante du système racinaire se situe dans les horizons les plus superficiels du sol (RUER, 1968); pourtant, l'importance des racines les plus profondes a été chaque fois rendue plus évidente. Chez les palmiers adultes (13 ans), ces racines sont capables de mobiliser l'eau des couches du sol situées à des profondeurs atteignant 5 mètres, permettant une alimentation hydrique minima dans les périodes de sécheresse (DUFRENE, 1989).

- Caractéristiques chimiques:

Malgré le volume important d'informations concernant la fertilité naturelle et les facteurs liés à la dynamique des éléments nutritifs (argiles, capacité d'échange des cations et autres) des sols occupés par le palmier à huile, on connaît peu de choses sur la relation entre ces derniers et la production. D'un autre côté, il existe de nombreuses études sur les symptômes externes des carences en macro- et en certain micro-éléments, ainsi que sur les effets des déficiences minérales sur la croissance et la production (HARTLEY, 1977).

Les déficiences nutritionnelles peuvent affecter la production avant même de provoquer une diminution visible dans la croissance végétative ou dans l'apparition de symptômes chez les feuilles. Chez les palmiers adultes, la carence individuelle en presque tous les éléments nutritifs se reflète sur les composantes de la production, affectant le nombre de

régimes produits soit en facilitant l'apparition d'inflorescences masculines, soit en augmentant les taux d'avortement des structures féminines en formation. Ces effets sont également provoqués par la déficience en eau, mais les expériences de fertilisation ont montré que la production peut être augmentée en corrigeant les besoins minéraux, même dans des régions soumises à des déficits hydriques.

Le palmier à huile peut être exploité dans des sols ayant une basse fertilité naturelle; cependant, dans des régions aux climats marginaux ou soumis à des déficits en eau importants, l'utilisation de sols qui présentent de bonnes caractéristiques de rétention d'eau et qui permettent un bon développement du système racinaire en profondeur, peut retarder et/ou réduire les effets drastiques de l'insuffisance en eau sur la production. Par conséquent, ces caractéristiques assument une importance majeure par rapport aux propriétés chimiques qui sont plus aisément modifiables.

3.2- Effets de la sécheresse:

Selon leur durée et leur intensité, les effets des périodes sèches peuvent aller de la réduction progressive de la productivité jusqu'à la compromission des structures végétatives, et à la mort de la plante. Des résultats obtenus par l'IRHO au Bénin, en Côte d'Ivoire et au Cameroun montrent que la production annuelle maximale des plantations installées dans des sols aux caractéristiques moyennes présente une relation avec le déficit hydrique annuel des endroits cités. A l'intérieur des limites considérées, la production maximale se réduit, passant de 30 à 10 tonnes de régimes/ha/an lorsque le déficit hydrique annuel moyen augmente entre 0 et 600mm (OCHS et DANIEL, 1976 ; OCHS, 1977). De la même façon, les résultats d'expériences réalisées avec des matériels d'origine génétique semblables plantés à Pobé (Bénin) et à La Mé (Côte d'Ivoire) révèlent que la

productivité a été trois fois plus importante dans cette dernière en fonction de la plus grande alimentation hydrique (ZILLER et al., 1955).

Les diminutions de productivité résultent des effets de la carence en eau sur presque toutes les composantes de la production. La formation du fruit (objet de l'exploitation) est défavorisée dans ces différentes phases, telles que:

- Début de la floraison et sexuation: 42 à 30 mois avant la récolte. La sécheresse favorise la formation d'un plus grand nombre d'inflorescences mâles.

- Croissance des inflorescences et des régimes: les inflorescences déjà différenciées sont sujettes à l'avortement pendant la phase de croissance rapide qui précède l'anthèse (15-9 mois avant la récolte) ainsi qu'au début de la croissance des régimes.

- Les régimes qui se développent durant la période sèche ont une taille finale réduite et teneur plus faible en huile dans la pulpe des fruits (OCHS et DANIEL, 1976). Dans les cas de sécheresses plus intenses, même les fruits au stade avancé de maturation perdent leur turgescence, ce qui provoque des fissures sur l'apex. Puis la pulpe dégénère et la base des fruits se corrompt, provoquant sa chute comme dans le cas d'une maturation irrégulière, partant de l'apex et descendant jusqu'à la base du régime (HOUSSOU, 1985).

Enfin, dans des climats aux saisons sèches définies et aux déficits hydriques importants comme au Bénin, 60% de la production annuelle tend à se concentrer sur une période de 3 à 4 mois (OLIVIN, 1966).

Outre ses effets sur les structures reproductives, la sécheresse interfère dans la croissance et le développement des parties végétatives, agissant sur les échanges gazeux et modifiant les événements phénologiques.

Pendant la saison pluvieuse ou sur des périodes pendant lesquelles la disponibilité en eau du sol et le VPD ne sont pas limitatifs, les stomates du palmier à huile restent ouverts pendant toutes les heures éclairées du jour. Pendant les périodes sèches, avec la réduction du stock d'eau disponible dans le sol, les stomates se ferment progressivement. En début de sécheresse, ils se ferment pendant les heures les plus chaudes (CORLEY, 1973), et au cours d'une sécheresse prolongée, ils peuvent rester fermés pendant plusieurs semaines. Dans cette situation, les plantes peuvent ne pas présenter des signes de flétrissement une fois que les pertes en eau par les stomates sont très réduites; pourtant, l'assimilation photosynthétique est minimale et la croissance pratiquement stoppée, et l'on observe une accumulation de "flèches" ou de feuilles non ouvertes à l'apex des palmiers (OCHS et DANIEL, 1976).

Dans le cas de sécheresse prolongée, les palmiers continuent à perdre de l'eau par voie cuticulaire (OCHS, 1963 ; ADJAHOUSSOU, 1983), ce qui occasionne une perte de turgescence. Les signes visibles de cette perte de turgescence sont au départ la cassure du pétiole des feuilles les plus âgées, bien qu'elles soient encore vertes et fonctionnelles. Aux stades les plus avancés, un nombre toujours plus grand de feuilles se cassent et finalement le bouquet foliaire central se plie, suivi par la mort de l'arbre.

Les observations systématiques réalisées à la station de Pobé ont permis à MAILLARD et al., 1974, d'organiser ces signes visibles en étapes plus ou moins avancées des effets de la sécheresse, et ainsi de constituer un paramètre empirique appelé "Indice de Sensibilité" (I.S.). Selon ces auteurs, dans les périodes secs prolongés, lorsque le déficit hydrique

atteint et dépasse la valeur de 600mm, on observe des signes de troubles végétatifs qui vont en ordre croissant de gravité:

- Premier stade (S1): accumulation de feuilles non ouvertes (flèches) à l'apex du palmier. Dans des conditions normales, leur nombre est de 2-3, tandis qu'en conditions sèches, il peut être de 5-6. On trouve également de 1-3 feuilles vertes au pétiole plié ou avec la zone médiane du rachis brisée; quelques feuilles plus anciennes sèchent et restent attachées à la base de la frondaison.
- Second stade (S2): le nombre de feuilles vertes pliées ou cassées passe à 4-6. A ce stade, l'effet de la sécheresse commence à se faire sentir également parmi les régimes en formation qui commencent à sécher eux-mêmes, ce qui a pour conséquence qu'une partie des fruits n'arrive pas à maturation.
- Troisième stade (S3): il se caractérise par la cassure et l'assèchement de toutes les feuilles de la base de la frondaison, et l'apex de cette dernière plie sous le poids des feuilles non ouvertes. A ce point, la mort du palmier peut encore être évitée grâce à des étais et à l'irrigation, mais plusieurs années seront nécessaires avant qu'il reprenne sa croissance et sa production normales.
- Quatrième stade (S4): mort de l'arbre.

Afin de rendre possible la quantification et le calcul des effets de la sécheresse au sein d'une population, des coefficients arbitraires ont été attribués (en tenant compte de la fréquence et de la gravité des symptômes) à chaque stade, ce qui aboutit à la relation suivante:

$$I.S = (10.M + 5.S3 + 3.S2 + 2.S1)/N$$

où:

M = nombre d'arbres morts.

S1, S2, S3 = nombre de plantes présentant les caractéristiques des stades 1, 2 ou 3.

N = nombre d'arbres utiles (productifs et sains).

L'application de cet indice aux résultats des relevés effectués dans les différents camps généalogiques de la station de Pobé pendant les périodes de déficits hydriques importants (400-700mm) montre que:

- Parmi les différentes lignées observées, on a trouvé une nette différence de comportement à l'égard de la sécheresse.
- La plus grande quantité de régimes en développement pendant la saison sèche peut augmenter la sensibilité d'une lignée donnée.
- Les lignées les plus productives ne sont pas obligatoirement les plus sensibles (HOUSSOU, 1985).

II- Intérêt de la présente étude:

1- Introduction:

Bien qu'ils aient essentiellement concerné l'amélioration génétique en vue d'augmenter la productivité, les programmes de recherche effectués à la station expérimentale de Pobé reflétaient depuis longtemps une préoccupation concernant les effets du déficit hydrique. Les "études des

variations climatiques saisonnières et annuelles sur la phénologie et la production", ainsi que les "essais de techniques de cultures visant à l'économie d'eau" (RANCOULE et CAUHAPE, 1943 ; RANCOULE, 1944) présentes dans les rapports annuels de cette station, et cités par HOUSSOU (1985), en sont la preuve.

Dans une révision sur l'état d'avancement des recherches sur le palmier à huile, PREVOT (1963) soulignait déjà l'importance et la nécessité de travaux sur l'alimentation hydrique qui chercheraient à élucider les facteurs physiologiques liés à la résistance à la sécheresse. Après 1960, la survenue de périodes de sécheresse particulièrement sévères accompagnées de déficits hydriques accentués, a causé la mort d'un grand nombre de palmiers adultes. Ce fait a impulsé la recherche ayant principalement pour objectif l'obtention de tests précoces qui puissent être utilisés dans la sélection d'un matériel génétique plus tolérant à des situations d'équilibre hydrique défavorable.

Située dans la partie sud du Bénin, la Station Expérimentale de Pobé se trouve dans la zone à palmiers de ce pays. Le climat de cette région est de type tropical, avec des totaux pluviométriques annuels qui excèdent rarement 1200mm, répartis en deux saisons pluvieuses de mars à octobre séparées par la venue d'un ou plusieurs mois secs de juillet à septembre. La grande saison sèche s'étend de novembre à mars, et ses effets peuvent être accentués par la venue du "harmattan" pendant les mois de décembre et janvier.

Au vu de ses particularités climatiques, de l'existence d'une infrastructure physique et des ressources humaines, ainsi que l'importance que revêt la culture pour le pays, l'IRHO a décidé de concentrer son champ de recherches sur la résistance à la sécheresse dans cette station, plus précisément au domaine expérimental de Akpadanou où les différents essais

pouvaient être installés dans des sols représentatifs des sols les plus communs dans la zone à palmiers du Bénin (terres de barre).

2- Résumé des travaux antérieurs:

La révision de la bibliographie disponible montre que les travaux déjà exécutés peuvent être regroupés fondamentalement dans les domaines de la physiologie, des techniques de culture visant à l'économie d'eau et des essais de comparaison du comportement des différents matériels génétiques en conditions d'alimentation hydrique limitée.

Dans leurs premiers travaux qui avaient pour objectif d'étudier en détail les relations hydriques du palmier à huile, WORMER et OCHS (1959) ont utilisé une adaptation de la "méthode d'infiltration de Molish" afin d'évaluer le degré d'ouverture des stomates. Il a été observé que le palmier à huile est extrêmement sensible aux déficits en eau du sol, fermant ses stomates progressivement pendant les heures les plus chaudes de la journée à mesure que les réserves en eau s'épuisent. Pratique et d'application aisée sur une grande échelle, la méthode d'infiltration (OS) a passé pour être utilisée de façon routinière comme indicateur de l'état d'hydratation des plantes dans les diverses expériences de techniques de culture et d'amélioration génétique. Dans cette méthode, le degré d'ouverture des stomates est mesuré selon une échelle qui va de 1 à 12, et une valeur inférieure ou égale à 5 est considérée comme indicatrice de l'état physiologiquement sec.

a- Techniques de culture: les principaux aspects abordés furent la densité de plantation, l'élimination des inflorescences (castration), et le traitement de la couverture du sol.

Bien qu'il n'existe pas de résultats concluants, l'utilisation des densités qui permettent la culture mixte avec des espèces à cycle court

(récoltées au début de la sécheresse), favorise la conservation d'eau dans le sol, principalement par l'action du "mulching" exercée par les restes de culture annuelles (OCHS, 1963).

Les résultats des essais de castration ont montré que la réduction du nombre de régimes en cours de développement pendant les époques sèches diminue les dégâts causés par le manque d'eau chez les palmiers en début de production (3-6 ans). En principe, la réduction du drainage des éléments photoassimilés en direction des fruits en formation favorise la croissance végétative. Effectivement, les palmiers qui ont souffert de castration ont présenté des parties aériennes plus développées ainsi qu'une masse de racines deux fois plus grandes que les palmiers-témoins non castrés. Cependant, malgré cette augmentation significative du système racinaire, la fermeture des stomates pendant la période sèche ($OS \leq 5$) s'est déroulée de façon simultanée pour les plantes castrées et pour les plantes-témoins (OCHS et DANIEL, 1976).

Dans les plantations dont l'âge va jusqu'à cinq ans, l'élimination de la concurrence exercée par les herbes envahissantes ou par les plantes de couverture pendant la période sèche réduit le nombre de jours "physiologiquement secs" ($OS \leq 5$). La croissance des parties aériennes et des racines des palmiers de 4 ans a été plus importante en régime de sol nu. Les palmiers cultivés dans ces conditions présentent également une augmentation du taux d'émission de feuilles, une diminution de l'avortement des inflorescences, et des pertes de régimes moindres. Dans les conditions climatiques du Bénin, la combinaison des deux pratiques a augmenté la production de façon significative, et bien que l'on ait enregistré 30% de palmiers présentant des symptômes dus à la sécheresse, la mortalité a été quasiment nulle (OCHS et DANIEL, 1976).

b- Physiologie: depuis longtemps, on a constaté l'existence de lignées dont la tolérance à la sécheresse varie à l'état adulte. Mais, le palmier étant une culture pérenne et de grande taille, les essais de comparaison du matériel génétique occupent de grandes surfaces de terrain pendant un temps relativement long, ce qui implique des coûts d'installation élevés ainsi qu'un entretien qui limite le nombre de génotypes à tester. En outre, les résultats obtenus dans les essais de compétition entre lignées ne donnent pas une idée précise sur les mécanismes possibles impliqués dans la tolérance.

Pour ces motifs, les travaux de recherche réalisés avaient pour objectif de trouver des paramètres physiologiques qui permettraient de différencier les lignées sensibles ou tolérantes encore au stade des plantes jeunes. Pour cela, on a utilisé des plantes issues de reproductions des croisements dont le comportement vis-à-vis de la sécheresse au stade adulte était déjà connu.

Au départ, on a tenté d'appliquer au palmier à huile des méthodologies déjà utilisées chez d'autres espèces, et qui présentent une bonne cohérence avec la résistance observée au champ. Dans ce sens, MAILLARD et al. (1974) rapportent les résultats de l'application des tests de "suction radiculaire", de "résistance à la chaleur" et de "taux de destruction de la chlorophylle par la chaleur", utilisés avec un relatif succès sur le blé (HURD, 1968), l'arachide (GAUTREAU, 1966 ; 1967 ; GAUTREAU et al., 1967), le maïs et le millet (KILENT et al., 1969 ; WILLIAMS et al., 1967 ; FANOUS, 1967). L'application de ces tests a montré des différences significatives entre les diverses lignées, mais il n'y a pas eu de cohérence entre ces résultats et ceux obtenus dans les essais sur le terrain (HOUSSOU, 1985).

D'autres travaux réalisés exclusivement avec des plantes jeunes (4-10 mois) ont cherché à évaluer les effets de la déficience hydrique provoquée

par des solutions de PEG 600 et/ou par la suspension d'irrigation sur la conservation d'eau dans les feuilles, la teneur en chlorophylle, le point de compensation de CO_2 (Γ), la réaction de Hill, la respiration et l'activité de la ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase - "RUBISCO" (SALAKO, 1974 ; KPAVODE, 1982). Bien que non concluants, les résultats ont montré que la teneur en chlorophylle est plus grande chez les lignées sensibles chez lesquelles les activités de la "RUBISCO" sont également plus affectées dans les conditions de déficience hydrique.

Dans un travail plus exhaustif (ADJAHOUSSOU, 1983) ont été abordés les aspects concernant la conservation d'eau dans les tissus foliaires, le rôle des glucides de réserve dans la tolérance à la sécheresse, les effets du déficit hydrique sur la photosynthèse, la photorespiration et le point de compensation de CO_2 (Γ) ainsi que la résistance des structures protoplasmiques à la déshydratation. A l'exception des mesures concernant l'accumulation et mobilisation des sucres de réserve, les autres expériences ont été effectuées sur des plantes jeunes (4-11 mois) de lignées différentes. Parmi les résultats obtenus on peut distinguer les suivants:

* Conservation d'eau: les stomates des lignées tolérantes se ferment à des teneurs relatives en eau (R^*) plus élevées. D'une façon générale, la transpiration cuticulaire est élevée lorsqu'on la compare aux autres mésophytes. La diminution de la conductance stomatique paraît être moins drastique chez les plus productives.

* Accumulation et mobilisation des glucides de réserve: dans les étapes initiales du développement (4 mois), les lignées tolérantes possèdent de plus grandes teneurs en sucres solubles et amidon (mg/g MS) dans les tissus du bulbe. A posteriori, les différences en termes de teneurs diminuent et

le volume des réserves de glucides devient dépendant de la quantité totale de matière sèche du stipe, qui est plus importante chez les lignées tolérantes. Dans des conditions de sécheresse, la fermeture des stomates réduit l'activité photosynthétique et ainsi, les sucres de réserve contribueraient à pallier la carence en produits carbonés chez les plantes jeunes et adultes, permettant le maintien des structures végétatives ainsi que de la production à des niveaux minima acceptables par les plantations sujettes à des déficits hydriques élevés et durables.

* Effets de la sécheresse sur les échanges en CO_2 : les mesures des échanges gazeux ont été effectuées en utilisant des disques foliaires de plantes jeunes soumis à la déshydratation au moyen de solutions de PEG 600 (20 J.Mol⁻¹ ou 1,1 MPa). En dépit du fait que la valeur moyenne des taux photosynthétiques trouvés (3,5 mg.dm⁻².h⁻¹) soit extrêmement basse comparée aux autres espèces C3, les lignées résistantes présentent des intensités photosynthétiques plus élevées, comparées aux lignées sensibles chez lesquelles les valeurs estimées de résistance interne augmentent plus rapidement et avec une plus grande intensité sous l'effet du déficit hydrique.

* Résistance des structures protoplasmiques à la déshydratation: les expériences réalisées avec des disques foliaires de plantes jeunes appartenant à 7 lignées différentes montrent que les lignées plus sensibles présentent une résistance protoplasmique à la déshydratation également moindre, les résultats étant statistiquement significatifs.

c- Comportement des différents matériels génétiques soumis à des conditions d'alimentation hydrique limitée: un résumé des expériences antérieures ainsi que les résultats des essais de compétition d'hybrides plus récents peuvent être vus chez HOUSSOU (1985).

Il a été constaté que dans des conditions de déficience hydrique sévère, les lignées présentent une grande variabilité de mortalité et de productivité, avec de nettes différences entre les matériels issus de croisements Deli x La Mé et Deli x Yangambi. Ces différences sont constatées également au niveau des ascendants, les Yangambi étant plus résistants que les Deli. Cependant, dans de situations de déficit modéré, et bien que la production soit affectée, les interactions génotype-milieu ambiant sont moins évidentes.

En considérant les caractéristiques d'une plante pérenne telle que le palmier à huile, HOUSSOU (1985) définit comme résistants les génotypes dont la production globale est peu affectée par la sécheresse, ce qui présuppose un indice de mortalité faible ou nul ainsi que l'absence de dégâts irréversibles qui puissent compromettre la production future. D'un autre côté, les résultats de la compétition entre lignées sur le terrain montrent que les mêmes lignées peuvent être groupées en quatre types selon leurs caractéristiques de production et de mortalité dans des conditions de sécheresse. Ces types sont:

- * Type 1- Fort potentiel de production et résistants.
- * Type 2- Fort potentiel de production et sensibles.
- * Type 3- Faible potentiel de production et résistants.
- * Type 4- Faible potentiel de production et sensibles.

Il a encore été observé que les types 2 et 3 sont plus fréquents et que le type 4 est plus rare.

3- Sélection du matériel végétal et objectifs:

L'analyse des résultats disponibles montre que malgré l'effort de recherche réalisé jusqu'à aujourd'hui, et qui vise à une meilleure compréhension du comportement du palmier à huile dans des conditions d'alimentation hydrique limitatives, les résultats les plus significatifs sont trouvés dans les domaines de techniques de culture et dans la sélection du matériel génétique.

Les connaissances concernant les processus physiologiques influencés par la sécheresse, les caractéristiques possibles et les mécanismes qui conditionnent la plus ou moins grande tolérance en sont encore à leurs débuts et fragmentaires. Les études physiologiques antérieures, bien qu'elles aient eu le mérite de guider les grandes lignes de recherche, ont utilisé des plantes jeunes issues de croisements peu intéressants du point de vue de la productivité, et visaient avant tout à trouver des tests précoces capables de différencier les lignées quant à leur tolérance ou à leur sensibilité encore au stade de la pépinière.

Selon HOUSSOU (1985), les résultats obtenus avec des tests précoces à la station de Pobé n'ont pas été confirmés au stade adulte sur le terrain; on peut penser que durant leur croissance dans un milieu soumis à des déficiences hydriques sévères et cycliques, les palmiers peuvent développer ou non des mécanismes d'adaptation. Si c'est le cas, la cohérence entre les réponses de plantes adultes développées sous les contraintes du milieu et celles obtenues avec des plantes jeunes soumises au déficit hydrique induit artificiellement par divers moyens (arrêt de l'irrigation, choc osmotique dans des solutions de PEG, chaleur, etc...) peut être fortuite.

Plusieurs essais incluant les meilleures hybrides produits par le IRHO ont été installés au camp expérimental annexe d'Akpadanou, en tant que partie du programme de sélection de matériel génétique tolérant à la sécheresse, exécutés conjointement par cet institut et par la Station de Recherches sur le Palmier à Huile (SRPH). Actuellement, ces hybrides sont bien connus pour la phénologie, la production et les dommages causés par la sécheresse; pourtant les informations sur les processus physiologiques sont pratiquement inexistantes.

Le présent travail est centré sur l'étude des caractéristiques physiologiques incluses dans l'économie hydrique du palmier à huile. On cherche surtout à mettre en évidence des différences capables d'expliquer la tolérance ou la sensibilité déjà constatées dans les expériences de comparaison entre hybrides installés à Akpadanou. Les aspects abordés ont été:

- * Étude de la répartition du système racinaire des plantes adultes.
- * Mesures des paramètres inclus dans l'économie d'eau (WP et R*) et des composantes du potentiel hydrique des tissus de feuilles.
- * Estimation de la résistance protoplasmique des tissus foliaires au dessèchement.
- * Caractéristiques et effets du déficit hydrique sur les échanges gazeux (photosynthèse et transpiration) de différentes lignées.

A l'exception des études de distribution du système racinaire toutes les autres études ont été réalisées chez des plantes adultes et jeunes des lignées correspondantes.

Les croisements utilisés ont été choisis parmi ceux du test PO-GP14, planté depuis 1976 à Akpadanou, avec pour objectif la comparaison de 25 croisements produits par le IRHO et réputés être les meilleurs dans les conditions de la Station de La Mé en Côte d'Ivoire. Ces croisements qui sont des hybrides originaires de Deli x La Mé et Deli x Yangambi, ont été bien étudiés pour leur phénologie, leur production et les dégâts causés par la sécheresse: par conséquent, leurs caractéristiques de productivité et de sensibilité sont aujourd'hui bien connues (HOUSSOU, 1985). Ces caractéristiques ont servi de base au choix des lignées utilisées dans le présent travail (tableau I).

Tableau I: Caractéristiques du matériel végétal utilisé.

N°	Croisement	Type de croisement	Morts % (1)	Morts % (2)	Sensibilité	Classification (*)
1	L2T x D10D	De x LM	7.8	13.4	Moyenne	F - f
2	L9T x D8D	De x LM	4.4	6.2	Faible	F - f
3	L14T x D300D	De x LM	30.3	31.7	Forte	F - F
7	L442T x L644D	De x Ybi	0.0	0.0	Nulle	f - f
8	L418T x L451D	De x LM	6.8	17.8	Faible à moyenne	M - f
25	L10T x D28D	De x LM	51.7	54.2	Forte	F - F

(1) Mortalité entre 82-83 et 83-84.

(2) Mortalité en 09/86.

(*) HOUSSOU (1985): F - f. 1° terme = Prod. 2° terme = Mortalité.

CHAPITRE II: ETUDE DU SYSTEME RADICULAIRE DE PLANTES ADULTES.

I- Introduction:

Le système racinaire du palmier a fait l'objet de plusieurs études abordant sa morphologie, son anatomie, son développement et sa distribution dans le sol. Quelques révisions générales peuvent être vues chez SURRE et ZILLER (1963), HARTLEY (1977) et FERWERDA (1977). Parmi les descriptions anatomiques et morphologiques, on peut citer celles de DRABBLE (1904), YAMPOLSKY (1922, 1924), LAMBOURNE (1935), PURVIS (1956) et plus récemment RUER (1967).

La distribution tant en surface qu'en profondeur a déjà fait l'objet de quelques études antérieures (LAMBOURNE, 1935 ; FREMONT et ORGIAS, 1952 ; PURVIS, 1956). Ces résultats surtout descriptifs ont contribué à la connaissance de la dispersion des divers ordres de racines dans le sol. Pourtant, les techniques utilisées (tranchée, jets d'eau, etc), hormis le fait qu'elles sont destructives, nécessitent un volume de travail important, ce qui limite le nombre des plantes exploitées.

En ce qui concerne la distribution en surface, les résultats montrent qu'avec l'avancée en âge des plantes, on trouve des quantités significatives de racines des divers ordres à des distances chaque fois plus grandes à partir du stipe. Dans les plantations de plus de 10 années, les racines des arbres voisins s'entrelacent, formant un tapis dans les 20 à 30 premiers centimètres du sol (LAMBOURNE, 1935 ; RUER, 1967a).

La distribution en profondeur a été étudiée en utilisant principalement la technique de tranchées et donc un nombre réduit de répétitions. Selon PURVIS (1956), la plus grande concentration de racines

des différents ordres se trouvent dans les couches les plus superficielles du sol. Pourtant, on a trouvé des racines primaires et d'autres ordres à des profondeurs atteignant 270 cm ou plus. Par exemple, FERWERDA (1977) cite l'existence de RI à 3 m et éventuellement à 9 mètres en sols profonds, bien drainés et de bonne structure.

De l'avis de RUER (1968, 1969), l'alimentation minérale et hydrique est assurée essentiellement par les racines des couches superficielles, tandis que les racines primaires profondes et moins ramifiées, auraient un rôle de soutien. Plus récemment, DUFRENE (1989) a montré que les palmiers âgés de 13 ans sont capables de mobiliser l'eau du sol à des profondeurs atteignant 5 mètres.

C'est un fait connu que les palmiers à huile d'origine asiatique ont un système racinaire plus développé que ceux d'origine africaine. On sait encore que les croisements inter-origines produisent des matériels ayant un potentiel de croissance racinaire plus grand que les croisements entre matériels de même origine (RUER, 1968). Malheureusement, ces résultats concernent uniquement la partie superficielle du système racinaire jusqu'à une profondeur maxima de 40 cm.

En termes généraux, on a déjà une connaissance raisonnable du système racinaire du palmier à huile sur divers aspects, connaissance qui vise principalement à l'amélioration des pratiques agricoles et du traitement de la culture. Mais les différences observés antérieurement entre les systèmes racinaires des différents matériels génétiques justifient la nécessité d'étudier la distribution verticale des racines des croisements qui sont reconnus comme tolérants et sensibles à la sécheresse.

II- Description du matériel végétal et du lieu:

Selon PURVIS (1956), on peut trouver dans le système racinaire d'un palmier adulte les classes de racines suivantes:

- Racines primaires (RI):

Ce sont les racines au diamètre le plus grand, à la coloration brun foncé, plus longues et rectilignes, qui émergent directement du plateau racinaire. Chez un arbre adulte, on peut trouver de 6.000 à 10.000 racines primaires d'un diamètre variant de 4 à 10 mm (FERWERDA, 1977), de longueur variable et qui selon FREMOND et ORGIAS (1952), peuvent être classifiées en longues (plus d'un mètre) et racines courtes (de 0,6 à 0,7 mètre).

En fait, des observations plus détaillées ont permis de distinguer l'existence de racines primaires superficielles et profondes (RUER, 1968). Les racines primaires superficielles se développent horizontalement dans une couche de sol comprise entre 0 et 60 cm de profondeur, et leur longueur individuelle peut atteindre de 15 à 20 mètres (FERWERDA, 1977). Ces racines se ramifient abondamment dans toutes les directions, formant d'autres racines plus fines (RII) qui se dirigent principalement vers la surface du sol (RUER, 1968). Les racines primaires profondes, qui poussent de façon oblique suivant un plan vertical, peuvent atteindre des profondeurs de 3 mètres ou plus en sols profonds, bien drainés et de bonne structure (FERWERDA, 1977). Elles sont plus rectilignes, moins ramifiées et ont un diamètre un peu inférieur à celui des racines superficielles.

- Racines secondaires (RII):

Elles présentent un diamètre de 1 à 2 mm et on les trouve dans une proportion de 30 à 40 pour chaque mètre de RI, disposées à angle droit. Ces racines sont de couleur marron, pouvant atteindre plus communément des longueurs allant de 25 à 35 cm (FREMOND et ORGIAS, 1952) ou même de 150 cm (FERWERDA, 1977). La plupart des RII est issue des RI superficielles et s'orientent en direction de la surface du sol, mais elles peuvent également



se développer en profondeur ou même dans le sens perpendiculaire lorsqu'elles sont issues des RI profondes (RUER, 1968).

- Racines tertiaires (RIII):

Elles sont de la même couleur que les RII, et présentent pourtant un diamètre de 0,5 à 1 mm. Elles sont plus abondantes chez les racines secondaires proches de la surface (1 par cm de RII) où elles poussent horizontalement. Leur longueur maximale va de 10 à 15 cm.

- Racines quaternaires (RIV):

Elles se forment à partir des RIII à raison de 1 par millimètre (RUER, 1968). Elles présentent une couleur blanche ou beige clair et sont peu lignifiées. Elles sont courtes, mesurent communément de 1 à 4 mm (RUER, 1968) et atteignent rarement 2 cm (FERWERDA, 1977). Leur diamètre peut aller de 0,2 à 0,5 mm et elles sont plus nombreuses dans les couches superficielles du sol. Ces racines, ensemble avec les RIII, forment un tapis dense dans les couches superficielles du sol, et sont pour cela considérées comme les plus importantes dans l'absorption d'eau et d'éléments nutritifs.

Les travaux ont été effectuées dans la station annexe de Akpadanou, plus précisément sur l'essai PO-GP14, planté en 1976, avec pour objectif d'étudier le comportement dans des conditions locales des meilleurs hybrides sélectionnés dans le bloc de 500 ha de la Station de La Mé, en Côte d'Ivoire. Cet essai a été installé dans un montage en lattice équilibré 5x5 avec 6 répétitions comportant à l'origine 2250 plantes utiles (2392 plantes au total) appartenant à 25 hybrides différents (chaque lignée représentée par 90 arbres) et occupe une superficie de 16,73 ha (HOUSSOU, 1985).

Le sol de la zone de l'essai appartient au groupe connu sous le nom de "terre de barre" qui présente des horizons superficiels plus sableux de couleur cendre passant par un horizon de transition marron clair, et qui devient rouge au-dessous de 40 ou 50 cm, argileux, homogène et de grande profondeur (SURRE et ZILER, 1963).

Le climat d'Akpadanou est pratiquement identique à celui de Pobé, considéré comme non limitatif quant aux valeurs de température et du nombre d'heures d'ensoleillement. Le régime de distribution annuelle des pluies est semblable (Fig.4), mais la moyenne des totaux pluviométriques annuels est de 1125 mm (de 1970 à 1988) et donc bien au-dessous de la valeur considérée comme idéale pour le palmier à huile. Sur la figure 5, on voit que pendant la période allant de 1970 à 1988, le volume total des pluies a été fréquemment très proche ou au-dessous de la valeur moyenne. Depuis la mise en place de l'expérience (1976), les pluies ont été plus abondantes que dans les années 1979/1980 et 1987/1988. La période comprise entre les années 1981 et 1984 s'est caractérisée par des sécheresses particulièrement sévères, ce qui a permis de séparer les lignées quant à leur résistance (HOUSSOU, 1985).

Par conséquent, la présente étude a été réalisée chez des palmiers âgés de 11 à 12 ans, dont le développement s'est déroulée dans sa plus grande partie dans des conditions d'alimentation hydrique limitée.

III- Méthodes:

Les observations ont été effectuées uniquement dans les blocs III, V et VI de l'expérience PO-GP14. Ces blocs ont été sélectionnées en fonction du meilleur état végétatif général, de l'uniformité de développement des plantes et de la plus grande proximité entre les parcelles contenant les lignées à travailler.

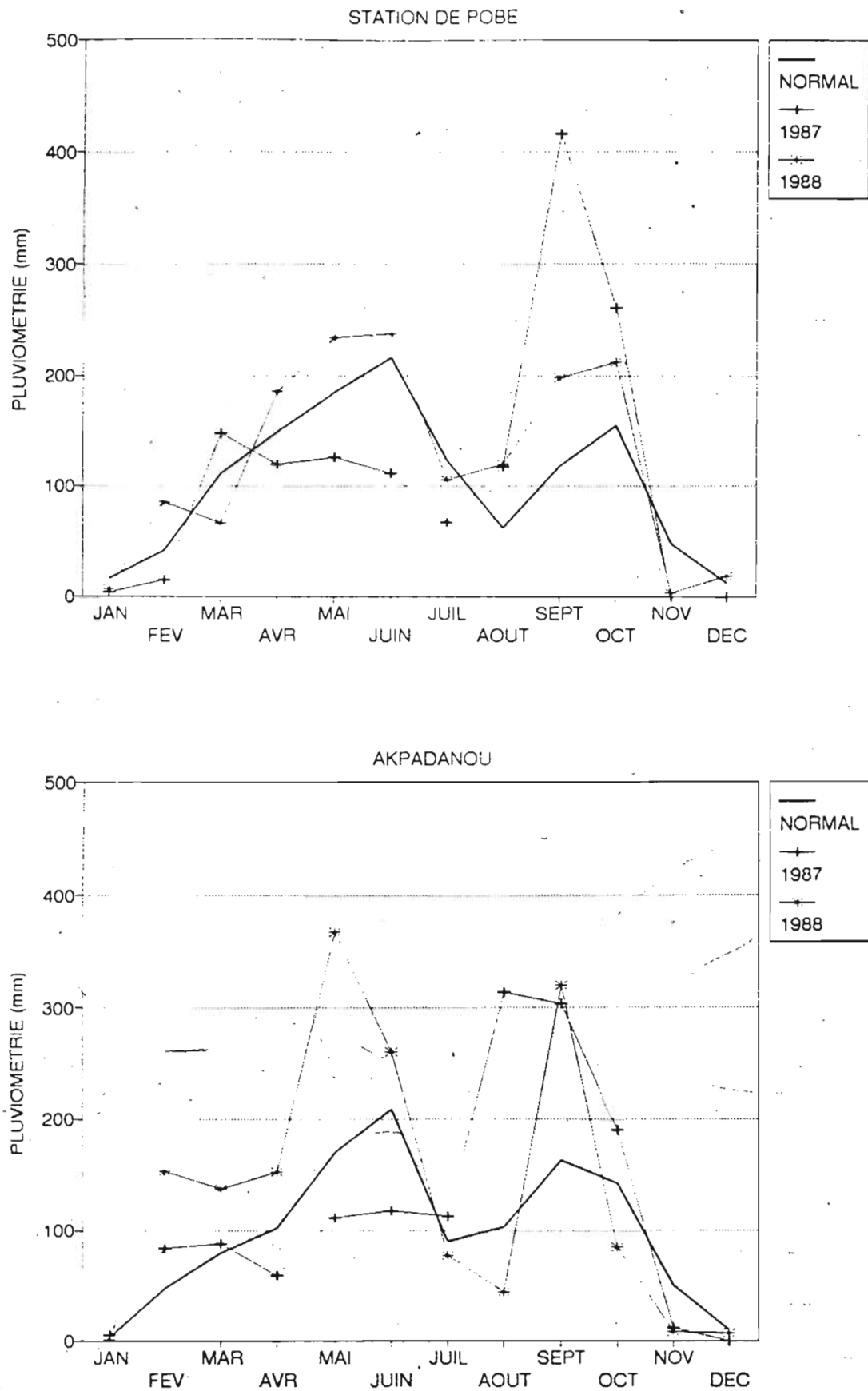


Fig. 4: Distribution annuelle des pluies à la Station de Pobé et au Camp Expérimental de Akpadanou. Normes sur 45 ans (Pobé), et 18 ans (Akpadanou). Source: SRPH.

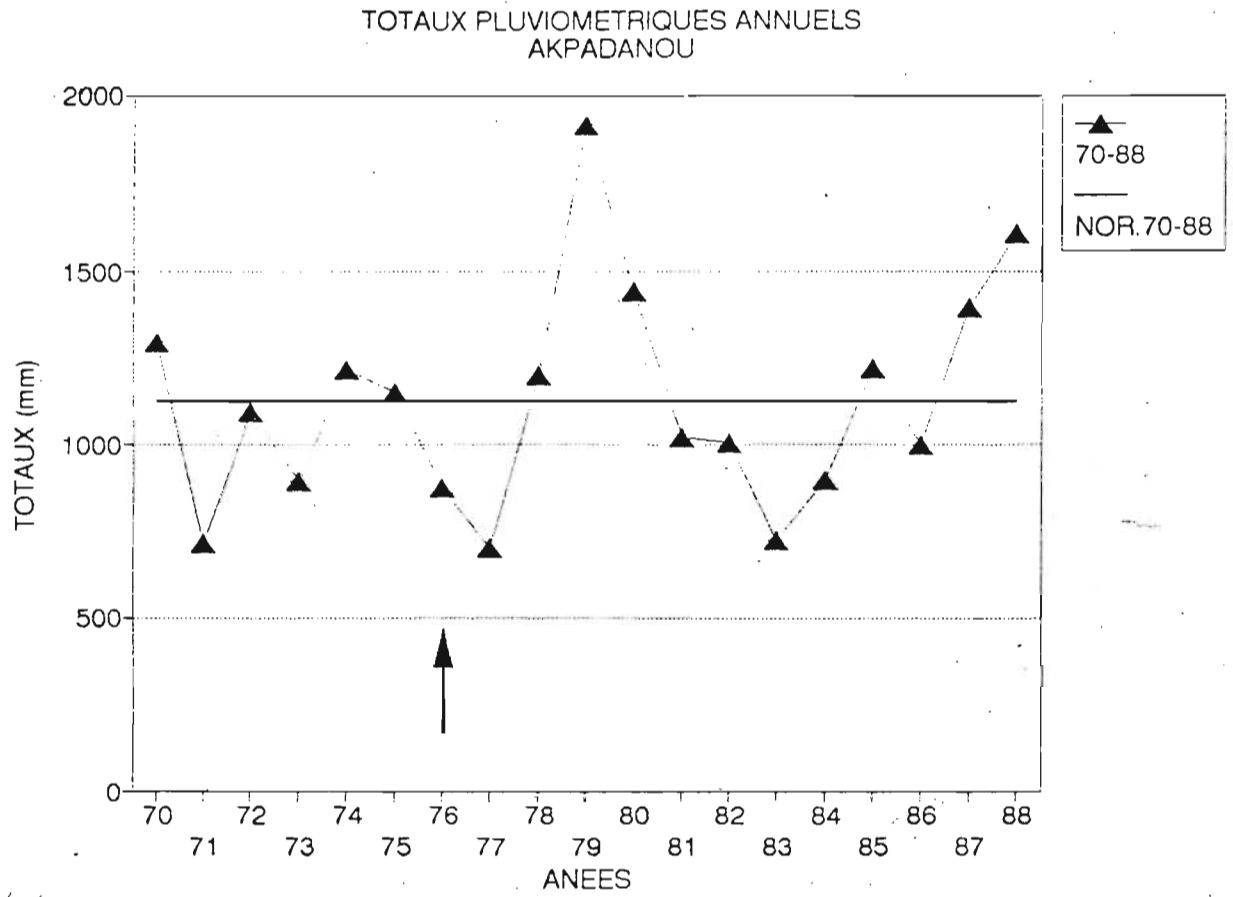


Fig. 5: Totaux pluviométriques annuels de la région de Akpadanou pendant la période de 1970 à 1988. La flèche indique l'année de plantation de l'essai PO-GP14.

1- Echantillonnage de sols:

Chacun des blocs travaillés a été divisé en trois parties. Dans la zone centrale de chacune de ces parties, on a creusé une tranchée mesurant 1,6x2,0x3,0 mètres (LaxLoxPr), dans le sens transversal à la ligne de plantation de façon à ce que l'une des parois de 1,6m soit tournée vers la ligne entre deux plantes, et l'autre vers la voie de récolte. Ces deux parois ont été stratifiées en intervalles de 15 cm et à l'intérieur de ces strates, on a fait des échantillons pour la détermination de la densité apparente et du sol destiné aux analyses physiques et chimiques.

1.1- Détermination de la densité apparente (d_a): les échantillons étaient constitués de mottes intactes extraites de la partie centrale de chaque strate en utilisant des anneaux d'acier mesurant 5,55cm de diamètre interne sur 3,0cm de hauteur, introduits dans le sol à l'aide d'un outil adéquat. Les anneaux ont été retirés avec précaution et le sol qui dépassait leurs limites a été éliminé; on a obtenu des échantillons intacts qui ont été conditionnés, pesés et séchés en étuve avec ventilation d'air à 105°C pendant 48 heures pour obtenir le poids sec. La densité apparente a été obtenue par:

$$d_a = w/v$$

où,

w= poids du sol sec en étuve.

v= volume interne de l'anneau.

d_a = densité apparente en $g.cm^{-3}$

1.2- Détermination de la densité de particules (d_r): suite à la détermination de la densité apparente, les échantillons ont été émottés, passés à nouveau en étuve et conservés dans des dessiccateurs jusqu'au

moment de leur utilisation pour la détermination de la densité de particules. Pour cela, on a pesé environ 20g (poids exact) de sol directement à l'intérieur de ballons volumétriques de 50ml, en utilisant une balance d'une précision de 0,001g; on a ensuite additionné 15ml d'alcool absolu avec une burette de 50ml (précision de 0,01ml). Les ballons ont été scellés hermétiquement et laissés au repos jusqu'au jour suivant, où leur volume a été complété jusqu'à la marque avec l'alcool en utilisant la même burette de précision. Ainsi, le volume occupé par la masse de sol équivaut à la somme des 15ml additionnés précédemment et du volume nécessaire pour compléter les 50ml du ballon. La densité de particules a été calculée par:

$$dr = ws/va$$

où,

ws= poids du sol sec.

va= volume d'alcool additionné.

dr= densité de particules en $g.cm^{-3}$

1.3- Collecte et traitement du sol pour les analyses physiques et chimiques: on a retiré de chacune des parois des tranchées des monolithes correspondant aux diverses strates et mesurant 15x20x10cm (HaxLgxEp). Après avoir été séchés à l'air et émottés, des sous-échantillons ont été prélevés, lesquels ont été envoyés pour analyse au laboratoire du CIRAD à Montpellier.

1.4- Détermination des teneurs en eau du sol et de la capacité du terrain "in situ": on a utilisé la méthode gravimétrique. les échantillonnages ont été effectués à l'aide d'une sonde volumétrique dont

les dimensions internes étaient de 5,55cm de diamètre sur 15cm de hauteur. Les échantillons, pesant en moyenne 200g de poids humide, ont été conditionnés dans des boîtes en aluminium au poids connu, scellés, pesés et séchés en étuve avec circulation d'air à 105°C pendant 48 heures ou jusqu'à obtention de poids constant.

Pour déterminer la capacité au champ "in situ", trois sondages ont été effectués en des endroits proches de chacune des tranchées (9 sondages par bloc). L'opération a été menée jusqu'à la fin de la saison des pluies (fin juin/début juillet 1988) dans les endroits sélectionnés, en attendant 72 heures après une pluie pour permettre le drainage de l'eau gravitationnelle. Pendant ces périodes de 72 heures les sites choisis sont restés recouverts d'une bâche en plastique qui été trois fois plus grande que les dimensions du lieu d'échantillonnage.

2- Echantillonnage de racines:

On a utilisé une sonde pour la collecte de racines telle que décrite chez SCHUURMAN et GOEDWAAGEN (1965), dont la partie terminale, destinée à contenir les échantillons, mesure 7,5cm de diamètre sur 15cm de hauteur (dimensions internes).

Chaque lignée a été représentée par 12 arbres (4 arbres x 3 blocs) et les échantillonnages ont été réalisés en des points situés à 2,25m et 4,5m de distance mesurés à partir du centre estimé du stipe (détail sur la figure 6) tous les 15cm de profondeur jusqu'à 180cm. Les mottes contenant les racines ont été collectées dans des sacs plastiques et emmenées au laboratoire où la terre a été lavée dans des tamis au maillage de 1mm.

Les racines obtenues après lavage ont été dispersées dans un récipient avec de l'eau, en procédant à leur séparation des racines mortes et/ou de celles d'autres espèces. Les racines vivantes du palmier à huile, facilement reconnaissables à leur couleur, à leur forme et à leur

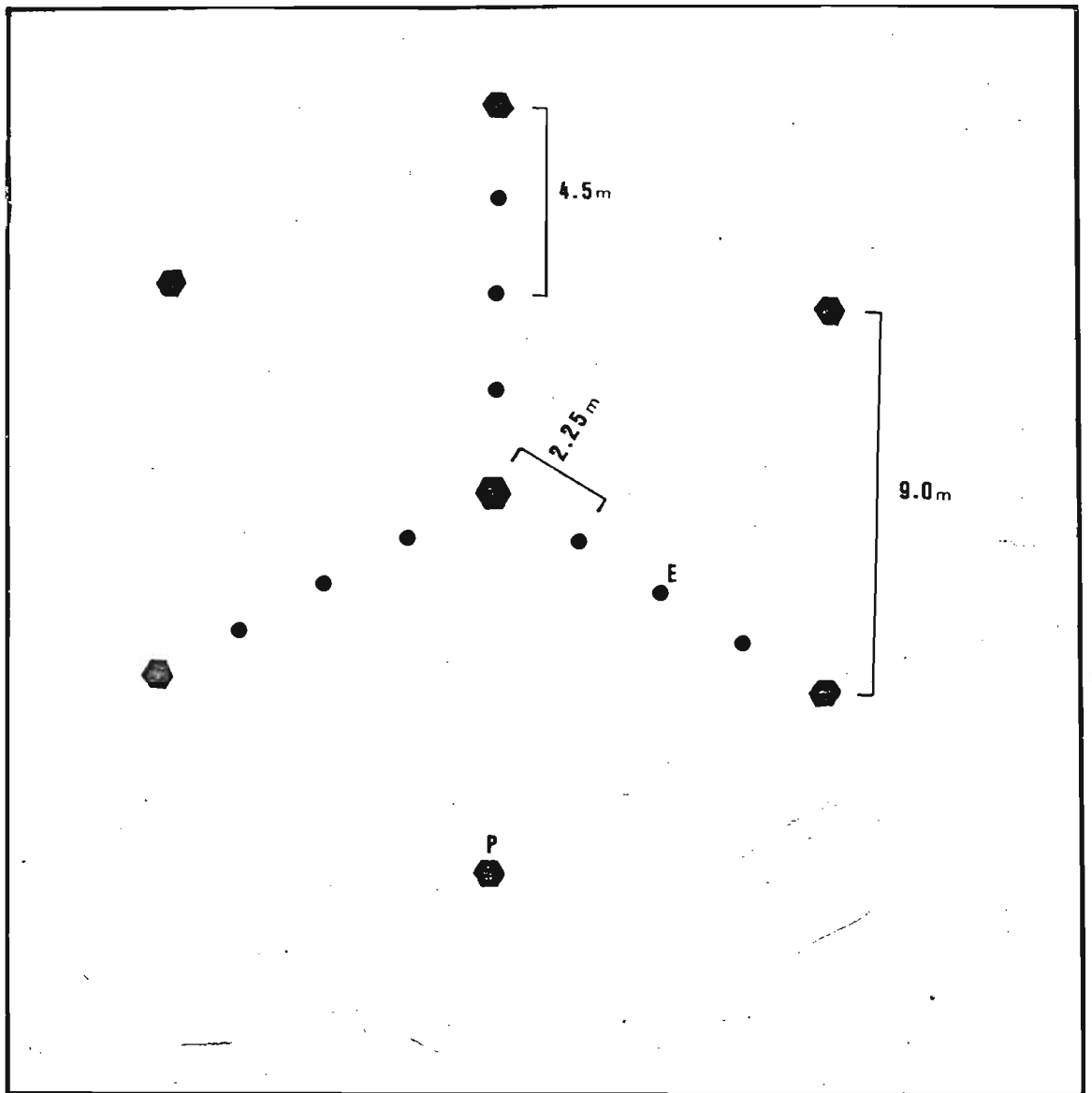


Fig. 6: Détail de la disposition des points utilisés dans la collecte d'échantillons pour l'estimation du profil radulaire. Les distances entre palmiers (P) et les points d'échantillonnage (E) sont indiquées en mètres.

élasticité, ont été séparées en (racines) primaires et en (racines) d'autres catégories qui incluaient conjointement les RII+RIII+RIV, séchées en étuve à 80°C pendant 24 heures et pesées.

3- Evaluation de l'utilisation d'eau dans le profil raculaire:

La superficie comprise entre 3 palmiers de même lignée a été divisée en triangles de 2,25m de côté au sommet desquels ont été réalisées des échantillonnages pour la détermination de l'humidité du sol par la technique gravimétrique exposée précédemment. Les échantillonnages ont été réalisés à un intervalle d'environ deux mois et pendant cette période, le sol est resté recouvert d'une bâche en plastique selon la disposition montrée à la figure 7.

IV- Résultats et discussion:

1- Caractéristiques du sol:

Les paramètres sélectionnés dans le présent travail visent surtout à évaluer quelques caractéristiques physiques du sol relatives à la disponibilité en eau, et qui se reflèteraient directement dans l'expression du potentiel de croissance du système raculaire et par conséquent, sur le comportement, dans des conditions de sécheresse, des matériels génétiques étudiés.

Les résultats des analyses physiques et chimiques du sol de l'essai PO-GP14 peuvent être vus dans le tableau II et annexe 1 respectivement, tandis que les valeurs de densité apparente, de densité de particules et de porosité totale aux différentes profondeurs, sont montrés respectivement sur la figure 8A, dans le tableau III et sur la figure 8B. La densité apparente, qui est de $1,4\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ dans les couches superficielles, augmente jusqu'à la profondeur de 75cm. A partir de là, elle se maintient entre 1,55 et $1,60\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ dans les couches plus profondes. A leur tour, les valeurs de

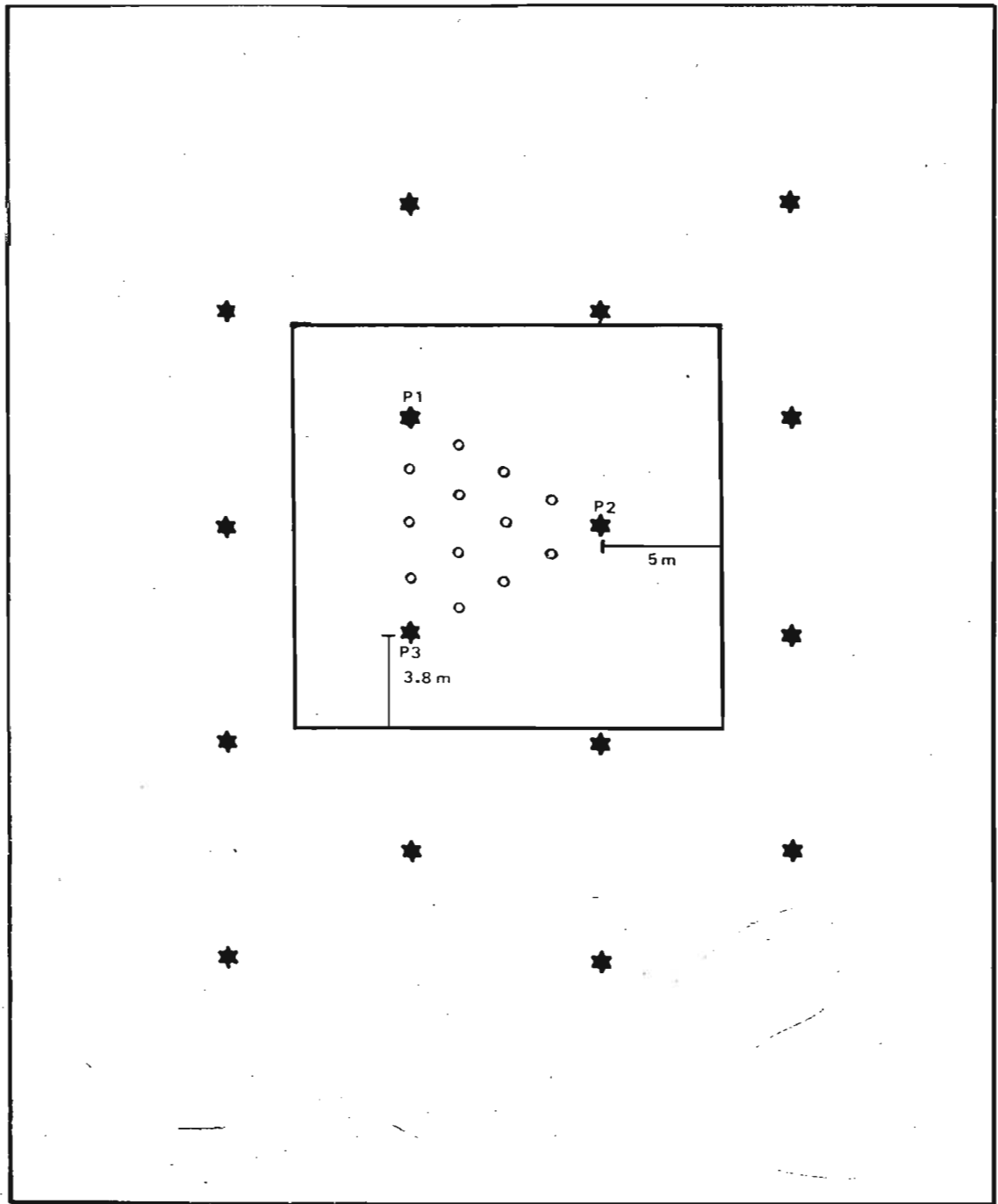


Fig. 7: Détail du lieu de collecte des échantillons pour la détermination de l'utilisation d'eau dans le profil racinaire. Les distances entre les arbres et les limites de la superficie couverte sont indiquées sur la figure. Les distances entre palmiers et entre les points d'échantillonnage sont les mêmes que sur la figure 6.

Tableau II: Résultat des analyses physiques du sol. Essai PO-GP14 (Akpadanou, 1987/1988)

H (cm)	15.00	30.00	45.00	60.00	75.00	90.00	105.00	120.00	135.00	150.00	165.00	180.00	195.00
pF 4.2 %	2.35	2.35	4.50	7.95	11.25	11.20	11.35	10.85	10.70	10.50	10.05	9.90	9.55
pF 3.0 %	2.70	3.15	5.60	9.70	13.50	13.75	13.70	13.15	13.05	12.20	12.10	11.90	11.60
pF 2.5 %	3.15	3.65	6.40	10.75	15.15	16.00	15.15	15.00	14.35	14.25	13.90	13.60	13.45
ARGILES %	2.95	5.30	13.15	25.05	36.70	38.80	38.15	36.05	35.25	35.50	34.15	33.25	33.25
LIMONS FINS %	2.00	2.05	1.75	1.85	1.60	1.45	1.20	1.55	1.60	3.50	1.95	2.05	1.45
LIMONS GROS %	2.20	1.55	1.40	1.35	1.30	0.65	1.45	0.90	0.80	0.90	1.05	0.90	1.30
SABLES FINS %	39.90	38.45	33.30	28.45	23.90	21.90	23.05	23.85	24.55	23.75	26.50	26.95	27.25
SABLES GROS %	52.90	52.70	50.40	43.30	36.50	37.20	36.05	37.70	37.85	36.35	36.30	36.85	36.80
MAT. ORG. %	0.79	0.48	0.66	0.53	0.66	0.57	0.58	0.68	0.56	0.53	0.48	0.45	0.48
CARB. ORG. %	0.46	0.28	0.39	0.31	0.39	0.33	0.34	0.40	0.33	0.31	0.28	0.26	0.28
AZOTE TOT. (0/00)	0.34	0.24	0.33	0.28	0.29	0.31	0.32	0.29	0.26	0.28	0.30	0.22	0.22
C/N	13.75	11.95	11.65	11.75	13.45	11.05	10.75	13.85	12.60	11.25	9.50	12.15	12.70

la densité de particules (d_g) ne varient pratiquement pas avec la profondeur, entre blocs et à l'intérieur de chaque bloc. Les coefficients de variation entre les déterminations étaient également bas (Tableau III).

La porosité totale (fig.8B) qui est en moyenne de 46,7% dans la couche la plus superficielle, diminue également avec l'augmentation de la profondeur, atteignant des valeurs de 39,6% à 75cm, puis se maintenant entre 38 et 40% dans les couches inférieures.

Dans le tableau II, on voit que les plus grandes variations des composantes de la granulométrie (argile, limon, sable) surviennent jusqu'à 75 cm de profondeur et que la fraction correspondant à l'argile présente les plus grandes différences. Par conséquent, la variation trouvée dans la densité apparente peut être due en grande partie aux effets d'un gradient de texture ajouté à l'activité biologique dans les horizons plus superficiels.

Bien qu'il existe de nettes différences de granulométrie parmi les couches jusqu'à 75cm de profondeur, les résultats obtenus pour la densité de particules ne reflètent pas ce phénomène, probablement dû à une sorte de compensation entre l'abondance relative des différentes particules minérales présentes dans ces horizons. En conséquence, la porosité totale qui, dans le cas présent, est calculée par la relation entre la densité apparente et la densité réelle, serait plus influencée par la variation des valeurs de la première.

Dans le tableau IV sont présentées les constantes hydriques du sol en question, de même que les stocks d'eau maximum, minimum et disponible. Plusieurs travaux ont été réalisés antérieurement à la Station de Pobé, ayant surtout pour objet l'étude des caractéristiques physico-hydriques de sols semblables appartenant au groupe "Terre de Barre" (OCHS et OLIVIN, 1965 ; OLIVIN et OCHS, 1978). Selon les auteurs, ces sols ferralitiques ont comme argile dominante la kaolinite, et par conséquent l'humidité dans la

Tableau III: Valeurs de la densité de particules (g.cm⁻³) des trois blocs travaillés. Chaque valeur est la moyenne de 6 répétitions.

PROF. (cm)	BLOC III		BLOC V		BLOC VI	
	MOY.	C.V (%)	MOY.	C.V (%)	MOY.	C.V (%)
15	2.63	(0.57)	2.63	(1.02)	2.60	(0.49)
30	2.65	(1.93)	2.62	(0.46)	2.60	(0.66)
45	2.62	(1.26)	2.65	(2.11)	2.61	(0.67)
60	2.62	(1.59)	2.58	(1.14)	2.61	(1.81)
75	2.62	(1.44)	2.61	(2.99)	2.60	(0.99)
90	2.63	(0.71)	2.61	(1.45)	2.63	(2.22)
105	2.62	(0.79)	2.61	(1.51)	2.59	(0.75)
120	2.62	(0.92)	2.59	(1.67)	2.63	(1.01)
135	2.62	(1.17)	2.65	(1.32)	2.61	(1.31)
150	2.64	(1.06)	2.62	(0.92)	2.62	(1.02)
165	2.63	(0.58)	2.58	(2.05)	2.62	(0.58)
180	2.64	(0.79)	2.54	(4.02)	2.60	(2.12)
195	2.63	(1.71)	2.65	(4.98)	2.61	(1.45)
MOY. C.V (%)	2.63 1.14		2.61 1.92		2.61 1.15	

Tableau IV: Unités volumétriques caractéristiques et quantité d'eau disponible (D.E.D)* dans les diverses profondeurs du sol. Essai PO-GP14.

PROF. (cm)	CC "in situ"	pF 4.2	D.E.D
0 - 15	0.111	0.033	0.078
15 - 30	0.117	0.035	0.082
30 - 45	0.151	0.067	0.084
45 - 60	0.230	0.123	0.107
60 - 75	0.278	0.178	0.100
75 - 90	0.288	0.177	0.111
90 - 105	0.277	0.178	0.099
105 - 120	0.268	0.170	0.098
120 - 135	0.260	0.168	0.092
135 - 150	0.261	0.167	0.094
150 - 165	0.253	0.157	0.096
165 - 180	0.257	0.158	0.099
180 - 195	0.256	0.153	0.103
STOCK (S) (mm)	Smax. 451.05	Smin. 264.60	S.util 186.45

* : @ (cm³.cm⁻³)

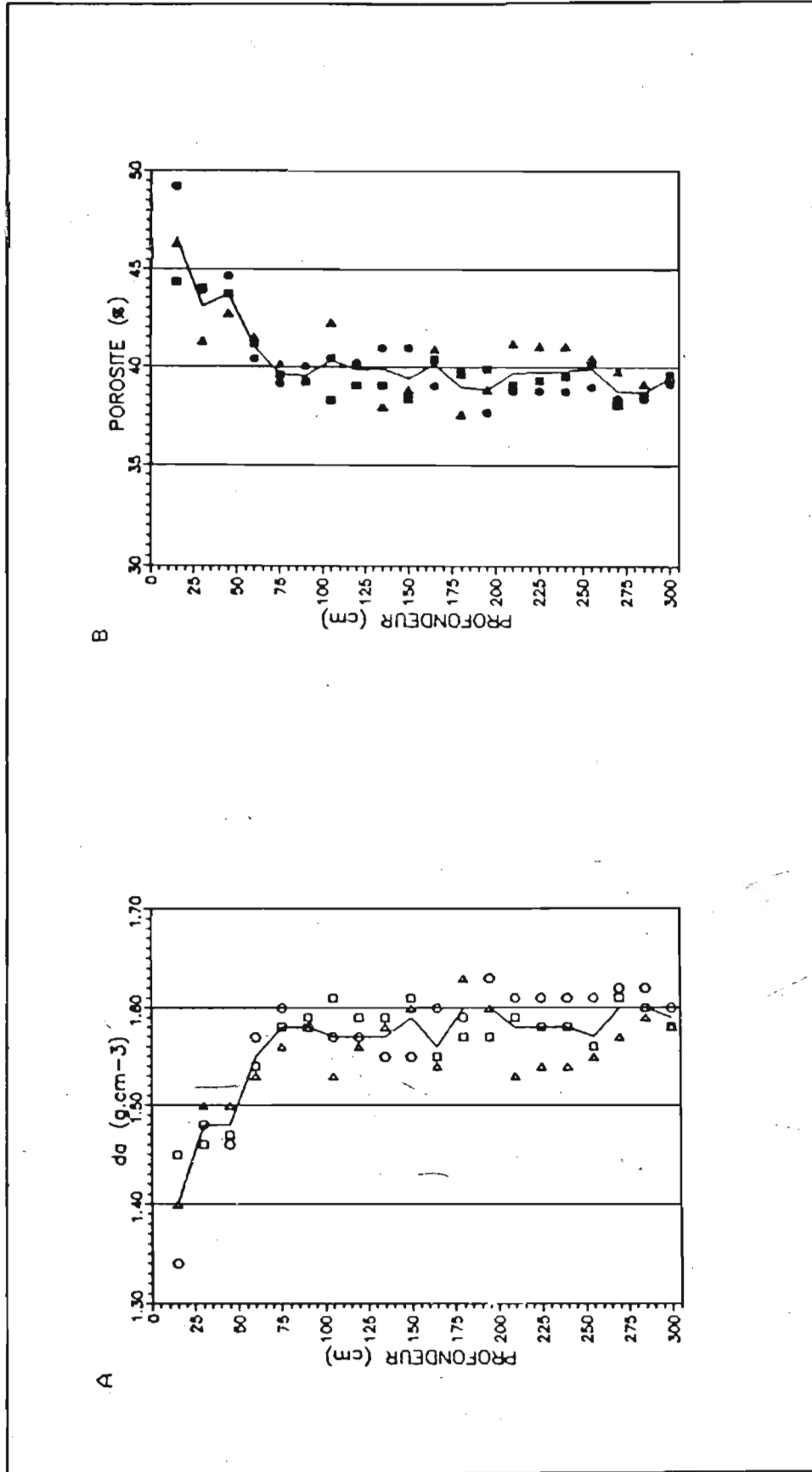


Figure 8(A-B): Densité apparente (A) et porosité (B) du sol de l'essai PO-GP14. Triangles, cercles et carrés représentent les trois blocs travaillés.

capacité au champ serait plus dépendante de la structure. A leur tour, les teneurs en eau au point de flétrissement (pF 4,2) seraient directement liées à la texture, et plus particulièrement aux quantités d'argile. Dans ces mêmes travaux, il a été mis en évidence que le volume d'eau disponible se réduit à mesure que les quantités d'éléments fins (principalement l'argile) augmentent.

Les résultats obtenus à Akpadanou ne répètent pas exactement la situation décrite précédemment, laquelle fut constatée en utilisant une gamme de sols tropicaux. La figure 9 montre que pour le sol considéré les teneurs en humidité à différents pF et dans la capacité au champ mesurée "in situ", tendent à augmenter de façon linéaire avec l'augmentation du pourcentage d'argile des échantillons. Dans le cas présent, la quantité d'eau disponible augmente également de façon linéaire pour d'importantes variations de la teneur en argile (fig.10).

Les relations entre les composantes de la granulométrie et les constantes hydriques (Tableau V) révèlent que la fraction argile est effectivement celle à la plus grande importance parmi les éléments fins. Les coefficients de corrélation obtenus sont positifs et hautement significatifs pour la fraction argile, et négatifs, mais significatifs, pour la fraction appelé "limons gros", (ou sables très fins). Les basses teneurs en matière organique ne sont pas liés de façon significative aux teneurs en humidité dans les différents pF.

D'une manière générale, on observe qu'il existe une uniformité relativement bonne entre les sols des trois blocs en ce qui concerne les caractéristiques physiques analysées. Le sol de l'essai PO-GP14 peut être classé comme "Terre de Barre Légère", avec une augmentation prononcée de la quantité d'argile à partir de 75 cm de profondeur. Selon SURRE et ZILLER (1963), les horizons les plus argileux de ce type de sol tendent à durcir pendant la période sèche. En conséquence, le volume exploité par les

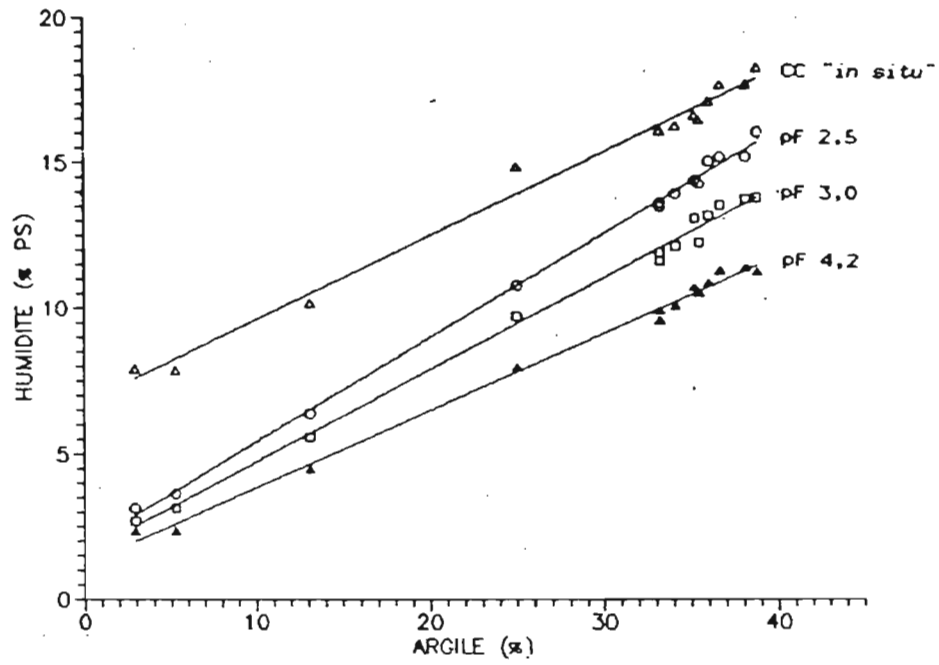


Figure 9: Relation entre les paramètres hydriques et les teneurs en argile.

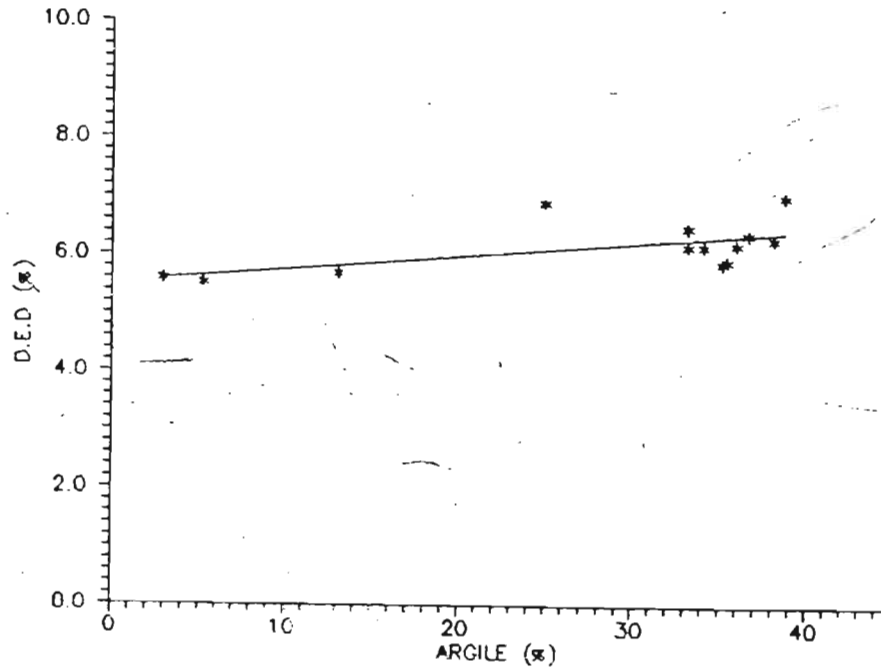


Figure 10: Relation entre la quantité d'eau disponible (D.E.D) et la teneur en argile.

Tableau V: Relations entre les composantes de la granulométrie (X) et les constantes hydriques (Y) du sol.
Les teneurs en humidité sont exprimées en % du poids sec. Essai PO-GP14.

X	Y HUMIDITE GRAVIMETRIQUE				
	CC "in situ"	pF 2.5	pF 3.0	pF 4.2	D.E.D (CC - pF 4.2)
Argile (t) Y = f (X)	0,9937*** Y = 6,7429 + 0,2858X	0,9988*** Y = 1,8627 + 0,3553X	0,9973*** Y = 1,5954 + 0,3138X	0,9973*** Y = 1,2174 + 0,2630X	0,6301* Y = 5,5255 + 0,0228X
L _f (t) Y = f (X)	-0,1789 N.S. Y = 16,9664 - 1,1606X	-0,1548 N.S. Y = 14,2004 - 1,2419X	-0,1819 N.S. Y = 12,8527 - 1,2911X	-0,1462 N.S. Y = 10,2584 - 0,1462X	-0,3573 N.S. Y = 6,7079 - 0,3573X
L _g (t) Y = f (X)	-0,7473** Y = 22,8776 - 6,6475X	-0,7781** Y = 22,2789 - 8,5604X	-0,7642** Y = 19,4806 - 7,4379X	-0,7546** Y = 16,1110 - 6,1551X	-0,4401 N.S. Y = 6,7665 - 0,4924X
A ₁ + L _f (t) Y = f (X)	0,9911*** Y = 6,1922 + 0,2866X	0,9973*** Y = 1,1662 + 0,3566X	0,9945*** Y = 0,9916 + 0,3147X	0,9962*** Y = 0,6987 + 0,2541X	0,6175* Y = 5,4935 + 0,0225X
A _{1g} + L _f + L _g (t) Y = f (X)	0,9918*** Y = 5,6053 + 0,2942X	0,9972*** Y = 0,4458 + 0,3658X	0,9948*** Y = 0,3520 + 0,3229X	0,9968*** Y = 0,1587 + 0,2711X	0,6188* Y = 5,4465 + 0,0231X
M.Org. (t) Y = f (X)	-0,2941 N.S. Y = 20,9982 - 10,7886X	-0,3058 N.S. Y = 19,8482 - 13,8746X	-0,2948 N.S. Y = 17,2411 - 11,8326X	-0,2849 N.S. Y = 14,1376 - 9,5818X	-0,2615 N.S. Y = 6,8606 - 1,2067X

Valeurs calculées à 11 degrés de liberté

Significatif au niveau de:

*** 0,001

** 0,01

* 0,05

N.S Non significatif

racines est restreint, réduisant par conséquent la quantité d'eau de réserve qui pourrait être utilisée.

2- Profils radiculaires des différentes lignées:

En condition de plantation la croissance du système racinaire en surface est proportionnelle à l'âge des plantes. Après 11 à 12 ans, il est possible que les racines d'arbres voisins se superposent (RUER, 1967a) et ainsi, les échantillonnages effectués à l'intérieur des parcelles occupées par les plantes d'une même lignée révèlent des profils qui peuvent être considérés comme représentatifs du potentiel génétique des différents hybrides.

La figure 11 (A-F) montre la distribution en profondeur des racines absorbantes qui sont celles des ordres RII+RIII+RIV. Les résultats sont exprimés en termes de pourcentage du poids de matière sèche totale des échantillons recueillis à 2,25 ou 4,5 mètres de distance du centre du stipe (fig.6). On peut constater que, indépendamment de la lignée, la partie la plus significative du système racinaire se situe dans les couches comprises entre 0 et 90cm. Apparemment, on peut trouver deux modèles de distribution: le premier, dans lequel il y a une diminution graduelle des racines entre 0 et 90cm de profondeur (L1, L2, L25), et l'autre où l'on trouve une concentration importante en surface (0-15cm), suivie d'une diminution importante dans la couche sous-jacente (15-30cm). A partir de là, la distribution tend à être plus uniforme, et la quantité de racines diminue graduellement en direction des couches plus profondes (L3, L7, L8). Par conséquent, dans le premier groupe, la plus grande partie du système racinaire tend à se concentrer dans les horizons les plus superficiels, bien que dans le second, la distribution en profondeur soit meilleure.

Du point de vue pratique, et afin de mettre en relation les profils radiculaires avec les phénomènes d'absorption d'eau, il est préférable

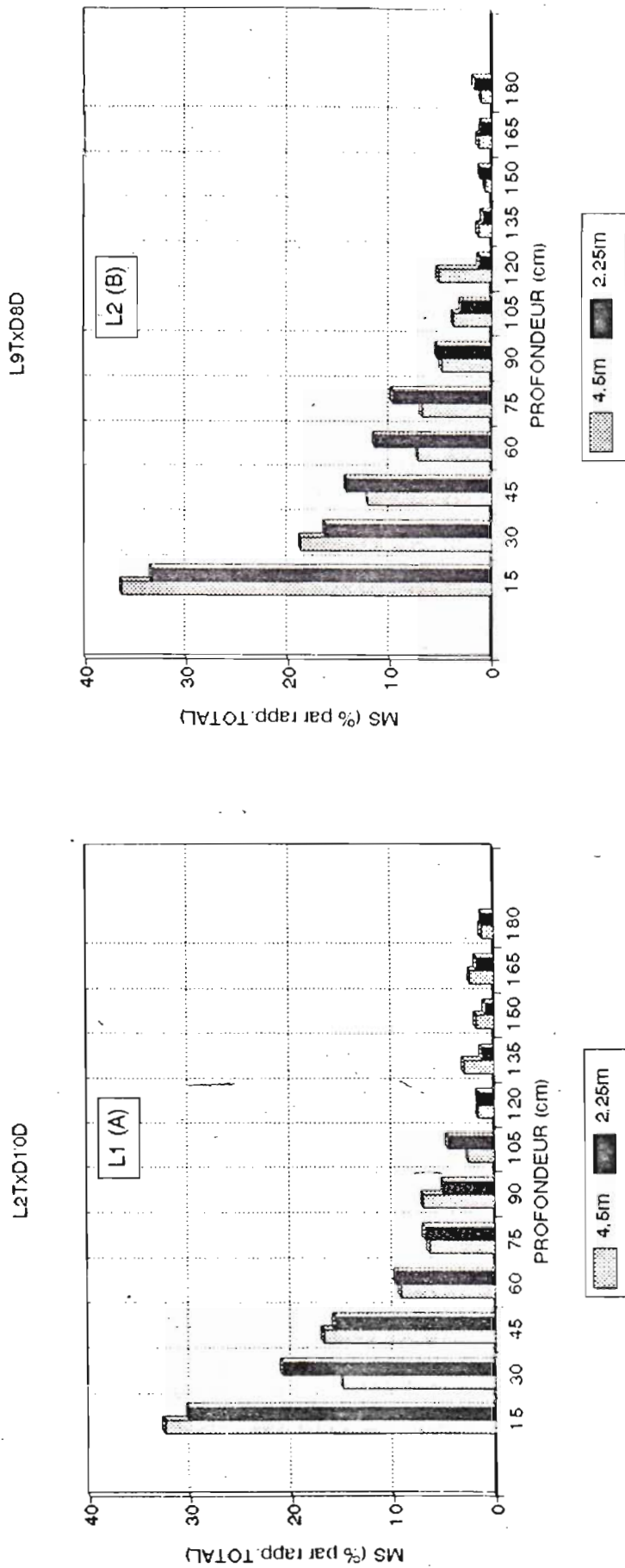
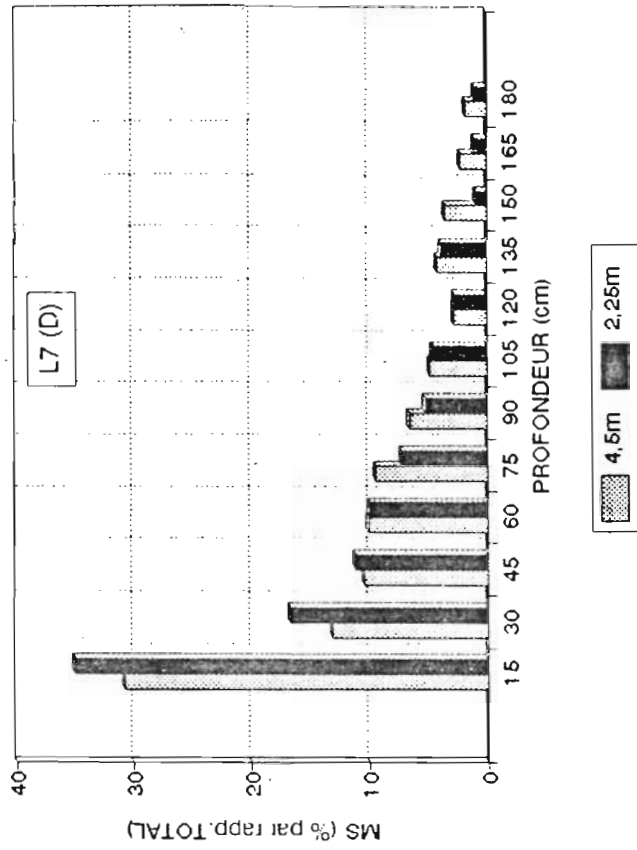


Figure 11 (A - B): Distribution des systèmes racinaires des lignées L1 (A) et L2 (B) à deux distances du stipe. Les valeurs sont exprimées en % de matière sèche par rapport au total.

L442TXL644D



L14TXD300D

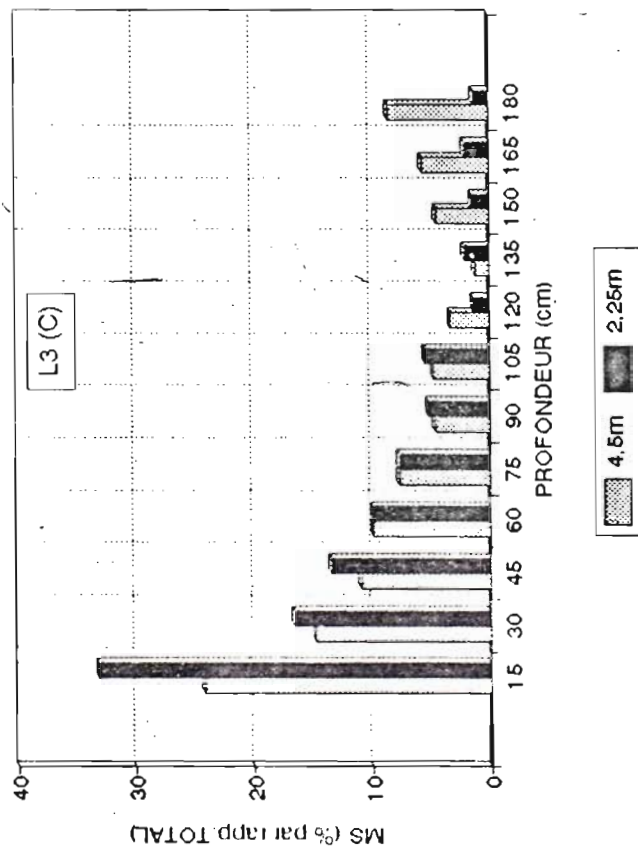
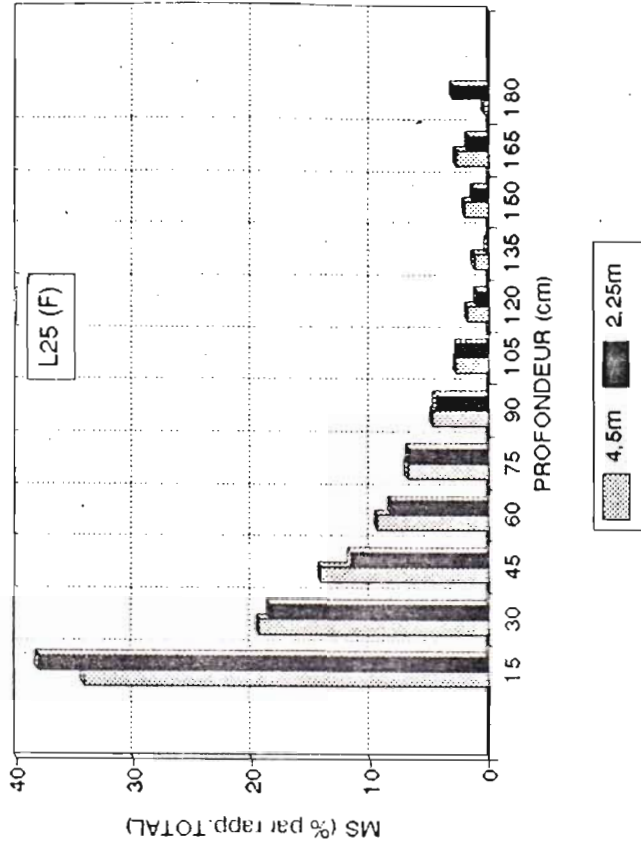


Figure 11 (C - D): Distribution des systèmes racinaires des lignées L3 (C) et L7 (D) à deux distances du stipe. Les valeurs sont exprimées en % de matière sèche par rapport au total.

L10TXD28D



L418DXL451T

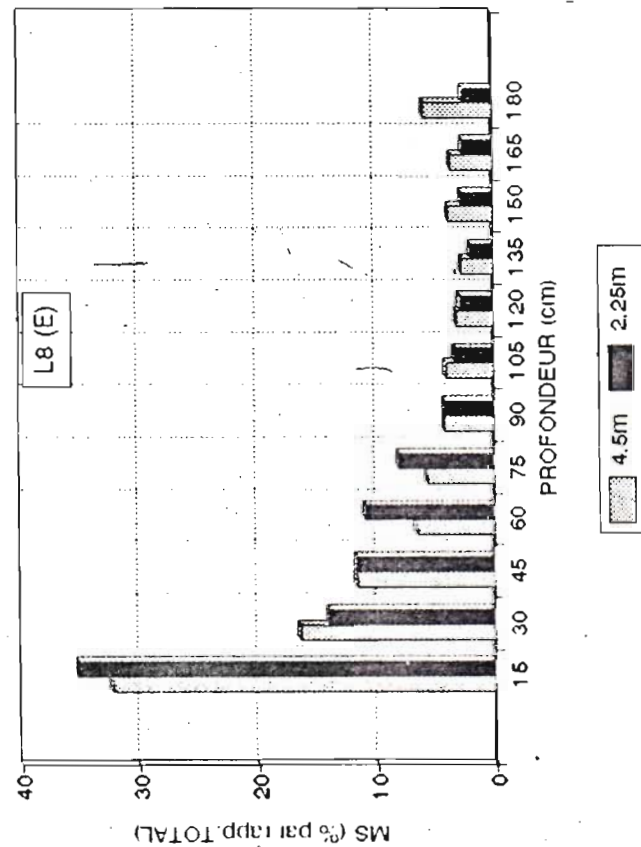


Figure 11 (E - F): Distribution des systèmes racinaires des lignées L8 (E) et L25 (F) à deux distances du stipe. Les valeurs sont exprimées en % de matière sèche par rapport au total.

d'exprimer les données en termes de masse de racines par unité de volume du sol (figure 12A-D). On peut voir qu'il existe des différences, bien que faibles, entre les profils radiculaires des lignées étudiées. Ces différences sont plus notables dans les couches superficielles du sol et à 4,5 mètres de distance du stipe. La lignée 25 (L10TxD28D) se distingue plus clairement des autres par la possession d'un système racinaire nettement moins développé tant en surface qu'en profondeur.

Travaillant avec un extracteur plat, qui a permis le prélèvement de racines jusqu'à seulement 40cm de profondeur, RUER (1968) a recherché les différences possibles entre les systèmes radiculaires des matériels génétiques d'origines différentes. Ses travaux ont mis en évidence que la quantité de racines de ces matériels présentent des différences significatives, et que les palmiers d'origine Deli ont une plus grande masse de racines absorbantes que celles d'origine La Mé. Le système racinaire de plantes provenant de croisements inter-origines, tels que Deli x Yangambi, est plus développé, comparé à celui des plantes appartenant à des croisements intra-origines (Deli x Deli). Pourtant, on n'a pas observé de différences significatives entre les concentrations de racines absorbantes superficielles (0-15cm) de différentes lignées appartenant à un même type de croisement (La Mé x Deli).

Dans le cas présent, à la exception de la lignée 7 qui provient d'un croisement Deli x Yangambi, toutes les autres sont de type Deli x La Mé. En ne tenant compte que de la masse de racines par unité de volume présente dans les 15 premiers cm du sol (fig.12), on voit qu'il existe des différences entre les lignées en question, et que les lignées sensibles (L3 et L25) présentent une densité racinaire moindre. Pourtant, comme il arrive généralement dans les études de racines (RUER, 1968), il n'a pas été possible dans le cas présent d'établir une valeur statistique de ces

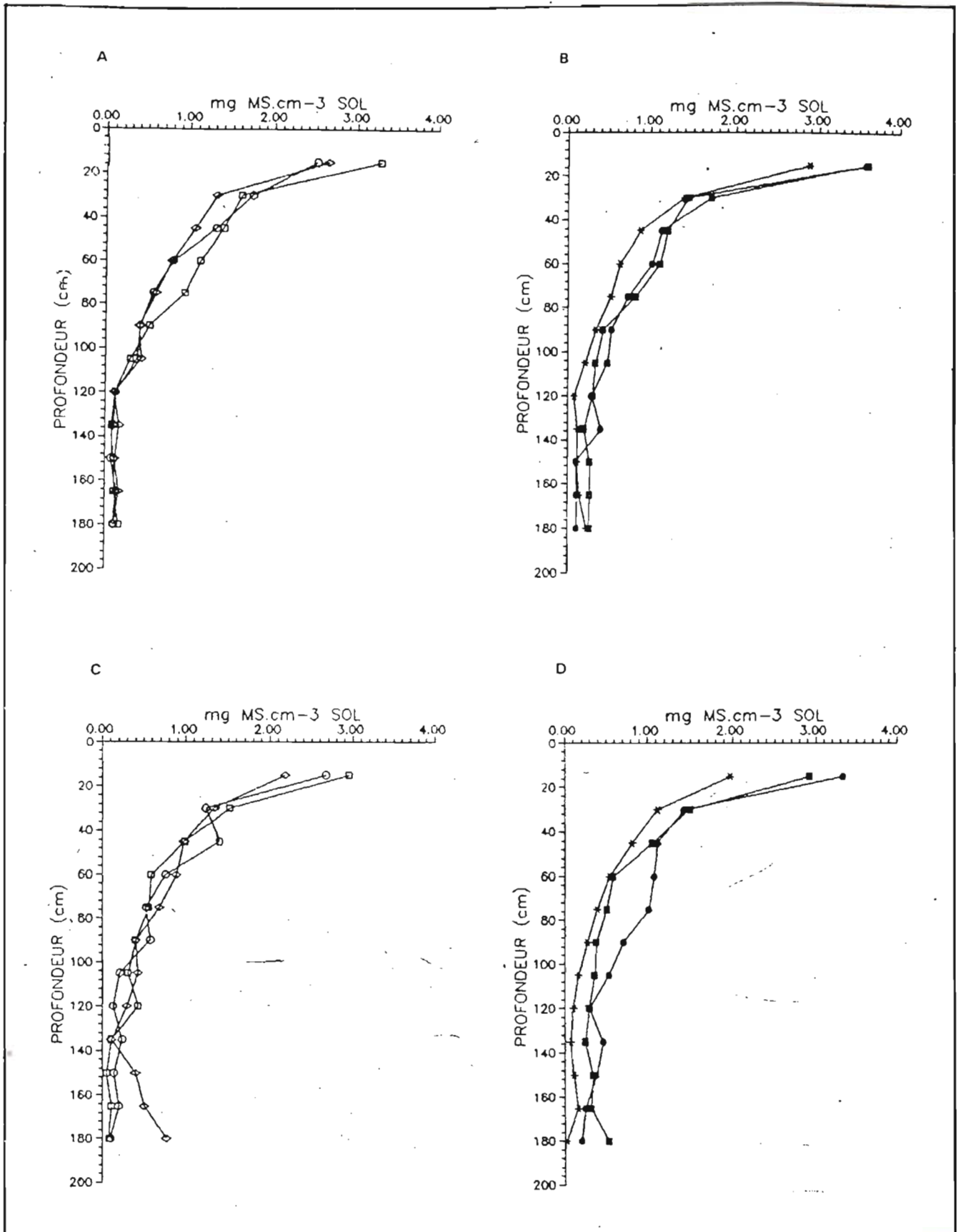


Figure 12 (A - D): Profils radiculaires à 2,25m (A- B) et à 4,5m (C - D) de distance du stipe. (○)L1, (□)L2, (◇)L3, (●)L7, (■)L8, (*)L25.

différences. Ce même phénomène est cité par RUER (1968) et est probablement dû à la grande variabilité trouvée parmi les données obtenues.

Les figures 13, 14 et 15 montrent l'épuisement de l'eau disponible dans la zone d'influence du profil radiculaire jusqu'à la profondeur étudiée. Pour des raisons opérationnelles, la pratique a été exécutée uniquement chez les plantes des lignées dont le comportement contrastait avec celui de la lignée 7 qui présente une mortalité nulle. Bien qu'ils ne puissent être exploités quantitativement du fait de leur petit nombre de répétitions, les résultats montrent qu'il existe des différences dans le modèle de consommation d'eau. Si l'on considère le profil d'épuisement jusqu'à une profondeur de 75 cm, on peut voir que la lignée 1, et surtout la lignée 7, présentent une utilisation plus efficace de l'eau du sol, alors que la lignée 25 exploite plus les réserves de la couche superficielle 0-45cm. En outre, dans le cas de la lignée 7, on constate que le contenu d'eau jusqu'à une profondeur de 75cm était déjà initialement bas, ce qui porte à croire que les palmiers de ce croisement consomment de l'eau à des taux plus élevés, s'aidant d'un système radiculaire plus abondant, ou que la part de pluies interceptée par le dais est plus importante. Il est intéressant de souligner que l'architecture de ce matériel est bien différenciée des autres, étant donné la vigueur de sa frondaison l'angle et la superposition de ses feuilles.

On observe chez toutes les lignées que la teneur en eau des couches les plus profondes, par conséquent plus argileuses, se réduit à des valeurs plus proches du pF 4,2. Même en tenant compte des phénomènes de drainage et de redistribution, il est possible qu'une partie de cette eau ait été utilisée par les parties les plus profondes du système radiculaire. Les résultats trouvés par d'autres auteurs indiquent qu'une palmeraie adulte établie dans un sol du type "Terre de Barre" un peu plus argileux, peut

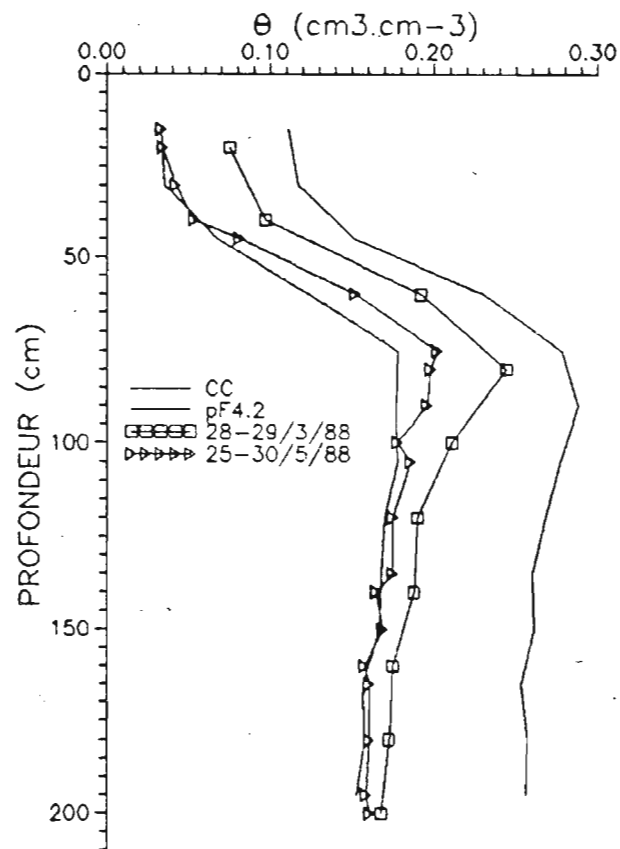


Figure 13: Variation de l'humidité volumétrique (θ) dans le profil racinaire de la lignée L2T x D10D (L1).

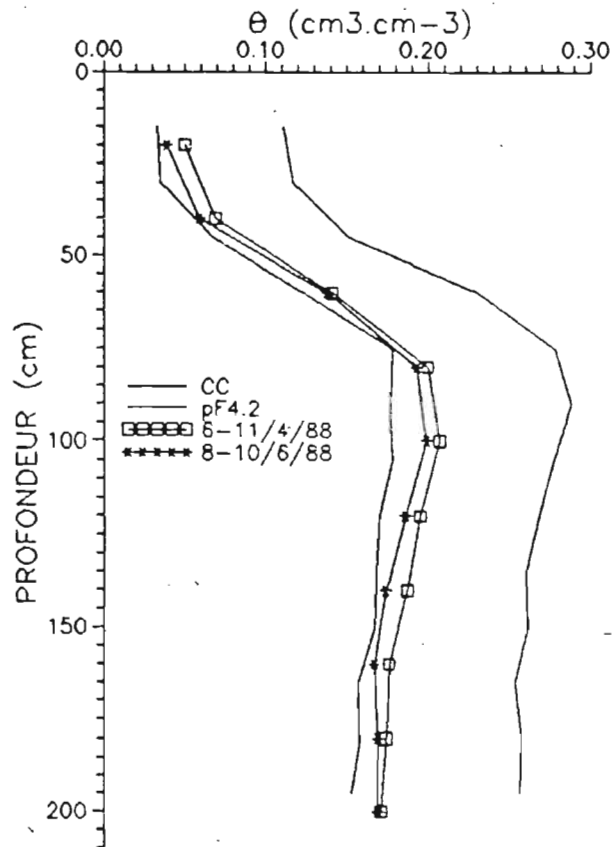


Figure 14: Variation de l'humidité volumétrique (θ) dans le profil racinaire de la lignée L442T x L644D (L7).

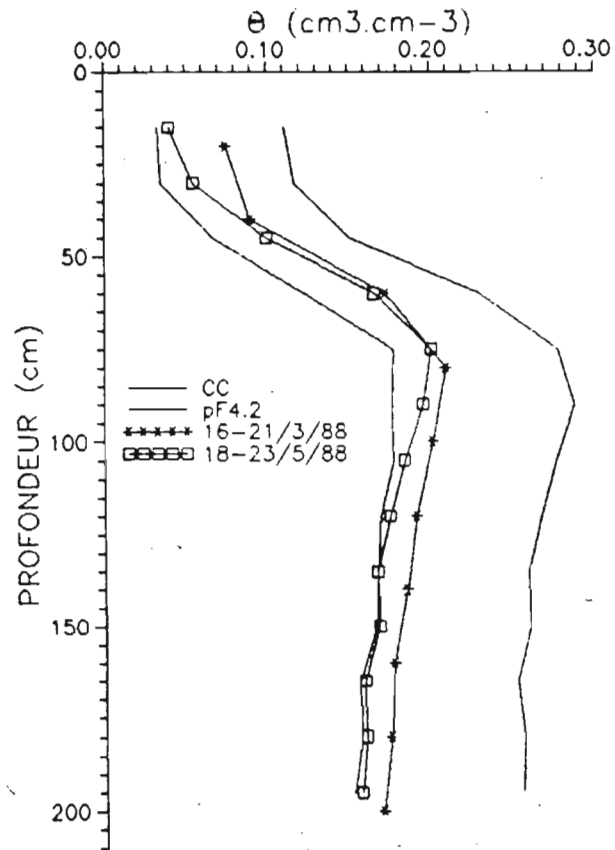


Figure 15: Variation de l'humidité volumétrique (θ) dans le profil racinaire de la lignée L10T x D28D (L25).

évapo-transpirer presque toute l'eau disponible jusqu'à la profondeur de trois mètres (OCHS et OLIVIN, 1965).

Les teneurs volumétriques en eau suivent pratiquement le même modèle que celui observé pour la capacité de terrain et pour $pF_{4,2}$, mais elles sont initialement basses du fait que la couverture des aires étudiées a été effectuée entre le 15 mars et le 11 avril, période qui correspond encore à un période de restitution de l'eau du sol après la saison sèche. La figure 16 montre la quantité de pluies accumulée par périodes de 10 jours. Sur celle-ci, on peut voir que la reprise des pluies a eu lieu de façon importante à partir du 10 avril, après une saison sèche qui durait depuis le mois de novembre précédent, ce qui justifie les valeurs basses des stocks d'eau trouvés depuis le début de l'expérience (fig.17).

Il est connu que, dans des conditions de VPD non limitatives, le degré d'ouverture des stomates du palmier à huile présente une étroite dépendance avec le contenu en eau du sol, principalement dans les couches les plus superficielles (OCHS, 1963 ; OCHS et DANIEL, 1976). Les résultats montrent que, bien que la partie la plus importante des racines actives se situe dans les couches supérieures, on peut trouver une quantité non négligeable de celles-ci à des profondeurs plus grandes. Ces racines plus profondes peuvent avoir une grande importance pendant les périodes secs en fournissant une alimentation hydrique qui, jointe à la fermeture des stomates, est capable d'assurer l'hydratation des tissus pendant la période sèche

De précédents travaux indiquent que, après la fermeture des stomates, et même dans des périodes de sécheresse prolongées, les teneurs relatives en eau des feuilles restent situées entre 96 et 90% (WORMER et OCHS, 1959 ; OCHS, 1963 ; OCHS et DANIEL, 1976). Selon RUER (1968), quatre mois après l'élimination complète des racines superficielles (tranchées circulaires creusées à 50 cm du prélèvement et à 80 cm de profondeur) des palmiers (2

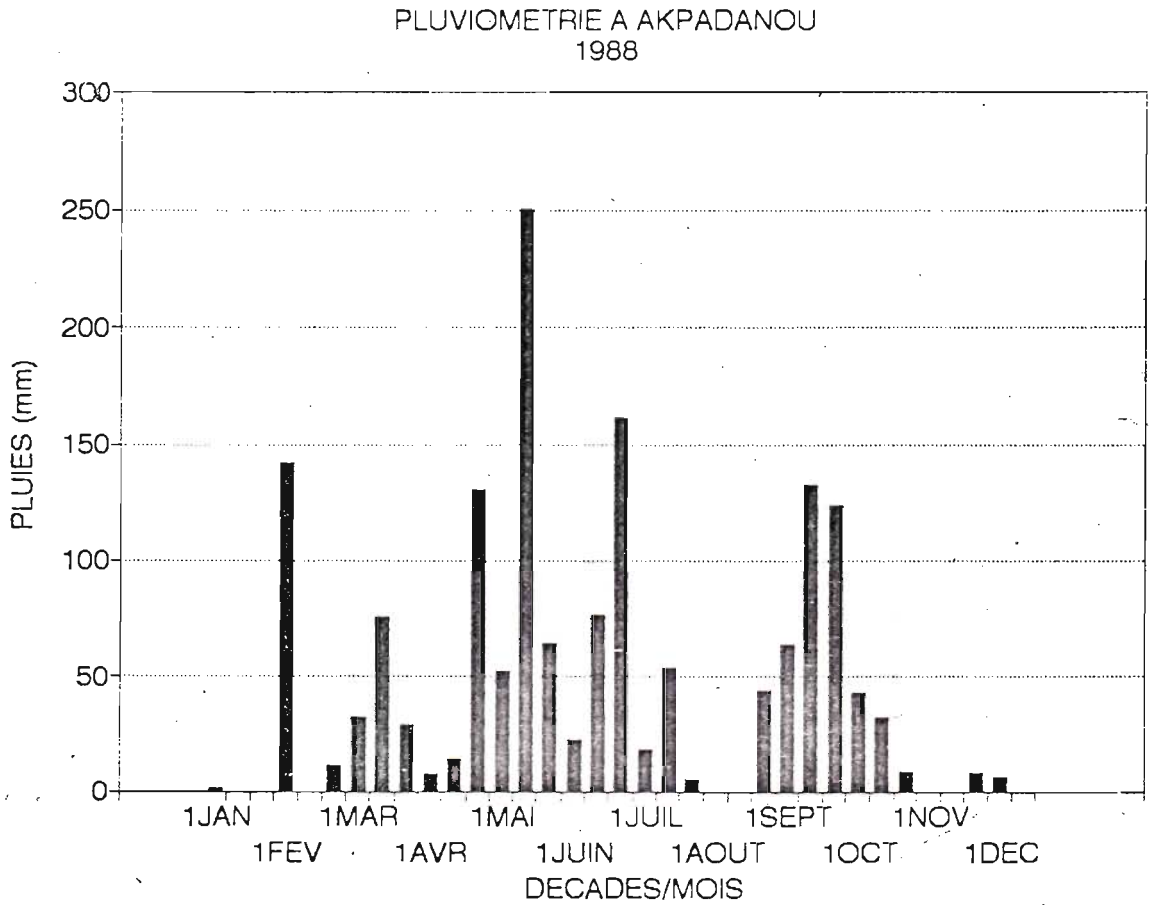


Figure 16: Pluviométrie d'Akpadanou durant l'année 1988.
Totaux cumulés par périodes de 10 jours.

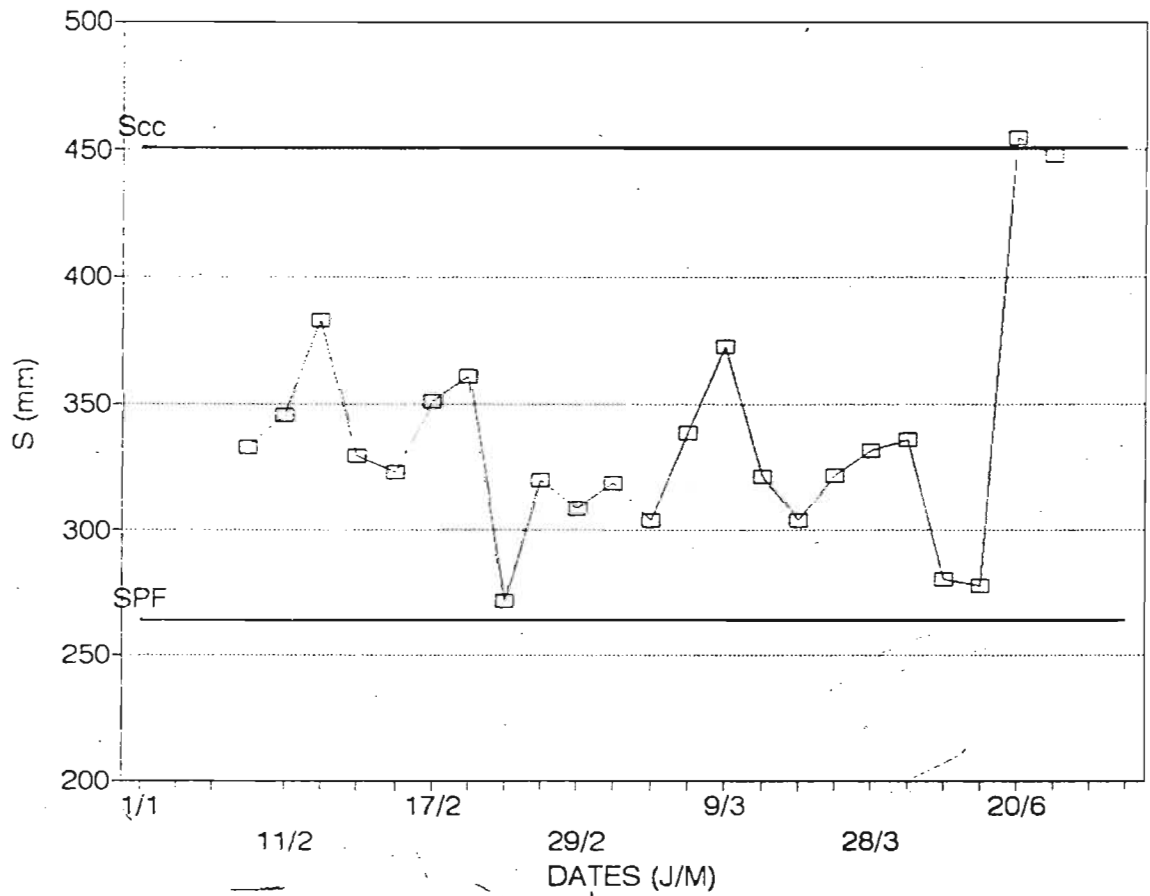


Figure 17: Stocks d'eau du sol (Smm) pendant le premier semestre de 1988. Essai PO-GP14

ans et demi), les teneurs en eau des tissus foliaires restent proches de la saturation.

Même si, suite à la fermeture des stomates, la transpiration se réduit à un minimum, des pertes d'eau résiduelles de la plante ont pourtant eu lieu au profit du milieu ambiant. Bien que les stomates puissent s'ouvrir dans les premières heures de la matinée pendant la saison sèche, la principale voie de la perte en eau est sûrement la transpiration cuticulaire, laquelle s'avère être importante chez les feuilles des jeunes palmiers soumises au déficit hydrique (ADJAHOUSSOU, 1983). Dans des conditions de stress, l'émission et l'expansion de nouvelles feuilles est inhibée mais même ainsi, le palmier à huile traverse les périodes secs avec une grande surface foliaire, étant donné que ses folioles ne présentent pas de abscision et principalement les feuilles les plus âgées se déshydratent et meurent de façon sporadique. Par conséquent, afin de maintenir les niveaux d'hydratation cités précédemment, il est nécessaire que, avant de réduire ses pertes en eau, le système racinaire des plantes puisse exploiter les réserves du sol situées dans les couches plus profondes.

Les travaux réalisés jusqu'à aujourd'hui sur le système racinaire du palmier à huile ont eu pour but d'étudier la partie superficielle où se concentre la plus grande partie de la masse racinaire. Cependant les preuves indirectes citées ainsi que d'autres issues d'enquêtes plus détaillées sur la dynamique de l'utilisation d'eau du sol (DUFRENE, 1989), montrent que les réserves des parties superficielles du sol sont consommées rapidement en périodes de sécheresse, occasionnant un déficit hydrique interne qui provoque la fermeture des stomates. Pourtant, même après la réduction de la transpiration par voie cuticulaire, l'eau des horizons plus profonds continue à être mobilisée.

Bien que cela se fasse au détriment de la photoassimilation, cela permet la conservation d'eau dans les tissus, conservation importante pour

le maintien de l'intégrité des structures cellulaires. Il est probable que la fermeture des stomates soit provoquée par la modification de l'équilibre hormonal, qui aurait comme élément déclencheur la perte de turgescence ainsi que des modifications du volume cellulaire (TURNER, 1986).

V- Conclusions:

Si l'on considère la distribution en termes de pourcentage de la matière sèche totale, la plus grande partie (50%) des racines responsables de l'absorption d'eau (RII+RIII+RIV) chez les lignées étudiées se concentre dans les horizons superficiels du sol (0-90cm).

En termes de masse de racines par unité de volume du sol, les différences entre les lignées sont plus apparentes, principalement dans les couches superficielles et à 4,5m du stipe. Bien que l'on n'ait pas trouvé de différences statistiquement significatives, on note que les lignées considérées comme sensibles, qui sont les lignées L3 et L25, ont des systèmes racinaires nettement moins développés.

La distribution en profondeur montre deux extrêmes. Les plantes de la L7 possèdent un système racinaire plus abondant tout au long du profil étudié, tandis que chez les plantes de la lignée 25, la masse des racines est considérablement diminuée à partir de 105cm.

La mobilisation en eau dans le profil est différente parmi les lignées. La lignée sensible (L25) utilise plus l'eau disponible dans les couches superficielles (0-45cm). Dans le cas de la lignée 7 (résistante), il a été noté que la consommation d'eau dans tout le profil a été plus grande. Les teneurs en eau des couches superficielles du sol, dans les parcelles plantées avec ce matériel, sont basses, portant à croire que ces plantes épuisent rapidement les réserves ici présentes. En effet, les données ainsi non publiées de la Station de Pobé montrent que cette lignée ferme ses stomates de façon précoce pendant la saison sèche.

Bien qu'il ait été montré que les lignées présentent des différences concernant leurs profils radiculaires, ainsi que dans l'utilisation de l'eau du sol, ces caractéristiques n'expliquent pas totalement la résistance ou la susceptibilité à la sécheresse de ces mêmes matériels, ce qui rend nécessaire d'aborder d'autres aspects tels que la conservation d'eau dans les tissus.

CHAPITRE III: ETUDE DES RELATIONS HYDRIQUES.

I- Introduction:

Les processus physiologiques des végétaux sont pratiquement tous affectés directement ou indirectement par la disponibilité en eau (KRAMER, 1983). Outre les diminutions de la production, la déficience hydrique peut attendre des extrêmes qui compromettent la survie des cultures.

La productivité maxima du palmier à huile s'obtient dans des conditions ambiantes où l'alimentation hydrique est suffisante pour compenser les pertes évapotranspiratoires. Cependant, on ne trouve pas toujours cette situation idéale sur les lieux d'exploitation.

Le caractère pérenne des palmiers fait qu'ils sont fréquemment soumis à des déficits saisonniers d'intensité et de durée variables. En fonction de l'intensité et de la durée, ces déficits peuvent endommager l'appareil végétatif par l'assèchement et la mort de feuilles jusqu'alors fonctionnelles, ce qui affecte directement la croissance et la production, allant même jusqu'à causer la mort des palmiers. L'étude des caractéristiques de rétention d'eau des tissus des feuilles du palmier à huile s'avère importante, puisque c'est par ces organes que s'effectuent les plus importantes pertes en eau vers le milieu ambiant. Ces structures sont également le siège du phénomène d'assimilation photosynthétique, source qui fournit les squelettes carbonés nécessaires à la croissance et à la production. Par conséquent, la réduction de la superficie foliaire totale, conséquence de la déshydratation et de la mort des feuilles fonctionnelles, peut avoir des répercussions postérieures sur la productivité des palmiers pendant les périodes de bonne alimentation hydrique.

Les paramètres les plus couramment utilisés pour décrire l'état d'hydratation des tissus végétaux sont la teneur relative en eau et le potentiel hydrique (SLAVIK, 1974 ; KRAMER, 1983). La teneur en eau des feuilles (R^*) est généralement exprimée en fonction du point de saturation (WEATHERLEY, 1950), tandis que l'état thermodynamique de l'eau dans les tissus (potentiel hydrique) est rendu par le potentiel hydrique total (WP) ou potentiel de pression du xylème (RITCHIE et HINCKLEY, 1975), et mesuré par la chambre de pression (DIXON, 1914 ; SCHOLANDER et al., 1965). La relation entre ces deux paramètres varie selon l'espèce végétale, l'âge de la plante, les conditions de culture et le degré de stress auquel les plantes ont été préalablement soumises (TURNER, 1981).

L'analyse de la bibliographie montre que dans le cas du palmier à huile, ces paramètres ont rarement été mesurés de façon systématique. Les résultats disponibles proviennent d'expériences réalisées avec des plantes jeunes, et sont parfois difficiles à comparer, comme dans le cas des mesures effectuées par SALAKO (1974), utilisant la technique densimétrique de Shardakov, qui est peu sensible (SHARDAKOV, 1938 et 1948). Bien que KPAVODE (1982) ait mesuré le potentiel hydrique au moyen de la chambre de pression, il a calculé les teneurs relatives en eau en termes de pourcentage du poids sec du tissu, lequel varie de façon significative pendant la journée.

Dans un travail plus complet, ADJAHOUSSOU (1983) suggère que les courbes de rétention d'eau des tissus foliaires des lignées sensibles et résistantes seraient différentes. Cependant, comme cela arrive chez les autres, ses résultats ne concernent que des plantes jeunes de matériels génétiques peu intéressants du point de vue de l'amélioration, chez lesquelles le stress a été induit sous la forme de choc osmotique par l'irrigation des pots avec des solutions de PEG 600.

Selon cet auteur, la déficience en eau provoque l'accumulation de sucres solubles dans les feuilles. Ces glucides proviendraient de l'hydrolyse de l'amidon qui existe dans les organes de réserve comme le bulbe ou le stipe, suggérant l'existence d'un mécanisme d'osmorégulation. L'adaptation osmotique a déjà été constatée chez les feuilles et les méristèmes d'autres espèces monocotylédones telles le sorgho, le blé et l'orge, chez lesquelles on sait qu'elle favorise le fonctionnement et la survie en conditions de sécheresse (JONES et TURNER, 1978 ; BARLOW et al., 1980 ; HENSON, 1982 ; MORGAN, 1984). Dans le cas particulier du palmier à huile, on ne sait pas jusqu'à quel point ces réponses obtenues chez des plantes jeunes soumises à des conditions de stress imposées brusquement, seraient valables pour les arbres adultes qui, pendant leur développement, ont été soumises à des déficiences en eau cycliques et d'intensités variables.

Par conséquent, le présent travail cherche à montrer la relation entre le potentiel hydrique total et la teneur relative en eau chez les feuilles, l'effet de la sécheresse sur l'accumulation de métabolites osmotiquement actifs et enfin, l'action de ces derniers sur les composantes du potentiel hydrique total des tissus des palmiers à huile jeunes et, quand il le sera possible, chez les arbres adultes des croisements correspondants.

II- Matériels et méthodes:

1- Matériel végétal et conditions de culture:

1.1- Plantes adultes: les arbres adultes sélectionnés pour les observations appartenant aux mêmes blocs et lignées cités dans le chapitre précédent.

1.2- Plantes jeunes: comme plantes jeunes, on a utilisé des plantes issues des croisements qui présentent les mêmes caractéristiques génétiques que les plantes adultes, et qui sont résumées ci-dessous:

<u>Numéro</u>	<u>Géniteurs</u>	<u>N° Adulte</u>	<u>Caractéristiques</u>
LM12725	L2TxD10D	L1	Témoin
LM12250	L9TxD8D	L2	Résistante
LM12350	L14TxD300D	L3	Sensible
LM13547	L644DxL442T	L7	Résistante
LM13452	L418DxL451T	L8	Résistante
LM12721	L10TxD28D	L25	Sensible

Les plantes ont été cultivées normalement (en pré-pépinière et pépinière) dans des sacs de polyéthylène remplis de terreau et transplantés trois mois avant le début des essais, dans des pots de plastique rigide d'une capacité de 12,5 litres (petits pots) ou de 25 litres (grands pots) remplis d'un mélange de terreau et de sable lavé dans la proportion de 1:1. Après la transplantation et pendant les expériences, les plantes ont été conservées en serre et ont atteint l'âge de 9-12 mois.

2- Imposition du stress et mesures effectuées:

2.1- Imposition du stress: la déficience hydrique a été obtenue par suspension de l'irrigation des pots après saturation de ceux-ci la veille du début des travaux. Au total, trois expériences ont été effectuées:

2.1.1- Imposition de deux cycles de stress rapide: on a utilisé les palmiers transplantés dans de petits pots (12,5 litres). Chaque cycle de déficience a duré 8 jours avec une semaine d'intervalle pendant lequel les plantes ont été rehydratées en permanence.

2.1.2- Imposition d'un cycle de stress plus long: dans cette expérience, l'utilisation de pots plus grands (25 litres) a permis un assèchement plus lent d'une durée de 14 jours consécutifs.

2.1.3- Effet de l'assèchement sur les teneurs en sucres des différents organes des plantes jeunes: les palmiers n'ont pas été transplantés dans des pots mais laissés dans la pépinière même. La superficie des sacs où les plantes ont été plantés a été protégée au moyen d'une feuille de plastique fixée sur le bord, empêchant ainsi la pénétration de l'eau des pluies éventuelles. Bien que l'on trouve la plus grande partie des racines à l'intérieur de la motte, une petite partie de celles-ci avaient déjà traversé le sac plastique, de telle sorte que le déficit hydrique s'était installé plus lentement. Le potentiel de base des plantes a atteint des valeurs moyennes de 1,7MPa seulement au bout des 18 jours de traitement, lorsque l'on a sacrifié les plantes et que l'on a prélevé des échantillons de tissus des différentes parties pour les déterminations postérieures.

2.2- Mesures effectuées: dans les expériences faites chez les plantes jeunes, les paramètres choisis pour accompagner l'évolution du stress furent le potentiel de base et la teneur relative en eau correspondante. Dans la présente étude, le potentiel de base est définie comme le potentiel hydrique total (WP) mesuré entre 5:00 et 5:30 du matin. Cette mesure a été retenue pour fournir une valeur du potentiel hydrique en équilibre chez la plante, indépendamment du degré d'ouverture des stomates et de la demande évapotranspiratoire, étant donné que pendant la nuit, l'humidité relative de l'air est proche de la saturation. Parallèlement, on a pris des échantillons pour le dosage de sucres solubles totaux, des (sucres) réducteurs, de l'amidon et des aminoacides solubles totaux. Au début de chaque cycle de stress ainsi qu'à la fin, après la rehydratation des

plantes, on a récolté des folioles à partir desquelles ont été établies des courbes pression-volume.

Les mesures effectuées chez les plantes adultes se sont limitées aux évaluations du potentiel hydrique total (WP) et de la teneur relative en eau (R*) obtenus sur le terrain à la fin du mois de janvier. Dans ces mesures, les feuilles n°9 ont été coupées, et les folioles destinées aux mesures ont été périodiquement échantillonnées dans la région correspondant au milieu de la feuille.

On a également tracé des courbes pression-volume à partir des folioles récoltées après le début de la saison des pluies.

Dans toutes les expériences, chaque lignée a été représentée par trois plantes.

3- Méthodologies:

3.1- Potentiel hydrique totale (WP): on a utilisé la méthode de chambre de pression, choisie pour ses multiples qualités, pouvant être utilisée sur le terrain comme en laboratoire. En outre, les résultats obtenus peuvent être comparés à d'autres existant sur le sujet, étant donné que la chambre de pression est aujourd'hui l'instrument retenu pour ce type de mesure (RITCHIE et HINCKLEY, 1975).

On a utilisé un équipement Soil Moisturel modèle 3005 dont le manomètre (0-6MPa) atteint une précision de 0,02MPa. Afin de réduire les erreurs de mesure, quelques précautions ont été prises, telles que:

a- Immédiatement avant la coupe et pendant les mesures, les folioles ont été entièrement enveloppées d'une gaine faite d'un sac plastique long et étroit. L'humidité à l'intérieur de la gaine a été assurée par deux

1- Soil Moisture Equipment Corp., Santa Barbara, California, USA.

feuilles de papier buvard humidifiées et séparées du contact direct avec la foliole par deux couches de grillage plastique.

b- L'intérieur de la chambre de pression a été également tapissé avec du papier buvard saturé d'eau afin d'humidifier le gaz utilisé dans la pressurisation (azote).

c- La pressurisation de la chambre a été lente, en cherchant à maintenir des taux d'augmentation de pression d'environ $0,02\text{MPa}\cdot\text{s}^{-1}$.

d- Les folioles ont été sectionnées une seule fois, toujours à 1cm de leur point d'insertion dans le rachis. Pour son insertion dans la chambre, le limbe a été découpé, en exposant 1cm de la nervure centrale, ce qui est suffisant pour sceller le spécimen dans la chambre et pour vérifier le point finale de la mesure. De cette façon, les erreurs d'exclusion, ainsi que celles occasionnées par l'échappement du gaz pendant les mensurations, sont réduites.

L'utilisation de la nervure centrale facilite énormément le scellement de la foliole dans la chambre, permettant également une bonne visualisation du point final de la mesure. Dans certains travaux dans lesquels ont été effectuées des mesures similaires chez les monocotylédones, on a utilisé la ligule, le limbe foliaire ou la moitié de celle-ci sans la nervure centrale (JONES et RAWSON, 1979 ; HENSON, 1982). Chez les feuilles du sorgho, on observé que le potentiel hydrique, mesuré au moyen de la chambre de pression en utilisant à peine un côté du limbe foliaire, présente une corrélation étroite avec les mesures effectuées par psychrométrie (De ROO, 1969 ; JONES et TURNER, 1978).

Sur la figure 18 on peut voir le résultat d'une expérience préliminaire comparant les valeurs du potentiel hydrique total mesuré avec le limbe et avec la nervure de la foliole. Les deux montrent que les mesures sont équivalentes; pourtant, tant s'agissant de feuilles de plantes adultes que de plantes jeunes à potentiels différents, les valeurs se dispersent tout au long d'une ligne d'égalité (ligne pleine) et sont bien corrélées ($r=0,995$). Par conséquent, les mesures du potentiel hydrique total effectuées sur la nervure centrale peuvent être considérées comme représentatives des valeurs observées chez la foliole, et c'est pourquoi ce procédé a été conservé tout au long du travail.

3.2- Teneur relative en eau (R*): après la mesure du potentiel hydrique total, 12 disques foliaires de 9mm de diamètre ont été retirés le long des deux côtés du limbe au moyen d'un emporte pièce. Chaque ensemble de disques a été immédiatement placé dans une cartouche en plastique à la tare connue, pesé (poids frais) puis mis à saturer en chambre humide.

Les chambres humides utilisées ont été adaptées d'après CATSKY (1974) et consistent en des caisses en plastique transparentes mesurant intérieurement 4x8x14cm. Après saturation, les disques ont été séchés de façon uniforme, pesés (poids saturé) et placés en étuve à 80°C pendant 12 heures pour obtenir le poids sec. Toutes les pesées ont été effectuées sur balance portative de précision (1mg) et la R* a été calculée par:

$$R^* = (P_f - P_s) / (P_{sat} - P_s) \times 100$$

$$WD = 100 - R^*$$

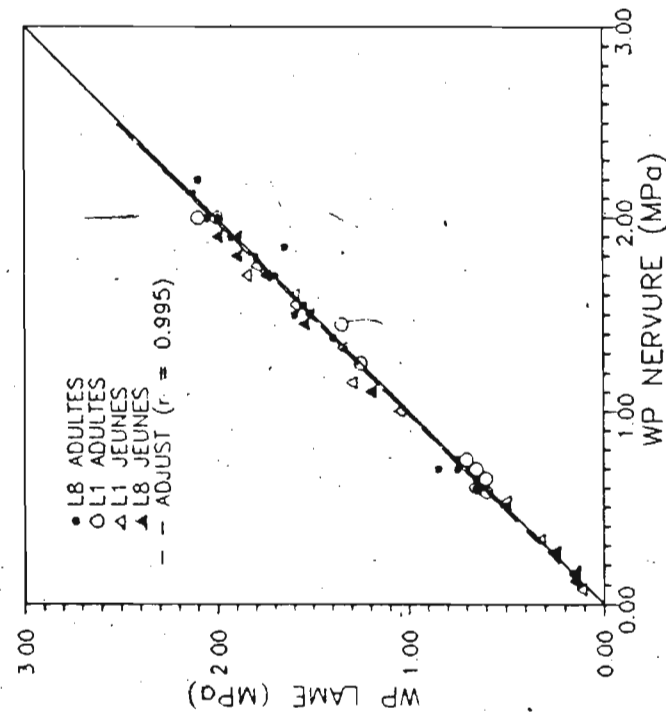


Figure 18: Relation entre le potentiel hydrique total (WP) mesuré dans la nervure centrale et dans le limbe des folioles de plantes adultes et jeunes.

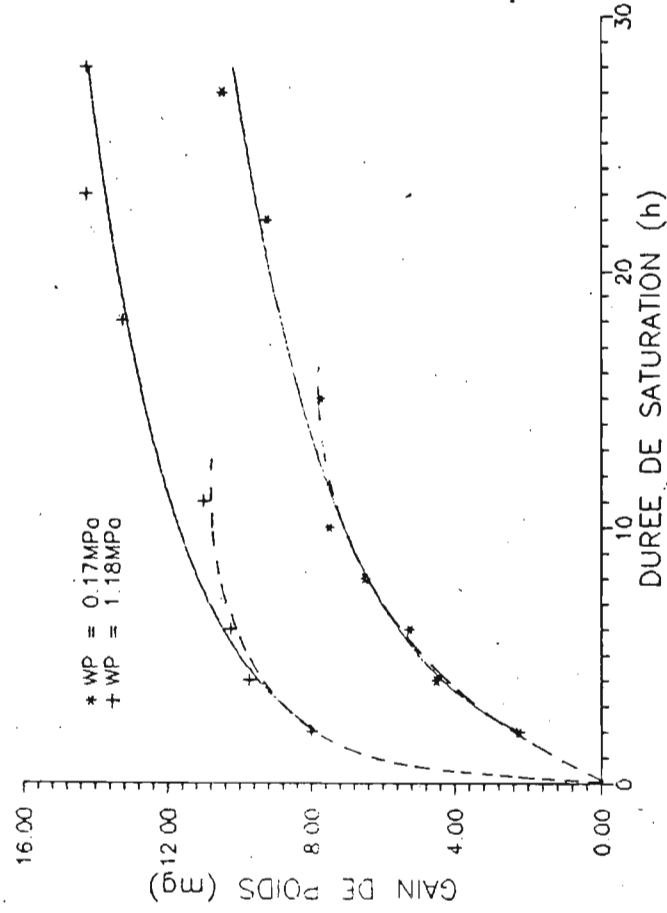


Figure 19: Courbe de saturation de disques foliaires à deux valeurs de potentiel hydrique total. Chaque point constitue la moyenne de trois répétitions.

où:

Pf= poids frais.

Ps= poids sec.

Psat.= poids saturé.

WD = Déficit de saturation.

Le temps nécessaire pour atteindre la saturation a été déterminé de façon expérimentale (fig.19). Les résultats montrent que l'absorption d'eau est intense pendant les 6 premières heures, et tend à se stabiliser à partir de là. L'expérience a été effectuée chez les folioles de la feuille n°4 de plantes en pépinière et indique que la saturation est plus rapide pour des disques au potentiel plus bas. En contrepartie, pour des tissus moins déshydratés, l'absorption est lente et l'utilisation d'un temps de saturation moindre conduirait au calcul de teneurs relatives en eau plus importantes et irréelles. D'autres auteurs indiquent des périodes variables de 1/2 à 2 heures d'incubation, directement dans l'eau, comme suffisantes pour la saturation des disques foliaires de palmier à huile (WORMER, 1956 ; WORMER et QCHS, 1959 ; RUER, 1968). On cherche normalement à réduire le temps d'incubation afin d'éviter l'erreur résultant de la perte de poids sec due à la respiration des tissus. Selon CATSKY (1974), même pendant des périodes de 6 heures d'incubation à 25°C, l'erreur due à la respiration est moins importante que celle occasionnée par l'injection latérale ("edge injection error", SPOMER, 1972). A son tour, l'injection latérale est extrêmement réduite par l'utilisation de la technique de la chambre humide.

Face aux résultats obtenus, au degré de deshydratation variable des tissus et pour des raisons pratiques, on choisit l'utilisation d'un temps d'incubation de 8 à 10 heures à 25°C, et sous lumière fluorescente. En

dehors de cette période survient une seconde phase d'augmentation du poids saturé qui peut être due à la croissance du tissu.

Les disques foliaires ont été extraits des mêmes folioles utilisées pour la mesure du potentiel hydrique total. Sur la figure 20, on voit que les teneurs en eau des tissus, avant et après la mesure du potentiel hydrique, se répartissent le long d'une ligne d'équivalence (trait plein 1:1) et, par conséquent, dans les conditions adoptées, les pertes en eau à l'intérieur de la chambre de pression sont négligeables.

3.3- Méthodologie d'analyse des composantes biochimiques:

3.3.1- Collecte et traitement des échantillons:

- Collecte: dans les expériences décrites aux paragraphes 2.1.1 et 2.1.2 (deux cycles et un cycle de stress respectivement), les échantillons consistaient en 12 disques de 9mm de diamètre, prélevés sur les mêmes folioles utilisées pour la mesure du potentiel de base. Immédiatement après la collecte, les disques furent placés dans de petits flacons, contenant 5ml d'éthanol gelé à 70%, lesquels furent fermés hermétiquement et conservés au congélateur jusqu'à leur utilisation. Parallèlement, des échantillons ont été prélevés pour l'obtention du poids sec de 12 disques (en étuve, à 80°C pendant 12 heures).

A leur tour, dans l'expérience décrite au paragraphe 2.1.3, les échantillons des différentes parties ont été séchés à 85°C pendant 12 heures et enfin moulus, servant aux extractions postérieures (20mg pour le feuilles, 10mg pour le bulbe et 40mg pour les racines).

- Extraction: les échantillons de disques foliaires ont été homogénéisés en utilisant le propre volume d'alcool dans lequel ils étaient conservés. La mouture a été réalisée dans un mortier refroidi dans un bain de glace. Le mélange homogène a été transféré directement vers un tube de centrifugeuse d'une capacité de 15ml, de même que les volumes utilisés pour

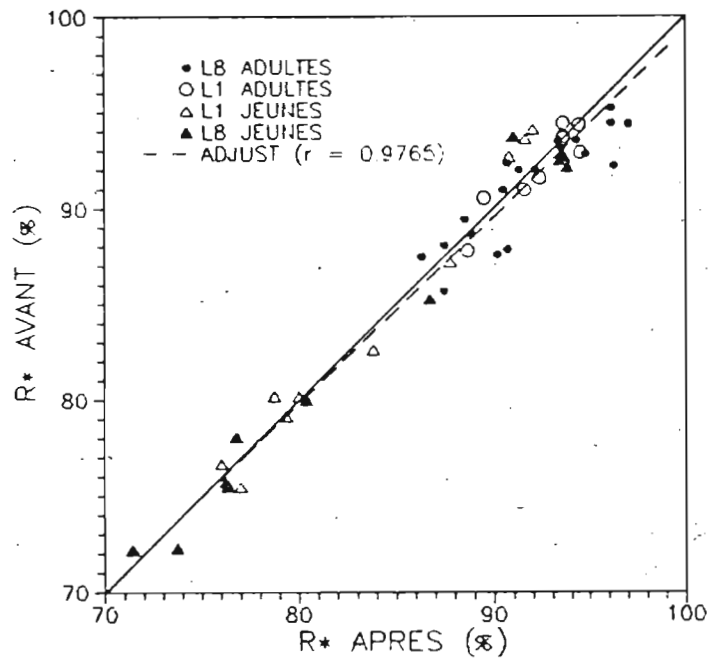


Figure 20: Teneur relative en eau (R^*) des feuilles avant et après la mesure du potentiel hydrique par la méthode de la chambre de pression.

les trois lavages, complétant un total approximatif de 12ml. Les tubes ont été clos avec du papier aluminium et soumis à extraction au bain-marie à 70°C pendant 30 minutes, et en suite centrifugés à 3000 rpm pendant 15 minutes. L'extraction a été répétée deux fois supplémentaires, les surnageants ont été combinés dans un bêcher de 50ml et le culot conservé pour l'extraction de l'amidon. L'extrait alcoolique ainsi obtenu a été évaporé presque entièrement et a été repris dans un volume de 5ml d'eau distillée. A ce volume ont été additionnés 2,5ml d'une solution saturée de $\text{Ba(OH)}_2 \cdot 8\text{H}_2\text{O}$ (70g/1000ml d'eau distillée purgée du CO_2) et 2,5ml de solution de sulfate de zinc à 5% (p/v) 10 minutes plus tard. Le mélange a été à nouveau centrifugé à 4000 rpm pendant 20 minutes et le surnageant ainsi obtenu a constitué l'extrait épuré utilisé postérieurement pour les déterminations des sucres solubles totaux, des sucres réducteurs et des aminoacides solubles totaux.

Le culot subsistant après les extractions a été lavé avec 10ml d'eau distillée, centrifugé à 3000 rpm pendant 15 minutes et le surnageant a été ôté. L'amidon présent dans le résidu a été soumis à deux hydrolyses avec 3ml de HClO_4 à 35% dans un bain de glace pendant 15 minutes entrecoupées de centrifugations à 3000 rpm (15 minutes) et enfin un lavage avec 4ml d'eau distillée suivi de centrifugation. Les surnageants ont été combinés et filtrés dans un filtre de verre fritté. Cet extrait a été destiné à la détermination de l'amidon.

3.3.2- Dosages:

Tous les dosages ont été effectués par photolorimétrie dans un spectrophotomètre Spectronic 202 qui utilise des coupelles de verre de 1cm de diamètre. Dans toutes les séries d'échantillons ont été incluses les parties "aliquotes" d'échantillons "en blanc" obtenues ayant une forme

similaires aux extraits, afin de corriger les effets des interférences possibles.

- Sucres solubles totaux et amidon: ils ont été dosés au moyen du réactif d'Anthrone (0,2% dans du H_2SO_4 pur) à 640nm (YEMM et WILLIS, 1954 ; ASHWELL, 1957). Les teneurs en sucres ont été calculées selon une gamme de glucose (10-80 μ g).

- Sucres réducteurs: on a utilisé la méthode classique de NELSON-SOMOGY. Les % de transmission ont été lus à 540nm et les quantités de sucres calculées au moyen d'une courbe de calibrage du glucose variant de 10-80 μ g.

- Aminoacides solubles totaux: leur quantification a été basée sur la réaction à la ninhydrine décrite chez MOORE et STEIN (1948) et les intensités de couleurs développées ont été lues à 570nm. Pour la courbe d'étalonnage on a utilisé un mélange de glycine, d'arginine, d'asparagine et de cystéine constituant une solution de travail à partir de laquelle ont été obtenus les niveaux pour la courbe qui varient de 5-25 μ g d'acides aminés.

3.4- Courbes pression-volume:

Les courbes pression volume (SCHOLANDER et al., 1964 ; TYREE et HAMMEL, 1972) ont été réalisés avec des folioles de plantes jeunes et adultes selon les mêmes principes et précautions utilisés dans la mesure du potentiel total en eau. Des essais préliminaires ont montré que la perte naturelle en eau pourrait être utilisée à l'inverse de la méthodologie classique, dans laquelle la déshydratation de la foliole est obtenue par augmentations successives de la pression à l'intérieur de la chambre. Ce même fait a déjà été vérifié par d'autres auteurs et permet le traitement de 9-12 folioles par journée de travail (WILSON et al., 1979 ; HENSON, 1982 ; SOBRADO et TURNER, 1983 ; TURNER, 1986).

La veille des mesures (17 heures) les folioles ont été entièrement enveloppées avec du papier absorbant humide et du papier aluminium, afin d'assurer la réhydratation des tissus et de la maintenir jusqu'à la collecte, ce qui pour les palmiers adultes a lieu aux environs de 7:30 heures. Les folioles ont été sectionnées sous de l'eau fraîchement distillée et leurs bases ont été maintenues immergées à l'intérieur d'une chambre de saturation dans l'obscurité, pendant environ deux heures.

Pour commencer les manipulations, les folioles ont été retirées individuellement, séchées avec précaution, pesées (poids frais) et leur potentiel hydrique mesuré dans la chambre de pression. Pendant les premières mesures, afin d'éviter une perte en eau trop rapide, les folioles ont été conservées à l'intérieur d'enveloppes plastiques entre deux couches de papier buvard humide et de toile plastique, de façon à réduire la transpiration et à permettre l'établissement d'un nouvel équilibre en eau dans les tissus entre deux mesures du potentiel hydrique. Postérieurement, elles ont été exposées par intervalles de temps déterminées (5, 10, 15..., 30 minutes) à la fin desquels elles ont été à nouveau pesées et placées dans la chambre de pression. Il a été constaté que, en général, la partie linéaire de la relation entre $1/WP$ et R^* était atteint après l'obtention de 12 à 16 paires de mesures. Le poids sec a été obtenu après passage en étuve à 80°C pendant 12 heures et le poids à la saturation maxima a été obtenu par extrapolation de la relation linéaire obtenue entre les 4 ou 6 premières paire de mesures (LADIGES, 1975).

3.4.1- Plantes jeunes: les courbes ont été réalisées avant et à la fin de chaque cycle de stress. La veille (à 18 heures) les plantes ont été irriguées jusqu'à saturation et l'on a sélectionné une foliole sur la feuille n°3 de chacune des plantes traitées des différentes lignées,

lesquelles ont été protégées avec du papier aluminium. Sur chaque lignée ont été pratiquées trois répétitions.

3.4.2- Plantes adultes: les folioles utilisées ont été sélectionnées dans la région médiane de feuilles correspondant au rang n°9. Malheureusement, pour des raisons opérationnelles, les manipulations n'ont trait qu'à la période suivant le début de la saison de pluies. Pour chaque lignée ont été exécutées au mois trois séries de mesures.

III- Résultats:

1- Plantes adultes:

1.1- Relation entre le WP et R* des feuilles de différentes lignées mesurées pendant la saison sèche: sur la figure 21 sont portées les courbes qui représentent la relation entre le potentiel hydrique et la teneur relative en eau (ou degré de saturation) des tissus foliaires de quatre matériels génétiques reconnus différents quant à la résistance à la sécheresse. Ces mesures ont été prises à la fin du mois de janvier 1988 (donc deux mois après le début de la saison sèche), chez les folioles de feuilles de rang 9. Les feuilles ont été coupées et soumises au séchage naturel dans le but d'éviter le développement de mécanismes d'adaptation qui eussent pu, à long terme, modifier les valeurs des composantes du potentiel hydrique total (JONES et TURNER, 1978). On a tenté d'obtenir, par un grand nombre de mesures de WP et de R*, des courbes de rétention d'eau des quatre lignées (L1 moyennement résistante, L7 extrêmement résistante, L8 résistante et L25 extrêmement sensible), qui fussent assez représentatives, avec l'intention de vérifier les différences possibles entre les hybrides quant à cet aspect.

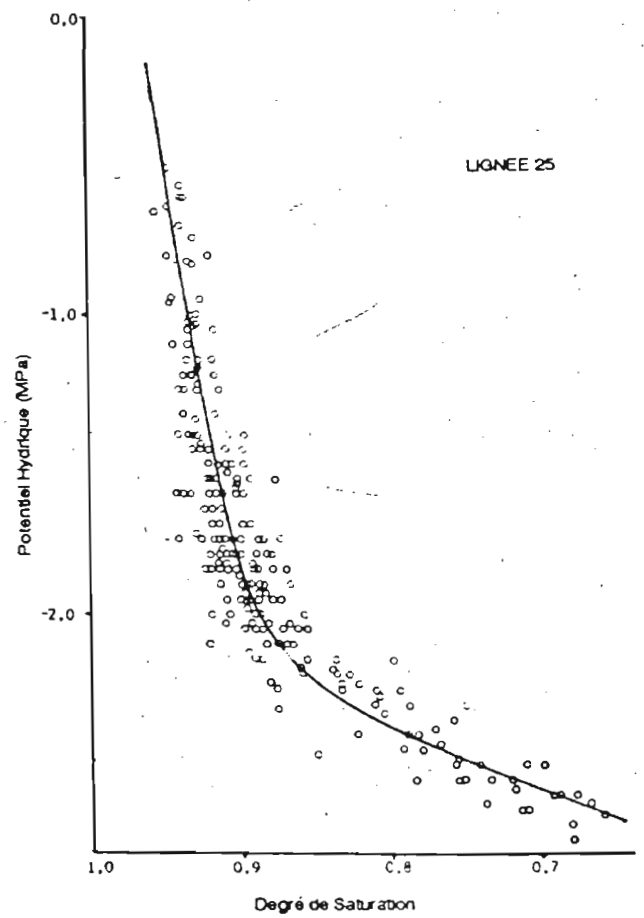
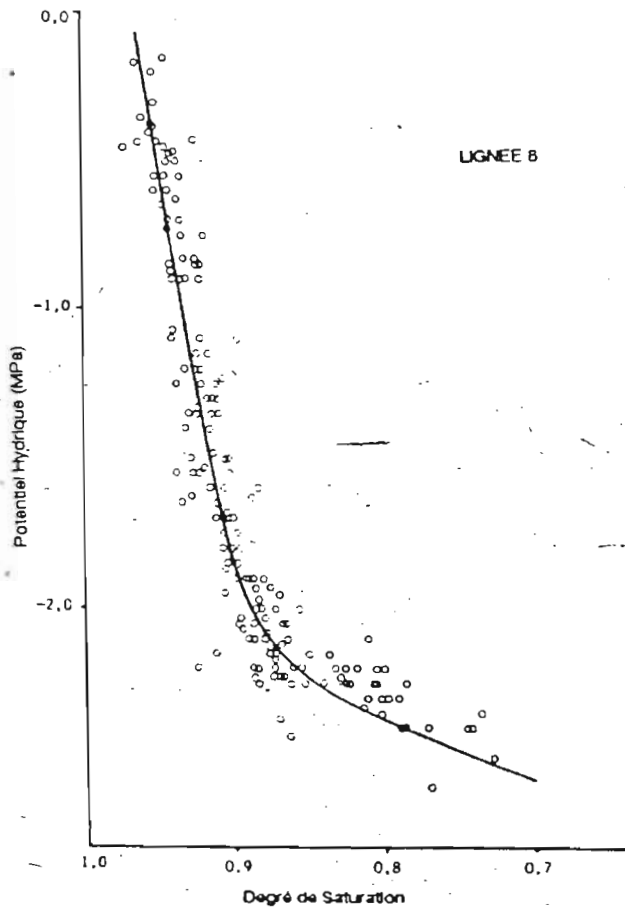
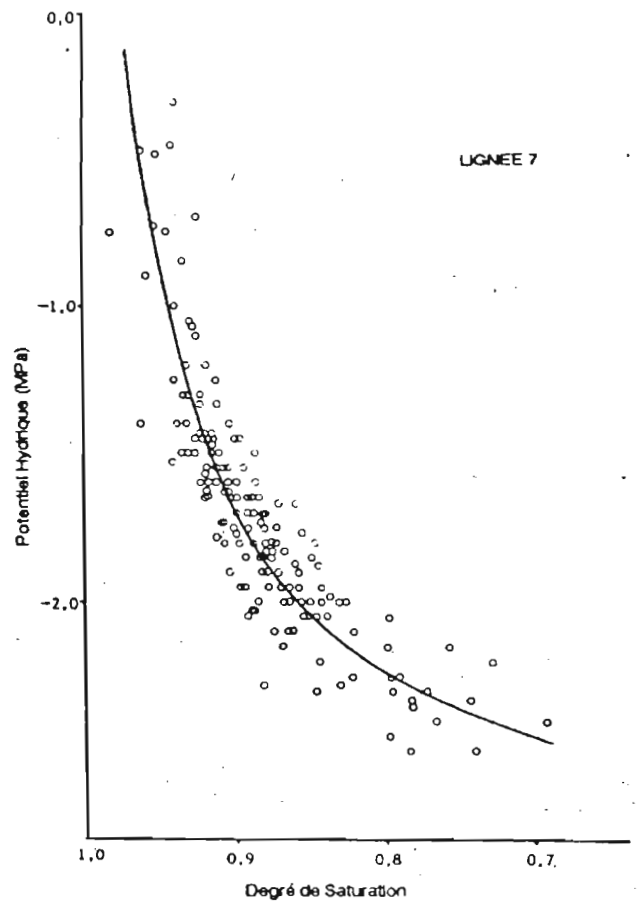
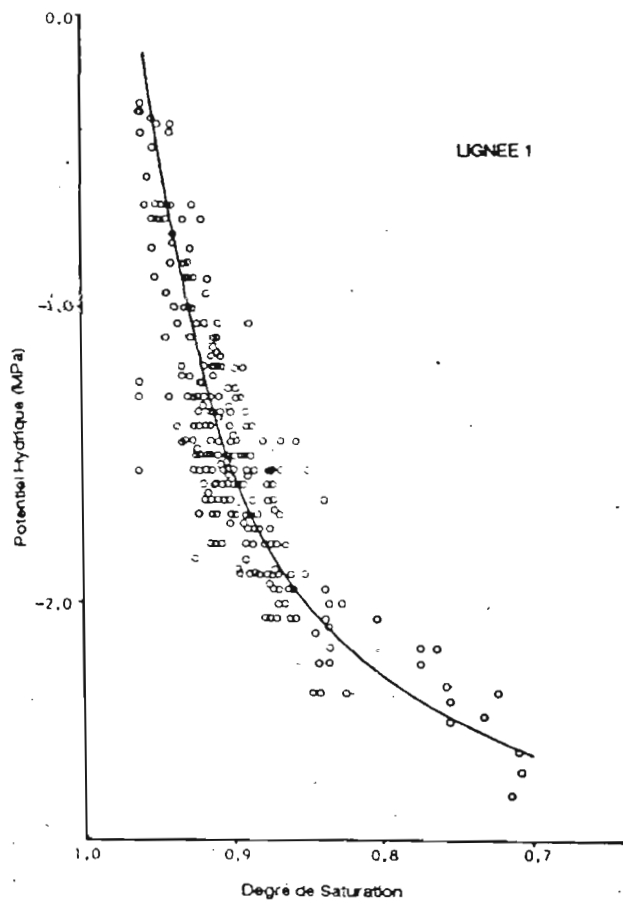


Figure 21: Relation entre le potentiel hydrique et la teneur relative en eau (Degré de Saturation) des tissus foliaires de plantes adultes.

On peut voir que les courbes suivent la tendance attendue, qui est de présenter deux phases: dans la première on note un abaissement significatif du potentiel hydrique total tandis que les valeurs des teneurs relatives en eau correspondantes varient peu. Dans la seconde phase, le phénomène inverse se produit. Une grande partie de l'abaissement du potentiel hydrique total dans la première phase est dû à des réductions du potentiel de turgescence, lequel à son tour reflète les caractéristiques d'élasticité des parois cellulaires. Dans la région d'inflexion la turgescence atteint zéro, en un point connu sous le nom non de point de plasmolyse initiale. En suite, les valeurs de potentiel hydrique sont fondamentalement dictées par les variations du potentiel osmotique (KRAMER, 1983 ; BEADLE et al., 1985).

Les résultats de différents auteurs cités par JONES et al. (1981) montrent que la tendance des courbes de rétention d'eau chez les tissus foliaires de différentes espèces les plus résistantes présentent un écart moindre de la R^* par unité de potentiel hydrique (KRIEG, 1983).

La superposition des courbes de rétention d'eau des tissus foliaires des quatre lignées peut être observée à la figure 22. On voit que, en principe, les lignées se répartissent en deux groupes. Dans le premier (L1 et L7), la diminution initiale du potentiel hydrique est plus atténuée, tandis que dans le second, représenté par les lignées 8 et 25, la réduction du potentiel dans la première phase est plus abrupte. Pourtant, dans les deux groupes, le point de plasmolyse initiale survient dans la bande située entre 90 et 80% du contenu maximum en eau des feuilles.

Comme il a déjà été dit précédemment, les mesures ont été effectuées en pleine saison sèche. Par conséquent, on s'attendait à ce que l'action des mécanismes adaptatifs tels que l'osmorégulation provoquent des modifications dans les tendances des courbes et permettent de différencier les lignées quant à leurs caractéristiques de résistance. Apparemment, si ces mécanismes existent, ils sont communs à tous les matériels génétiques

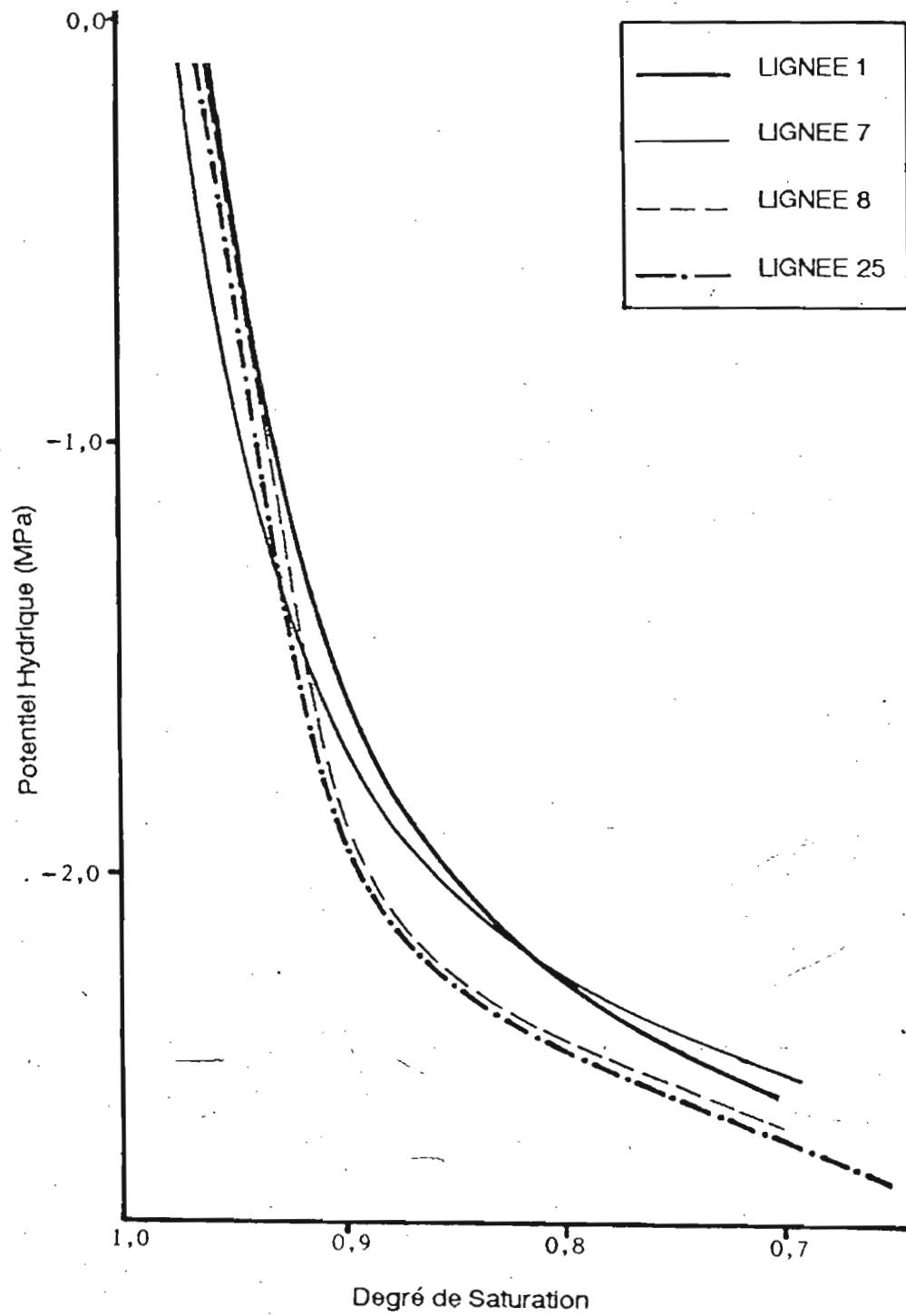


Figure 22: Superposition des courbes de rétention d'eau des tissus foliaires de plantes adultes. Les points expérimentaux ont été omis pour une plus grande clarté.

comparés. En outre, les réponses obtenues ne suivent pas la tendance attendue étant donné que l'isotherme obtenue pour les tissus foliaires d'une lignée extrêmement sensible comme la lignée 25 coïncide avec celle de la lignée 8 qui est résistante.

Les courbes de rétention d'eau du palmier à huile ressemblent aux courbes résultant d'études précédentes chez des espèces d'arbres telles *Ilex aquifolium*, *Fagus silvatica* et *Quercus ilex*, comparées par PONTAILLER (1979).

Les valeurs les plus basses enregistrées pour le potentiel hydrique dans les courbes (entre 2,0 et 3,0MPa) ne sont apparues que de manière sporadique chez les feuilles intactes des palmiers adultes, étant donné que la fermeture stomatique favorise une réhydratation rapide. Des observations parallèles faites chez des palmiers adultes ont révélé que l'enveloppement d'une foliole en pleine transpiration par une chambre obscure fait que le potentiel hydrique augmente d'une valeur de -1,7MPa jusqu'à -0,6MPa en moins d'une heure. D'un autre côté, les valeurs trouvées sur le terrain sont fréquemment détectées chez des feuilles intactes de différentes espèces d'arbres mésophiles (RITCHIE et HINCKLEY, 1975).

Des travaux antérieurs ont montré que les teneurs relatives en eau des tissus foliaires du palmier à huile varient peu, indépendamment des conditions ambiantes et de l'âge du matériel végétal (WORMER et OCHS, 1959). Les valeurs trouvées par ces auteurs se sont toujours maintenues au-dessus de 90% même aux heures les plus chaudes de la journée, ne baissant rapidement que lorsque le déficit en eau du sol s'approchait du point de flétrissure permanente.

A son tour, RUER (1968) a trouvé des valeurs minima de 86% chez des plantes adultes sur le terrain, postulant ce dernier l'utilisation de R^* comme indicateur des effets de la sécheresse chez les plantes. Les résultats obtenus montrent que, de fait, dans la région antérieure au point

de turgescence zéro, les valeurs de R^* varient peu, mais que ces petites variations correspondent à de grands changements dans le potentiel hydrique total. Ainsi, ce dernier paramètre doit il mieux refléter les effets de la sécheresse sur le métabolisme des tissus foliaires, lequel est évidemment influencé par les variations des potentiels de turgescence et osmotique.

1.2- Analyse des composantes du potentiel hydrique total des tissus foliaires de plantes adultes: l'établissement de courbes pression-volume permet l'analyse du comportement des composantes principaux du potentiel hydrique (potentiels de turgescence et osmotique), à mesure que le déficit hydrique des tissus augmente (SCHOLANDER et al., 1965 ; TYREE et HAMMEL, 1972). Ce processus permet également de comparer les inter-relations entre les composantes du potentiel total et la teneur relative en eau de façon plus précise, étant donné qu'elles sont effectuées dans des conditions plus contrôlées et plus homogènes.

Le tableau VI résume les valeurs moyennes obtenues avec des folioles de la feuille n°9 des quatre lignées étudiées. En raison de difficultés opérationnelles, il a seulement été possible de réaliser les courbes de la période qui a suivi le début des pluies (avril 88). La lignée 7 (résistante) se distingue car elle présente des valeurs de potentiel osmotique à pleine turgescence et au point de turgescence zéro, plus élevées. Cependant, la teneur relative en eau au point de plasmolyse est à peine légèrement supérieure à celle des autres lignées.

On se serait attendu à ce que dans ce cas des différences intrinsèques entre les tissus foliaires des lignées se soient produites, les plus résistantes ayant présenté les valeurs de potentiel osmotique à pleine turgescence et au point de turgescence zéro les plus basses. De la même façon, le début de la plasmolyse devrait se produire à des teneurs relatives en eau plus réduites. Considérés ensemble, les résultats ne

Tableau VI: Valeurs moyennes obtenues avec les courbes de pression/volume des folioles de plantes adultes.
 Chaque résultat est issu de 8 répétitions (C.V%).

DATE	LIGNEE numero	OP (MPa)	OPP (MPa)	R0 (%)	Rp (%)	PSat/PSoc	VT/gMS	VAp/gMS
7/4/88	L1	-1.70 (7.9)	-1.95 (7.1)	40.10 (29.5)	92.44 (1.0)	2.73 (3.1)	1.73 (4.8)	0.701 (31.7)
8/4/88	L7	-1.59 (4.8)	-1.87 (4.3)	53.89 (12.9)	93.13 (0.6)	2.69 (2.3)	1.75 (9.9)	0.940 (15.3)
11/4/88	L8	-1.72 (5.8)	-2.01 (4.1)	46.90 (21.3)	92.56 (1.1)	2.69 (3.4)	1.69 (5.5)	0.795 (24.1)
12/4/88	L25	-1.72 (3.4)	-1.98 (3.4)	46.63 (11.2)	92.88 (0.5)	2.76 (2.2)	1.76 (3.5)	0.819 (12.6)

présentent pas de différences significatives qui permettent de différencier les matériels génétiques comparés.

Se bien qu'ils soient très variables et obtenus avec un faible nombre de points (5-8 points), les valeurs de R_0 permettent d'estimer la proportion du volume total d'eau existant dans l'apoplaste et dans le symplaste des tissus foliaires. Les valeurs obtenues peuvent être considérées comme élevées, indiquant l'existence d'un volume d'eau apoplastique, par unité de matière sèche (Vap/gMS), important. Cette réserve d'eau dans l'apoplaste peut être considérée comme élevée, étant donné que les résultats de travaux chez d'autres espèces révèlent des proportions allant de 3 à 50% du contenu maximum en eau des feuilles (TURNER, 1981). Les relations masse/surface, portent à croire que chez les tissus des plantes adultes il y a une grande proportion de tissus conducteurs et parois cellulaires capables de retenir une quantité d'eau importante.

Comparées aux autres espèces (tableau VII), les valeurs trouvées pour des potentiel osmotiques à pleine turgescence et au point de plasmolyse initiale, sont proches de celles constatées chez les espèces pérennes, mais les teneurs relatives en eau au point de turgescence zéro (R_p) sont notablement plus élevées dans les tissus foliaires du palmier à huile.

Les variations des potentiels de turgescence par rapport au potentiel et au déficit hydrique des tissus, sont présentées aux figures 23A et B. Les droites de la figure 23A ont été ajustées par régression. D'une façon générale, le potentiel de turgescence se limite à la moitié, même pour des valeurs de potentiel hydrique autour de 1,0MPa, et de 98% pour R^* , pouvant aller jusqu'à s'annuler pour des valeurs de R^* supérieures à 90%. Ces résultats démontrent une faible élasticité du tissu, mais d'un autre côté, ces diminution brutales de la turgescence en réponse à la déshydratation peuvent fournir un moyen efficace de contrôle de l'économie en eau des

Tableau VII: Valeur du potentiel osmotique en pleine turgescence (OP), et du potentiel osmotique et des teneurs relatives en eau au point de plasmolyse initiale chez différentes espèces annuelles et pérennes.
Les potentiels sont exprimés en MPa et les teneurs relatives en eau, en%

Espèces	OP	OPp	Rp	PSat/PSec	References
<i>Helianthus annuus</i> Humide	-0.82	-0.98	85.80	10.61	SOBRADO et TURNER, 1983
Sec	-1.04	-1.20	85.00	8.39	
<i>Helianthus petiolaris</i> Humide	-0.77	-1.03	79.30	8.65	
Sec	-0.87	-1.10	79.00	8.33	
<i>Pennisetum americanum</i> (L. Leake) Humide	-0.81	--	90.00	--	HENSON, 1982
Sec	-1.17	--	85.00	--	
<i>Triticum durum</i> (L.) var. Granddur	-1.35	-1.55	--	--	KIKUTA et RITCHER, 1986
<i>Picea abies</i>	-1.72	-2.48	76.50	--	GROSS et PHAM-NGUYEN, 1987
<i>Coffea liberica</i>	-1.58	-1.87	86.00	--	
<i>Quercus alba</i> (L.) Jeunes plantes	-1.67	-1.99	83.00	--	PARKER et PALLARDY, 1987
<i>Ilex opaca</i>	-1.53	-1.96	81.00	--	ROBERTS et KNOERR, 1977
<i>Acer rubrum</i>	-1.59	-2.23	73.00	--	
<i>Liquidambar styraciflua</i>	-1.63	-2.08	81.00	--	
<i>Cornus florida</i>	-1.48	-2.00	75.00	--	
<i>Acer saccharinum</i> (L.)	-1.43	-2.17	--	--	CHEUNG, TYREE et DAINTY, 1975
<i>Fraxinus pennsylvanica</i> (Marsh.)	-1.56	-1.92	--	--	
<i>Ginkgo biloba</i> (L.)	-1.80	-2.20	--	--	

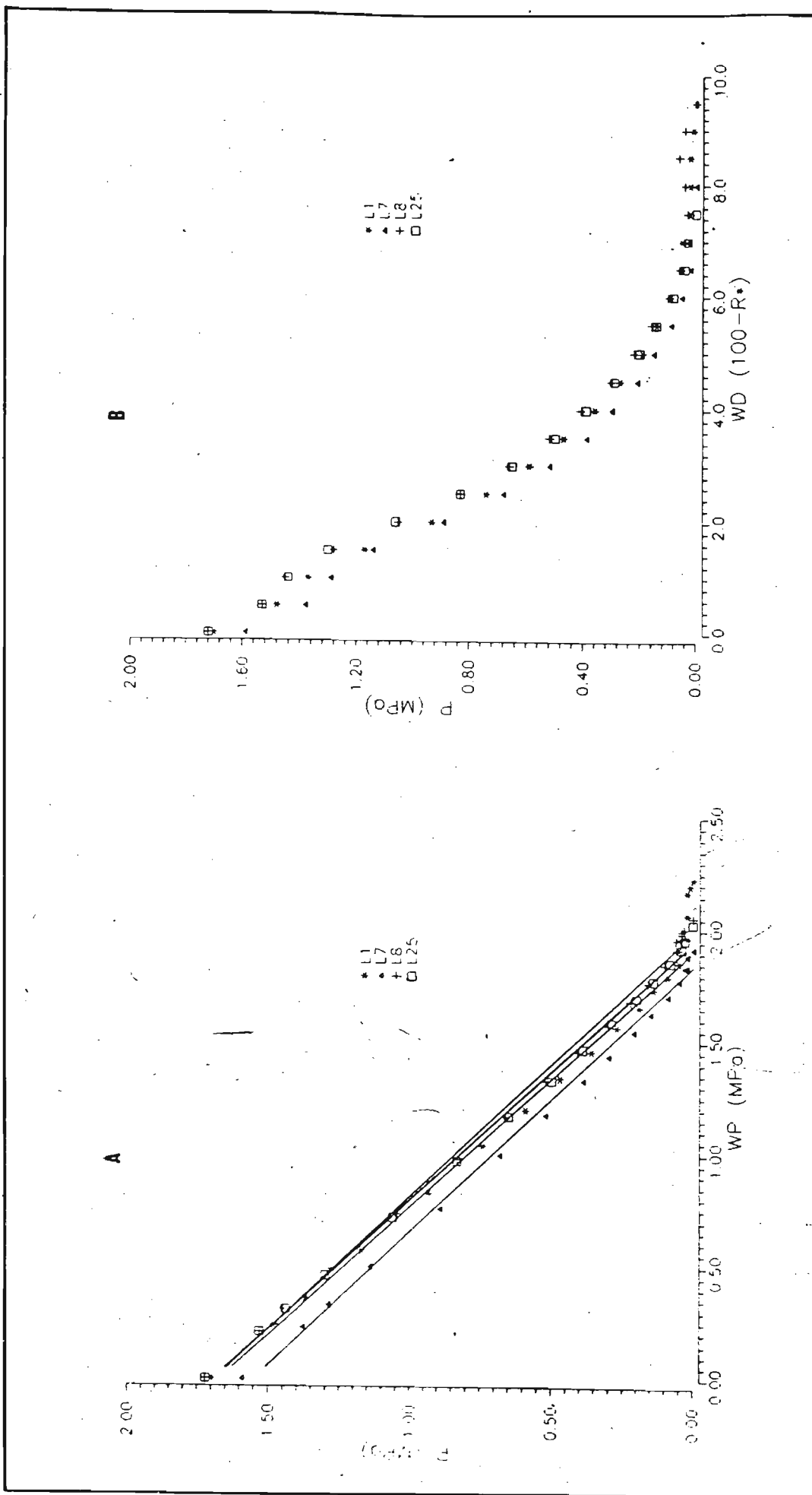


Fig. 23A-B: Variations du potentiel de turgescence (P) en fonction des réductions du potentiel hydrique (A) et du déficit en eau des feuilles (B).

feuilles tempérée par l'ouverture stomatique. Selon TURNER et JONES (1980), les modifications de la turgescence et du potentiel osmotique des feuilles n'ont pas d'effet immédiat sur les cellules protectrices des stomates. Mais il a été constaté que les effets physiques sur les membranes, tels que distensions et compressions, transforment les changements de potentiel, de turgescence ou de volume cellulaire en réponses métaboliques (SCHULZE et al., 1988). On constate également que les variations en volume des cellules des feuilles induisent des modifications sur le métabolisme, qui peuvent se traduire par une accumulation d'acide abscisique (TURNER, 1986). La sensibilité de cette réponse peut être accentuée par l'accroissement des déficits en eau dans le sol, accroissement dû à des changements de la composition ionique, du pH et même à l'augmentation de concentration en ABA dans la sève brute (SCHULZE et al., 1988).

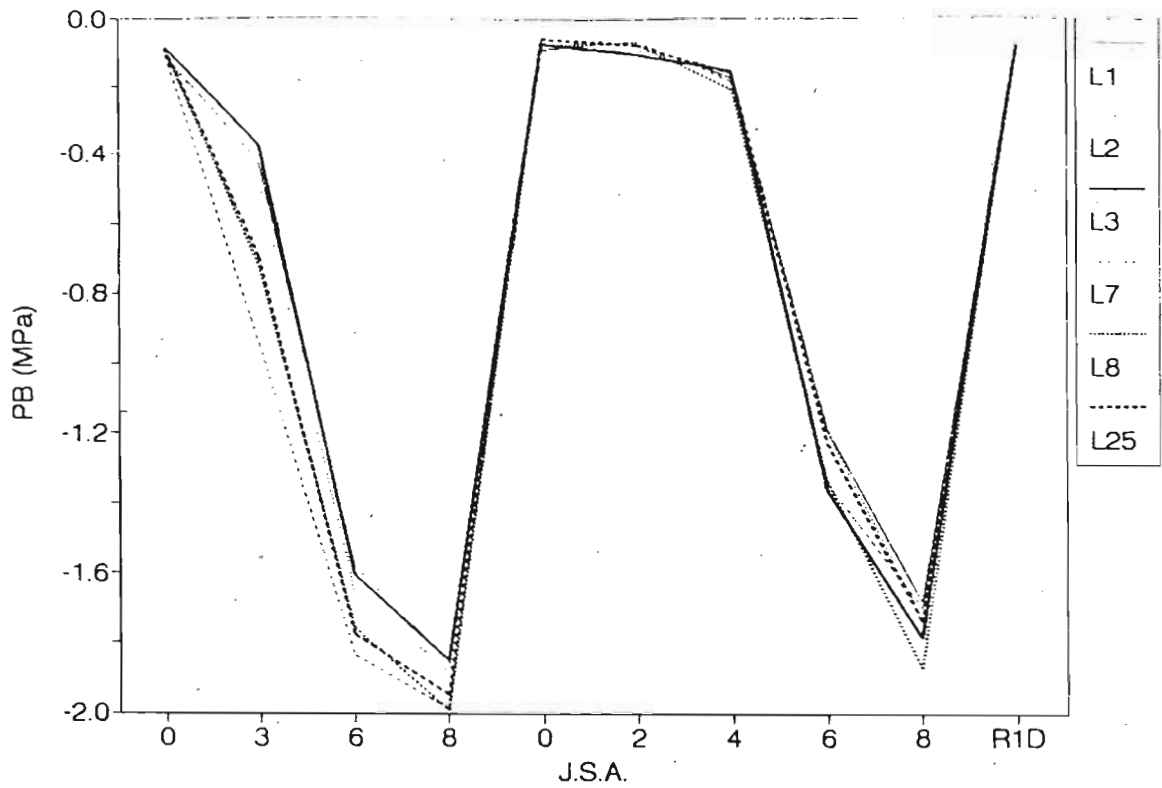
Bien qu'elle n'ait pas encore été estimée chez le palmier à huile, la sensibilité des lignées à ces stimuli peut être modifiée. Ainsi, pour une même réduction de turgescence ou de volume, l'intensité de réponse, en termes de modification de l'équilibre hormonal, peut être différente.

2- Plantes jeunes:

2.1- Effets de deux types de cycles d'assèchement sur les composantes du potentiel hydrique total: sur les figures 24 et 25 sont représentées les évolutions du potentiel de base et de la R^* correspondant à ces potentiels mesurés pendant les deux essais.

Dans l'expérience où l'on a utilisé les pots d'une capacité de 12,5 litres, le potentiel de base mesuré dans la première phase d'assèchement baisse plus rapidement que dans le second cycle. Pendant les six (6) jours du premier cycle de suspension de l'irrigation, le potentiel mesuré chez les feuilles s'est établi entre -1,6 et -2,0MPa, tandis que dans le second

POTENTIEL DE BASE
POTS DE 12.5 LITRES



R* correspondant au PB
POTS DE 12.5 LITRES

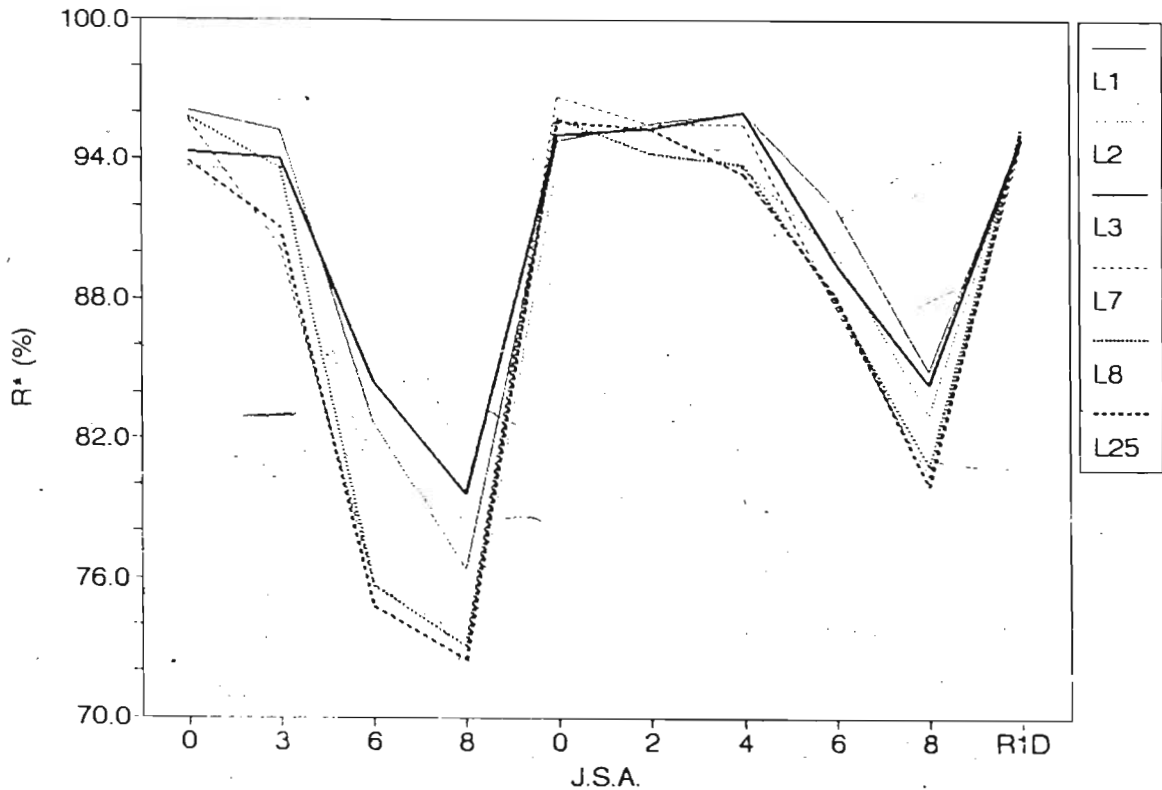
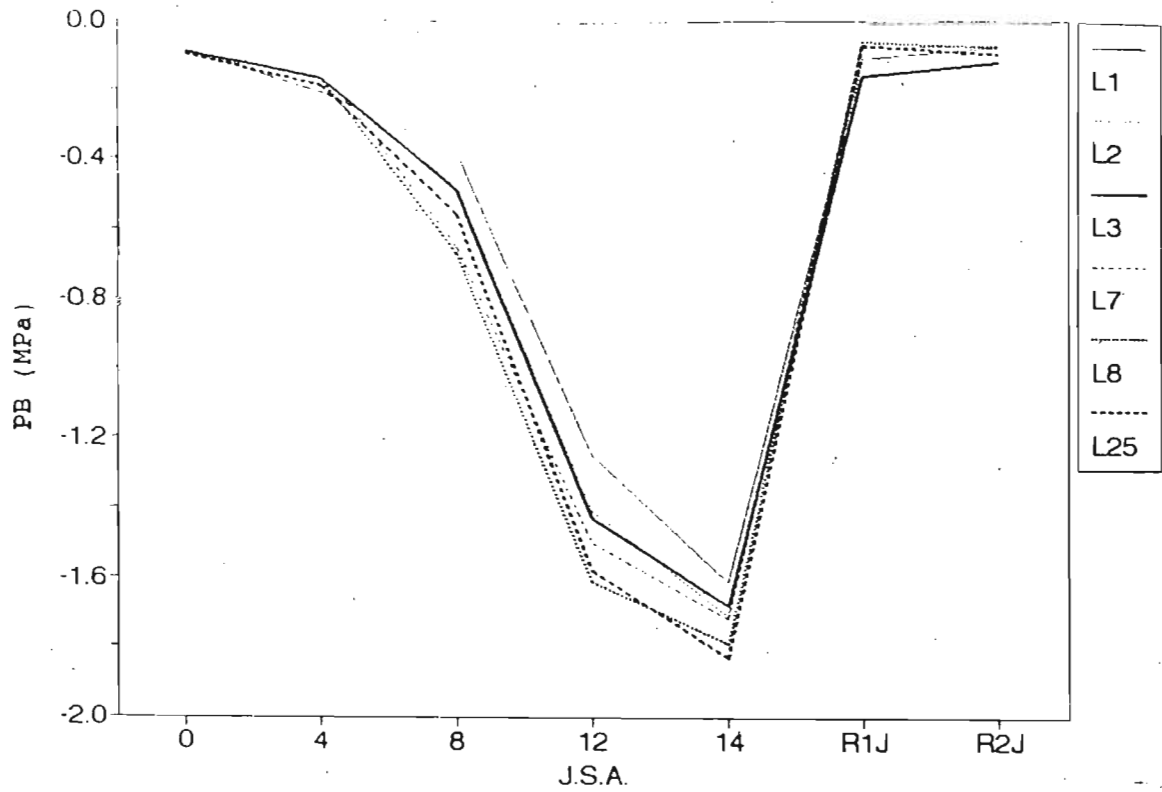


Figure 24: Evolution du potentiel de base (PB) et de la teneur relative en eau correspondante (R^*) pendant deux cycles rapides de sécheresse (2x8 jours). Mesures effectuées chez la feuille N°3 de palmiers jeunes. (J.S.A. = Jours de suspension d'arrosage. RID. = 1er jour après la re-hydratation).

POTENTIEL DE BASE
POTS DE 25 LITRES



R* correspondant au PB
POTS DE 25 LITRES

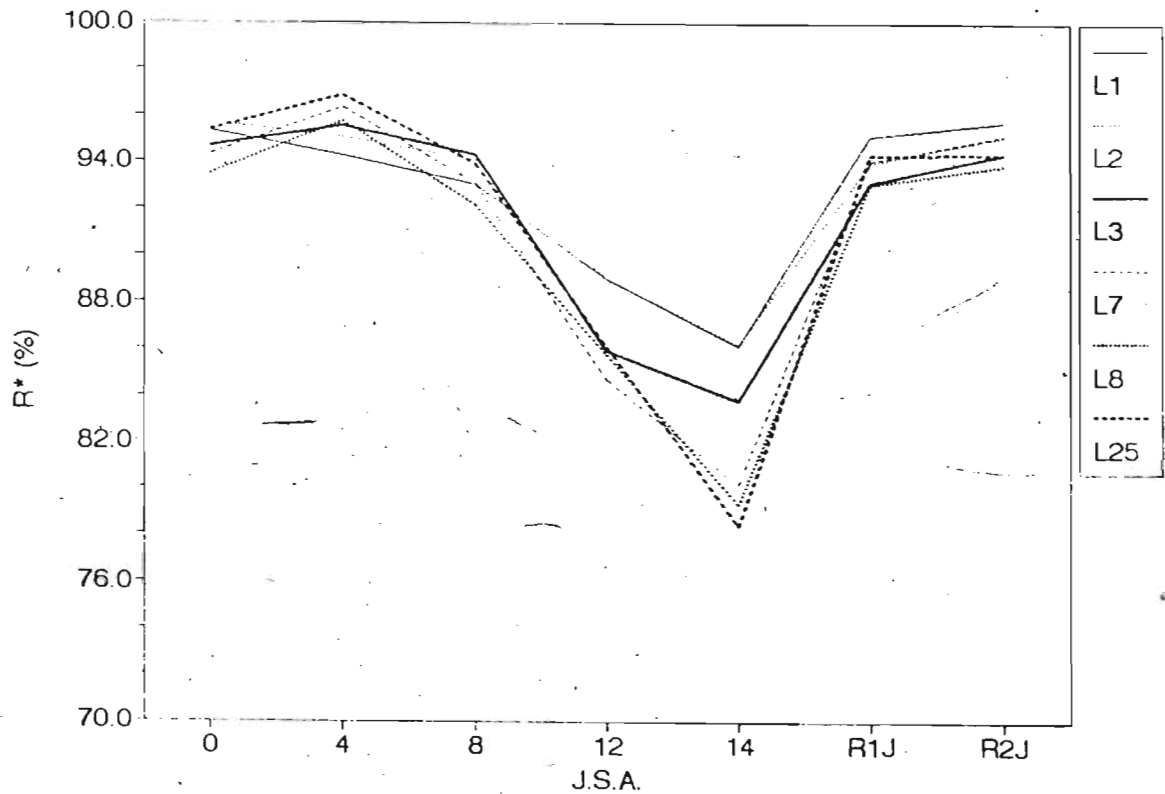


Figure 25: Evolution du potentiel de base (PB) et de la teneur relative en eau correspondante (R*) pendant un cycle de sécheresse long (14 jours). Mesures effectuées chez la feuille N°3 de palmiers jeunes.
(J.S.A. = Jours de suspension d'arrosage. R1J et R2J. = 1er et 2ème jours après la re-hydratation.

cycle, l'évolution a été plus lente, et de semblables valeurs n'ont été obtenues que deux jours plus tard. On observe également que dans le second cycle, les teneurs relatives en eau se sont maintenues à des niveaux plus élevés, même à des potentiels hydriques équivalents.

Dans le cas où le stress a été imposé de façon plus lente, en utilisant des pots d'une capacité double (25 litres), les R^* se comportent de façon semblable aux résultats de second cycle de stress rapide. Chez toutes les lignées, il a été observé que le préconditionnement et le taux de croissance du déficit modifient la relation entre le potentiel hydrique total et la R^* . Bien que les plantes aient été âgées de 9 à 12 mois, la croissance lente du déficit s'apparente plus aux conditions qui peuvent survenir en conditions naturelles, où l'espace radiculaire n'est pas limité physiquement, et où le tarissement peut être partiellement compensé par la redistribution dynamique de l'eau dans le sol.

Comme il a déjà été constaté chez le sorgho, de même que chez d'autres espèces, la déficience en eau imposée de façon plus lente favorise le développement de mécanismes d'ajustement osmotique qui découle de l'accumulation active de solutés et de l'abaissement subséquent du potentiel osmotique (JONES et TURNER, 1978 ; JONES et RAWSON, 1979 ; MORGAN, 1984). Enfin, on note que, tant à la fin du second cycle de stress rapide qu'à celle du cycle plus long, les lignées semblent se diviser en deux groupes quant aux R^* de base minima. Un groupe rassemble les lignées L1, L2 et L3, tandis que dans l'autre constitué des lignées L7, L8 et L25, la R^* atteint des valeurs inférieures à 82%. Les deux lignées sensibles (L3 et L25) ont un comportement différencié à cet égard, et la plus sensible des deux (L25) présente durablement les plus fortes réductions de la R^* de base.

Dans les tableaux VIII et IX, on peut voir les paramètres estimés au moyen de courbes pression-volume réalisées avant et après chaque cycle de

Tableau VIII. Valeurs moyennes obtenues avec les courbes pression/volume des folioles de plantes jeunes de palmiers à huile. Les mesures ont été effectuées avant et après deux cycles d'assèchement consécutifs (pots de 12,5 l).

Chaque résultat provient de trois répétitions.

LIGNEE	Avant dessèchement						
	OP (MPa)	OPp (MPa)	R0 (%)	Rp (%)	PSat/PS	VT/gMS	VAp/gMS
L1	-1.38	-1.62	30.03	89.67	3.41	2.41	0.719
L2	-1.38	-1.59	11.70	88.50	3.75	2.75	0.318
L3	-1.43	-1.69	22.20	88.33	3.57	2.57	0.578
L7	-1.32	-1.53	25.80	90.17	3.41	2.41	0.632
L8	-1.44	-1.63	15.17	90.00	3.69	2.69	0.408
L25	-1.37	-1.58	10.40	88.67	3.53	2.53	0.263
Après 1er. cycle							
	OP (MPa)	OPp (MPa)	R0 (%)	Rp (%)	PSat/PS	VT/gMS	VAp/gMS
L1	-1.44	-1.85	33.67	86.33	3.43	2.43	0.820
L2	-1.42	-1.81	34.93	85.83	3.93	2.93	1.018
L3	-1.48	-1.88	32.57	85.67	3.62	2.62	0.854
L7	-1.35	-1.60	18.83	87.67	3.65	2.65	0.497
L8	-1.45	-1.79	27.13	86.00	3.69	2.69	0.734
L25	-1.43	-1.64	13.60	88.75	3.71	2.71	0.379
Après 2ème cycle							
	OP (MPa)	OPp (MPa)	R0 (%)	Rp (%)	PSat/PS	VT/gMS	VAp/gMS
L1	-1.68	-2.01	15.03	86.00	3.24	2.24	0.339
L2	-1.60	-2.00	23.33	85.17	3.53	2.53	0.591
L3	-1.76	-2.11	13.83	85.67	3.36	2.36	0.327
L7	-1.55	-1.84	18.30	87.00	3.38	2.38	0.442
L8	-1.60	-2.03	21.23	83.33	3.49	2.49	0.533
L25	-1.49	-1.78	16.62	86.17	3.39	2.39	0.397

Tableau IX: Valeurs moyennes obtenues avec les courbes pression/volume des folioles de plantes jeunes de palmier à huile. Les mesures ont été effectuées avant et après un cycle d'assèchement en pots de 25 litres. Chaque résultat provient de 3 répétitions.

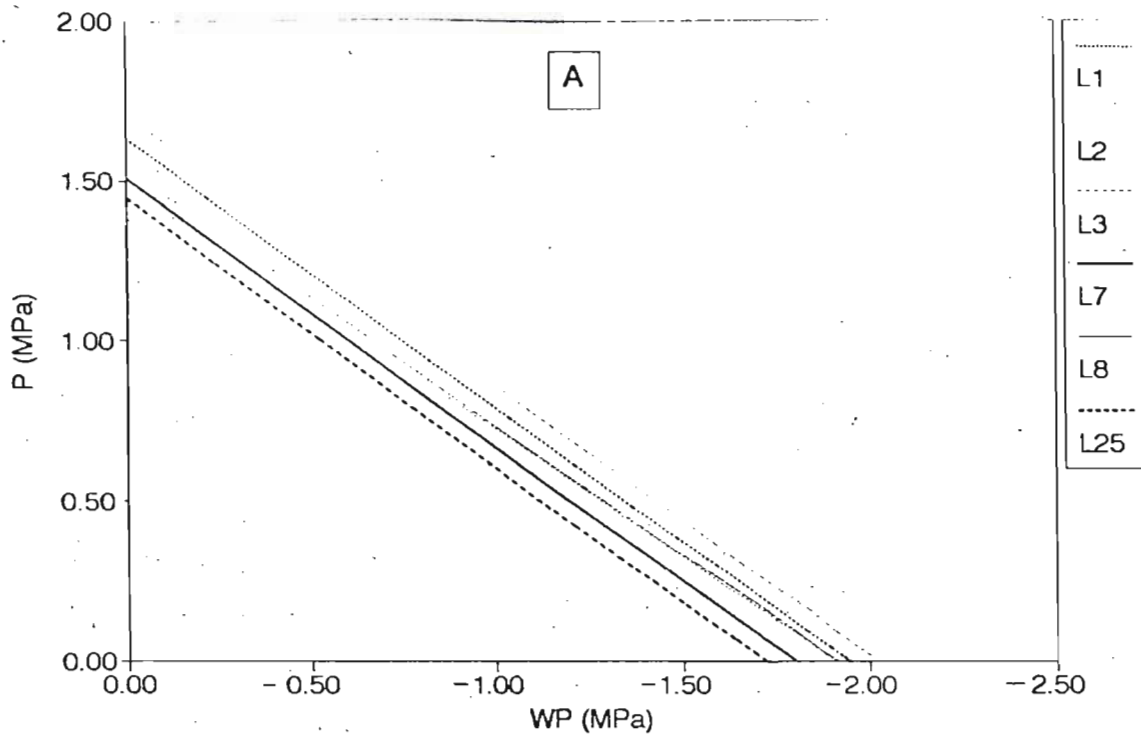
LIGNEE	Avant dessèchement						
	OP (MPa)	OPp (MPa)	R0 (%)	Rp (%)	PSat/PS	VT/gMS	VAp/gMS
L1	-1.42	-1.65	19.37	89.00	3.18	2.18	0.424
L2	-1.40	-1.67	22.53	87.50	3.38	2.38	0.535
L3	-1.41	-1.63	16.90	88.67	3.26	2.26	0.377
L7	-1.31	-1.50	12.20	89.00	3.42	2.42	0.293
L8	-1.40	-1.62	18.00	89.00	3.37	2.37	0.425
L25	-1.38	-1.60	13.87	88.33	3.25	2.25	0.31
	Après dessèchement						
	OP (MPa)	OPp (MPa)	R0 (%)	Rp (%)	PSat/PS	VT/gMS	VAp/gMS
L1	-1.55	-1.79	13.80	88.20	3.22	2.22	0.310
L2	-1.62	-1.92	18.00	87.50	3.38	2.38	0.428
L3	-1.48	-1.70	18.10	89.50	3.46	2.46	0.451
L7	-1.56	-1.91	21.20	85.50	3.39	2.39	0.504
L8	-1.60	-1.94	17.60	85.70	3.43	2.43	0.425
L25	-1.64	-2.00	13.90	84.70	3.36	2.36	0.327

stress. Dans l'essai où les plantes ont été soumises à deux cycles de stress rapide, les valeurs du potentiel osmotique à pleine turgescence (OP) à la fin du premier cycle ne présentent que de faibles différences par rapport aux valeurs chez les plantes hydratées (entre 0,01 et 0,06MPa). Cependant, après le second cycle d'assèchement, ces valeurs diminuent de façon significative, ce qui accroît les différences pour des valeurs de l'ordre de 0,12 à 0,33MPa (L25 et L3 respectivement).

Un cycle de sécheresse plus long a été suffisant pour induire un abaissement prononcé des valeurs du potentiel osmotique des feuilles, qui présentent des différences assez prononcées, comparées aux mêmes mesures effectuées chez les plantes hydratées (0,07 à 0,26MPa).

On observe que, bien que l'ajustement osmotique ait lieu chez toutes les lignées, le taux d'accroissement et le nombre de cycles de sécheresse peuvent faire varier les réponses en termes de maintien de la turgescence pendant la réduction du potentiel hydrique (figures 26A-B) et l'abaissement du potentiel osmotique (OP après le stress - OP plantes hydratées). Les plantes des lignées 3 et 25 reconnues comme sensibles présentent un abaissement du potentiel osmotique à pleine turgescence de 0,33 et de 0,12MPa respectivement après le premier et le second cycles de stress court, tandis qu'après un cycle d'assèchement mené plus lentement, l'ordre de ces valeurs s'invertit, passant à 0,07MPa pour la lignée L3 et à 0,26MPa pour la lignée L27. Les valeurs d'abaissement du potentiel osmotique à pleine turgescence obtenues avec les deux types de traitement de sécheresse sont comparables à d'autres constatées pour quelques cultures telles que le sorgho et le mil (0,3MPa), le riz (0,2-0,6MPa), le blé (1,0MPa) et le tournesol (0,1-0,4MPa) cités par MORGAN (1984). En conséquence de cet ajustement osmotique, le point de turgescence nulle est obtenue pour des potentiels et des teneurs relatives en eau plus bas, mais cependant rarement inférieurs à 85%.

POTS 12,5 Litres
Après 2ème cycle dessech.



POTS 25 Litres
Après dessech.

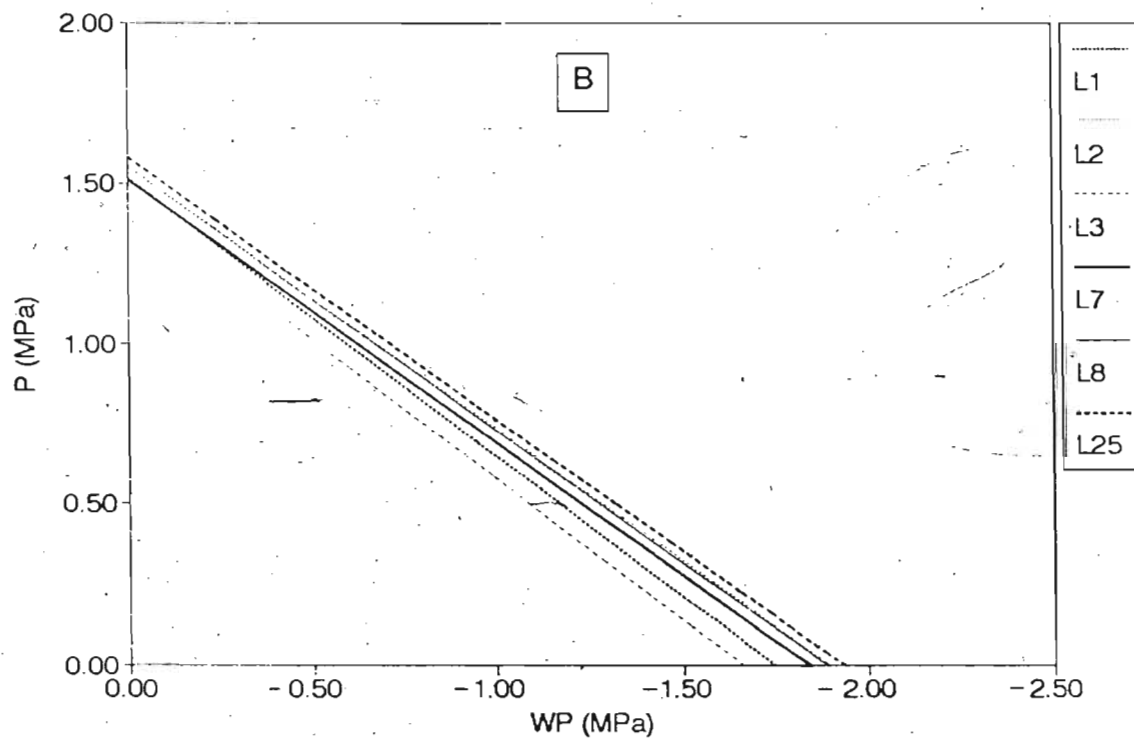


Figure 26(A-B): Variation de la pression de turgescence (P) des tissus foliaires de plantes jeunes en fonction de la réduction du potentiel hydrique (WP). (A- Après le second cycle court de sécheresse. B- Après un cycle de sécheresse long).

En comparant les résultats des courbes pression-volume réalisées avec de jeunes plantes, avec ceux obtenus pour les palmiers adultes, on remarque que, dans des conditions de bonne hydratation, les potentiels osmotiques (OP et OPp) des premières sont supérieures. Après avoir été soumises à des déficits hydriques rigoureux, les potentiels osmotiques à pleine turgescence des plantes tendent à égaler ceux des plantes adultes, tandis que le potentiel au point de plasmolyse initiale devient légèrement plus bas. A son tour, la perte de turgescence se traduit par des teneurs relatives en eau plus basses chez les plantes jeunes, et ces différences tendent à s'accroître en fonction du stress. La proportion d'eau apoplasmatique (RO) dans les tissus foliaires des plantes jeunes est inférieure lorsque la relation poids saturé/poids sec (P_{sat}/PS) et le volume total d'eau par gramme de matière sèche (VT/gMS), sont plus élevées. Ces facteurs amènent à croire que les cellules des tissus foliaires des palmiers à huile jeunes possèdent des parois plus fines et plus élastiques. Chez les plantes supérieures, le potentiel de turgescence correspondant à un potentiel hydrique donné dépend de la valeur du potentiel osmotique et de l'élasticité du tissu. D'un autre côté, le maintien de la turgescence durant les modifications de l'état d'hydratation peut être important pour le maintien des activités métaboliques normales (TURNER et JONES, 1980). En conséquence, les réponses aux processus physiologiques influencés par le changement de turgescence qui découle au déficit hydrique peuvent varier selon l'âge des palmiers, des conditions de culture et même dans les cas des tissus de feuilles, selon les conditions climatiques existantes pendant leur longue ontogenèse comme il l'a été constaté chez d'autres espèces (MELKONIAN et al., 1982 ; RITCHIE et SHULA, 1984 ; TURNER, 1986).

Les isothermes du potentiel hydrique des tissus foliaires de palmiers à huile réalisées antérieurement montrent des valeurs de teneurs relatives en eau et de potentiel hydrique au point de turgescence nulle allant de 70

à 75% et de -2,5 à -3,0MPa (ADJAHOUSSOU, 1983). Dans le présent travail, on constate que le point de plasmolyse initial est atteint pour de valeurs bien supérieures à celles citées, tant par rapport aux teneurs relatives en eau que par rapport aux potentiels mesurés.

2.2- Effet de deux cycles d'assèchement sur l'accumulation de solutés dans les tissus foliaires de plantes jeunes: on sait depuis longtemps que la déficience hydrique augmente l'activité amylolytique, ce qui entraîne la diminution des quantités d'amidon et dans de nombreux cas, l'augmentation de la teneur en sucres solubles chez les tissus végétaux (KRAMER, 1983). Chez les plantes supérieures, outre les sucres solubles, les aminoacides et acides organiques sont fréquemment cités dans la littérature comme étant les composés qui présentent les variations les plus visibles dans des conditions de déficit en eau (JONES et TURNER, 1980 ; MORGAN, 1984 ; TURNER, 1986).

Les figures 27 et 28 montrent les évolutions de ces composés dans les tissus foliaires des plantes soumises à deux cycles de stress courts (fig.27) et un cycle de stress long (fig.28). Parmi les composés analysés, les sucres solubles totaux sont de loin les plus abondants dans les deux cas et, conjointement à l'amidon, témoignent d'un comportement plus cohérent que les aminoacides et sucres réducteurs.

Les échantillons destinés aux dosages ont été prélevés entre 5:00 et 5:30 du matin et les teneurs calculées en termes de pourcentages du poids de matière sèche. Par conséquent, les résultats représentent les accumulations et/ou les réductions de ces substances, sans les influences des fluctuations journalières de la photosynthèse et des effets de dilution ou de concentration passifs qui résultent de l'état d'hydratation des cellules.

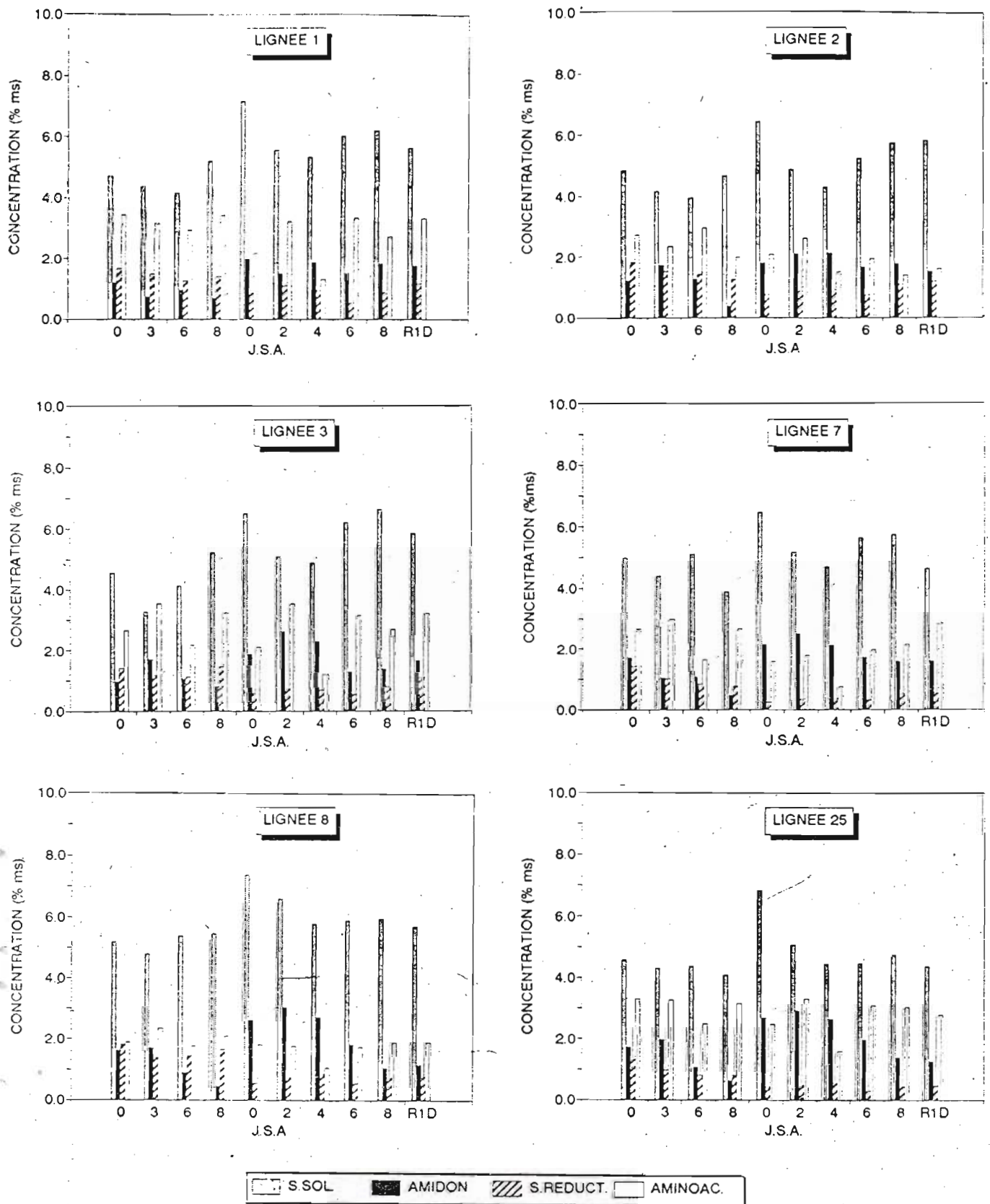


Figure 27: Evolution des teneurs en sucres solubles totales, en amidon, en sucres réducteurs et en aminoacides solubles totaux des tissus foliaires de palmiers à huile jeunes soumis à deux cycles courts de sécheresse. L'irrigation a été interrompue aux jours 0. Les teneurs sont exprimées en mg/100mg de matière sèche. J.S.A. = Jours après la suspension d'arrosage, R1D. = 1er jour après la re-hydratation.

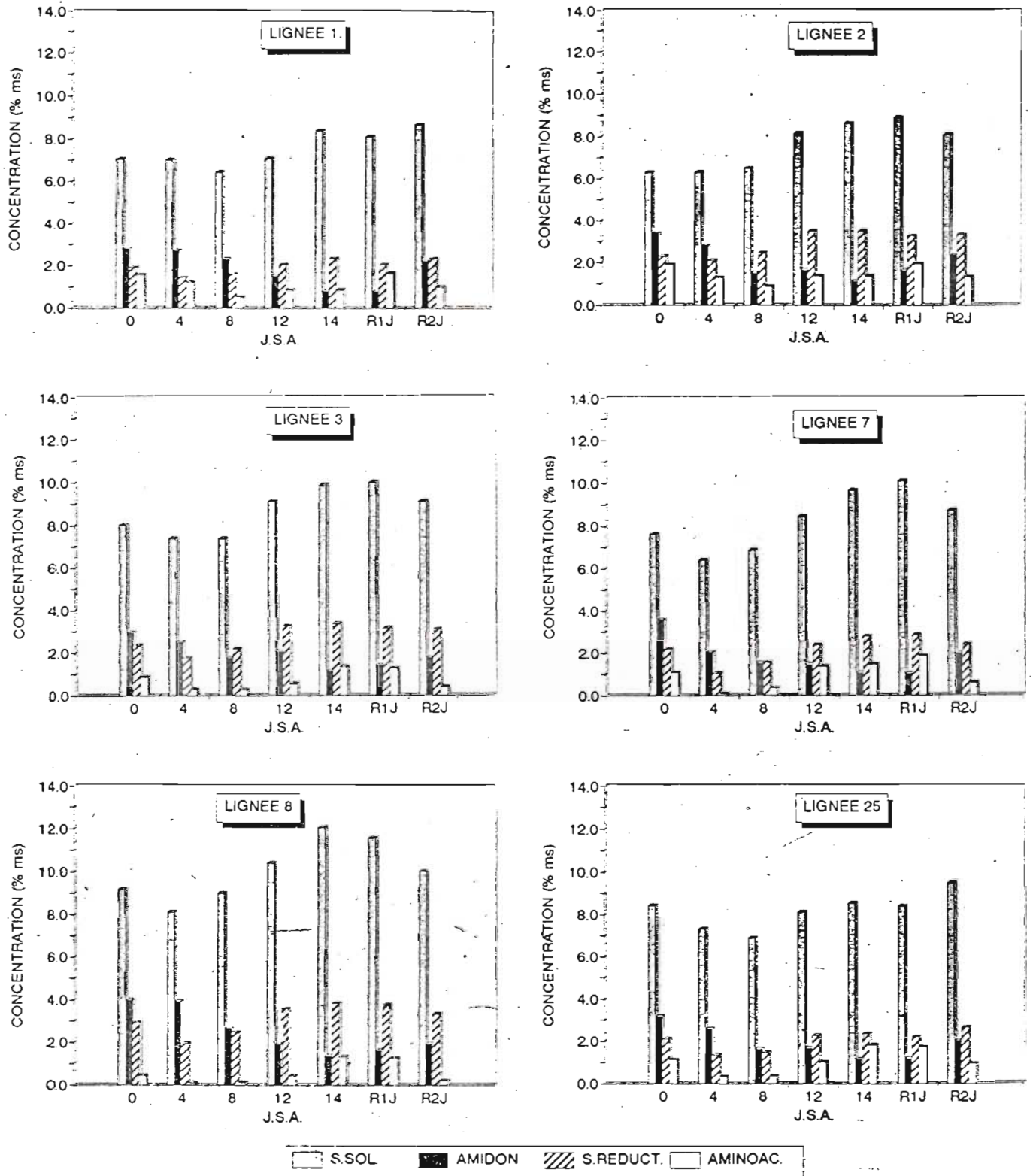


Figure 28: Evolution des teneurs en sucres solubles totaux, en amidon, en sucres réducteurs et en aminoacides solubles totaux des tissus foliaires de palmiers à huile jeunes soumis à un cycle de sécheresse long. L'irrigation a été interrompue au jour 0. Les teneurs sont exprimées en mg/100mg de matière sèche. J.S.A. = Jours après la suspension d'arrosage, R1J et R2J. = 1er et 2ème jours après la re-hydratation.

On voit sur la figure 27 que, à l'exception des lignées 7 et 25, les teneurs en sucres solubles ont diminué pendant les trois premiers jours de sécheresse, augmentant postérieurement plus ou moins nettement chez les autres lignées. La réduction initiale doit être liée aux diminutions de photosynthèse et au maintien de la respiration. L'augmentation subséquente des sucres solubles intervient de façon concomitante aux réductions des teneurs en amidon, lequel est hydrolysé par les amylases. Selon ADJAHOUSSOU (1983), l'activité de l'amylase des tissus des feuilles de palmiers à huile jeunes augmente avec les réductions du potentiel hydrique entre -0,8 et -2,4MPa.

Au début du second cycle de sécheresse (après 7 jours de réhydratation), les teneurs en sucres solubles se sont accrues de façon significative. Avec le développement du déficit, la variation de ces teneurs a suivi une tendance en général plus nette de réduction initiale, suivie d'une accumulation progressive. Le comportement constaté au cours du second cycle de stress rapide se révèle plus semblable à celui qui a lieu pendant l'imposition de la sécheresse de façon plus lente (fig.28).

Les effets des périodes courtes de sécheresse, alternés avec la réhydratation rappellent de façon certaine un processus de durcissement constaté chez d'autres espèces (JONES et al., 1981). L'augmentation significative des sucres solubles chez les feuilles après la période de réhydratation peut être la conséquence de troubles dans les relations source/drain entre les différents organes de la plante. On sait que, dans des conditions de déficience hydrique, l'amidon contenu dans le stipe et dans les racines du palmier à huile est hydrolysé, ce qui augmente considérablement les quantités de sucres solubles. Bien qu'il n'existe pas de résultats expérimentaux, il se peut que les effets du déficit dans la solubilisation des sucres soient plus persistants dans les tissus de réserve. Ceci ferait que, pendant la réhydratation, les produits de la

photosynthèse seraient moins exportés, se concentrant au moins au départ dans les feuilles.

Il existe des preuves selon lesquelles le liber d'autres espèces est hautement résistant aux déficits hydriques, et que la vitesse de transport n'est pas affectée même à des potentiels hydriques de $-3,0\text{MPa}$. Dans ces cas, la translocation globale des assimilés pendant la sécheresse a été altérée indirectement par les effets du déficit dans le taux de photosynthèse et par l'utilisation de ses produits, ou même dans les mécanismes de chargement et de déchargement du liber (TURNER et BURCH, 1983).

Toutefois, du moins chez les palmiers adultes, les corrélations entre les teneurs en sucres du stipe et des feuilles pendant la saison sèche (ADJAHOUSSOU, 1983) n'ont pas été obtenues. Malgré cela, on peut penser que l'accumulation de sucres sous forme soluble dans les tissus des feuilles durant la période sèche est due principalement aux dépenses des réserves d'amidon contenues dans celle-ci.

Les résultats montrent que la capacité à accumuler des solutés chez les feuilles est influencée par le taux de croissance et le nombre de cycles de déficit en eau auquel les plantes sont soumises. Si l'on prend comme exemple les quantités de sucres solubles accumulées par rapport aux quantités à l'origine, le résultat est que, avec un cycle rapide de sécheresse, seuls trois lignées (L3=0,684 ; L1=0,473 ; L8=0,265) ont vu leurs valeurs augmenter. De la même façon, après un second cycle, toutes les lignées ont accumulé des sucres (L3=2,073 ; L1=1,457 ; L2=0,905 ; L8=0,778 ; L7=0,765 et L25=0,182). En contrepartie, après un cycle plus long, tous les matériels comparés ont vu leurs teneurs finales augmenter (L8=2,900 ; L2=2,312 ; L7=2,052 ; L3=1,828 ; L1=1,288 et L25=0,112). C'est que dans ce dernier cas que les résultats suivent un ordre logique

selon lequel les matériels les plus tolérants seraient ceux qui présentent une plus grande capacité d'accumulation des solutés osmotiquement actifs.

2.3- Effets de la sécheresse sur les teneurs en sucres solubles et en amidon des différents organes de plantes jeunes: les plantes étudiées ont été soumises à un assèchement lent jusqu'à ce que le potentiel de base moyen, estimé chez la feuille 3, présente des valeurs de l'ordre de - 1,7MPa.

Les résultats peuvent être vus dans le tableaux X et XI. Dans ceux-ci, la feuille zéro (F0) représente la feuille non ouverte connue également sous le nom de flèche, les feuilles F1 et F2 sont les feuilles en cours de développement, tandis que les feuilles F3 et F4 peuvent être considérées comme totalement développées. Le pseudobulbe a été divisé dans ses deux régions distinctes que sont le coeur et le bulbe proprement dit. Le premier est constitué de tissus méristématiques mois fibreux, qui comprennent les primordia foliaires. A son tour, le second présente déjà les tissus différenciés du stipe, contenant les éléments de transport et le parenchyme de réserve. Pour la collecte des échantillons, il n'a pas été fait de distinction entre les diverses classes de racines.

Les résultats montrent que, même dans des conditions normales, on peut trouver des quantités non négligeables de sucres solubles et d'amidon dans toutes les parties de la plante. Selon SCHEIDECKER et al. (1958), la fraction glucidique soluble dans l'alcool est constituée d'une grande variété de sucres à molécule petite, parmi lesquels le saccharose est le plus important.

Dans le cas des plantes jeunes hydratées, les plus grandes quantités de sucres solubles et d'amidon se trouvent dans les tissus méristématiques et dans le stipe. D'après les résultats, il apparaît que la déficience en eau provoque des diminutions des teneurs en amidon chez tous les organes du

Tableau X: Teneurs en sucres solubles totaux (mg/100mg de MS) chez les différentes parties de plantes jeunes de palmier à huile soumises au dessèchement jusqu'à un Potentiel de Base moyen de 1,7MPa. Les différences sont exprimées par rapport aux plantes-témoins hydratées.

ORGANE	TRAIT.	LIGNEES					
		L1	L2	L3	L7	L8	L25
F0	Hydrat.	0.92	0.85	2.36	3.37	2.92	2.36
	Sec	4.89	4.16	4.28	3.96	3.19	3.45
	Dif.	3.97	3.31	1.92	0.59	0.27	1.09
F1	Hydrat.	2.70	3.39	3.36	3.08	4.10	2.36
	Sec	6.62	7.11	3.66	5.04	6.90	3.64
	Dif.	3.92	3.72	0.30	1.96	2.80	1.28
F2	Hydrat.	2.58	2.42	4.21	4.51	4.81	2.87
	Sec	5.10	6.09	4.77	4.58	4.83	3.97
	Dif.	2.52	3.67	0.56	0.07	0.02	1.10
F3	Hydrat.	2.64	2.91	3.48	3.40	4.40	3.76
	Sec	5.58	4.90	4.59	4.31	4.49	4.28
	Dif.	2.94	1.99	1.11	0.91	0.09	0.52
F4	Hydrat.	2.41	3.36	4.11	3.74	4.58	3.72
	Sec	5.61	4.77	4.73	4.44	5.48	3.94
	Dif.	3.20	1.41	0.62	0.70	0.90	0.22
Coeur	Hydrat.	10.79	12.83	13.10	14.67	14.09	13.84
	Sec	18.32	18.22	16.69	17.34	18.81	18.41
	Dif.	7.53	5.39	3.59	2.67	4.72	4.57
Bulbe	Hydrat.	14.68	12.13	19.58	18.20	18.25	20.74
	Sec	20.27	18.91	16.08	22.43	22.73	18.79
	Dif.	5.59	6.78	-3.50	4.23	4.48	-1.95
Racines	Hydrat.	3.79	2.94	2.99	3.71	2.59	2.56
	Sec	4.73	4.16	4.07	4.07	3.90	3.97
	Dif.	0.94	1.22	1.08	0.36	1.31	1.41

Tableau XI: Teneurs en amidon (mg/100mg de MS) dans les différentes parties de plantes jeunes de palmier à huile soumises au dessèchement jusqu'à un Potentiel de Base moyen de 1,7MPa. Les différences sont exprimées par rapport aux plantes-témoins hydratées.

ORGANE	TRAIT.	LIGNEES					
		L1	L2	L3	L7	L8	L25
F0	Hydrat.	2.08	1.45	2.11	2.36	1.60	1.87
	Sec	2.00	1.06	1.69	0.87	0.76	1.64
	Dif.	-0.08	-0.39	-0.42	-1.49	-0.84	-0.23
F1	Hydrat.	2.48	3.57	2.00	4.59	2.82	2.47
	Sec	1.60	2.34	1.42	0.96	2.57	1.82
	Dif.	-0.88	-1.23	-0.58	-3.63	-0.25	-0.65
F2	Hydrat.	3.16	4.21	3.24	4.93	3.50	3.94
	Sec	2.10	2.70	1.74	2.24	2.79	1.84
	Dif.	-1.06	-1.51	-1.50	-2.69	-0.71	-2.10
F3	Hydrat.	4.02	5.41	4.60	5.16	3.83	4.34
	Sec	1.74	1.91	0.78	1.51	1.47	1.93
	Dif.	-2.28	-3.50	-3.82	-3.65	-2.36	-2.41
F4	Hydrat.	2.73	4.11	3.73	5.75	3.79	4.24
	Sec	1.59	1.28	1.54	1.18	1.77	1.57
	Dif.	-1.14	-2.83	-2.19	-4.57	-2.02	-2.67
Coeur	Hydrat.	29.18	34.11	30.19	20.56	22.94	24.61
	Sec	19.03	26.44	20.90	19.48	18.59	18.79
	Dif.	-10.15	-7.67	-9.29	-1.08	-4.35	-5.82
Bulbe	Hydrat.	28.59	23.30	20.96	22.63	28.04	19.23
	Sec	26.90	20.50	15.61	14.24	17.41	12.22
	Dif.	-1.69	-2.80	-5.35	-8.39	-10.63	-7.01
Racines	Hydrat.	1.82	0.83	1.30	1.42	1.27	1.47
	Sec	0.78	0.44	0.80	0.49	0.95	1.07
	Dif.	-1.04	-0.39	-0.50	-0.93	-0.32	-0.40

végétal. Curieusement, dans les tissus du stipe des deux lignées sensibles (L3 et L25), l'hydrolyse des réserves n'a pas été accompagnée de l'augmentation des teneurs en sucres solubles. Malheureusement, à cause de limitations de matériel et de temps, il n'a pas été possible d'analyser le comportement de ces substances pendant le cycle de stress. Mais, sitôt que l'amidon hydrolysé dans le stipe des plantes de ces lignées est devenu quantitativement équivalent ou même supérieur à celui des autres (lignées), il se peut que les sucres solubles produits aient été ou bien exportés vers d'autres organes et/ou consommés par la respiration. Comme l'on a aucune idée de l'évolution de ces phénomènes pendant l'assèchement, on peut penser que la phase d'accumulation maxima intervient à des potentiels de base plus élevés pour ces deux matériels. En fait, des études plus détaillées de ces événements sont nécessaires afin de pouvoir obtenir des résultats plus concluants.

Les travaux précédents (ADJAHOUSSOU, 1983) ont toujours défini le stipe comme un organe de réserve d'où seraient mobilisés les sucres en vue de subvenir aux besoins respiratoires au maintien des tissus pendant les périodes de sécheresse, à la fourniture en substrats nécessaires au développement des fruits et à l'augmentation des concentrations de solutés osmotiquement actifs dans les tissus foliaires. Les présents résultats montrent que le traitement de sécheresse provoque l'hydrolyse de l'amidon chez tous les organes étudiés avec une augmentation conséquente des sucres solubles. Ainsi, malgré l'existence d'importants stocks de glucides dans les tissus du stipe, les réserves localisées seraient plus rapidement utilisées dans le maintien du métabolisme énergétique et dans l'osmorégulation des tissus des différentes parties de la plante. Même dans les tissus du rachis de plantes de pépinière bien hydratées, on a trouvé des teneurs en amidon et en autres sucres de réserve de l'ordre de 2,83% du poids de matériel sec (résultats non publiés). Par conséquent, la

déficience en eau induit l'accumulation de solutés osmotiquement actifs dans la plante entière. En tenant compte des quantités de glucides solubles présentes dans la tige (stipe et coeur), il est évident que le potentiel osmotique des cellules doit être plus bas, ce qui fait que ces tissus conservent l'eau plus facilement.

Des résultats provenant d'autres travaux effectués chez des monocotylédones montrent que les méristème apicaux, outre leur extrême sensibilité au déficit hydrique, ont une plus grande capacité de survie que les autres tissus de la plante. Cette capacité est essentiellement due à leur position protégée des pertes en eau par les gaines des feuilles, mais également à la capacité d'osmorégulation (accumulation de sucres, d'acides aminés - proline et asparagine - et de potassium) de ces structures (BARLOW et al., 1980), favorisée par leur capacité de drainage et par le développement plus lent du stress.

Le méristème apical du palmier à huile occupe également une position privilégiée, au fond et au centre d'un bouquet de gaines de feuilles qui évitent la perte rapide en eau par évaporation. Malgré la nature méristématique des cellules du coeur, on a trouvé des quantités d'amidon comparables à celles présentes dans le stipe et qui sont hydrolysés pendant la sécheresse. Il a également été constaté que les quantités de potassium présentes dans les méristèmes des palmiers à huile adultes sont près de trois fois plus importantes que celles présentes dans les tissus du stipe. La même chose se passe aux extrémités des racines primaires, où les teneurs en potassium sont dix fois plus importantes et les quantités en sucre solubles et insolubles sont de deux à trois fois plus élevées que dans les autres parties (SCHEIDECKER et al., 1958). Du fait de la grande masse du stipe et du méristème, il est probable que l'eau métabolique formée par l'oxydation des substrats respiratoires soit importante.

De fait, la sécheresse affecte le "sex ratio" et augmente les taux d'avortement d'inflorescences du palmier à huile, mais l'activité méristématique ne s'arrête pas. La preuve en est que la production continue de "flèches", même en périodes sèches prolongées. En vérité, le méristème du palmier à huile est très résistant, demeurant vivant pendant un temps considérable même dans des conditions de sécheresse extrêmement sévères qui engendrent la cassure et l'assèchement de presque toutes les feuilles.

Par conséquent, le stock de glucides insolubles dans le stipe et la capacité de dédoublement de ceux-ci pendant les périodes de sécheresse, outre le fait qu'ils contribuent à l'approvisionnement en substrat énergétique de la plante, jouent un rôle fondamental dans la préservation de l'intégrité et dans la survie du méristème.

IV- Conclusions:

Les courbes représentatives de la relation entre le potentiel hydrique total et la teneur relative en eau des tissus foliaires des plantes adultes ne montrent pas de différences nettes entre les lignées sensibles et (les lignées) résistantes. Ce fait porte à croire que les mécanismes d'adaptation, tels que la régulation osmotique, sont communs à tous les matériels. L'application de ce même processus à différentes époques de l'année permettrait d'évaluer la modification de la capacité à la rétention d'eau des tissus foliaires des différents matériels génétiques face à la déficience hydrique.

Cependant, il a été possible de montrer que les tissus foliaires adultes conservent bien l'eau. Il est possible de déduire cela du fait qu'ils supportent de grandes variations du potentiel hydrique total avec de faibles augmentations des déficits hydriques internes. Les résultats des courbes pression-volume montrent l'existence d'une importante fraction d'eau apoplastique par rapport au contenu total.

Chez les plantes adultes, seule la lignée 7 présente un potentiel osmotique à pleine turgescence légèrement plus élevé que les autres, ainsi qu'un taux de réduction de la pression de turgescence par unité de potentiel hydrique, plus élevé. Chez toutes les lignées, le point de plasmolyse initiale survient pour des R^* supérieures à 90%. Dans le cas où les effets physiques sur les membranes, causés par la perte de turgescence, aient des répercussions sur l'équilibre hormonal, les variations de turgescence pourraient agir comme des capteurs sensitifs justifiant la fermeture rapide des stomates même à des teneurs relatives en eau relativement élevées.

La diminution de turgescence provoquée par l'assèchement des tissus ne présentent pas de grande variation entre les lignées. En contrepartie, les résultats des mesure d'ouverture stomatique par la méthode de Molisch indiquent qu'il y a une différence de cette réponse face au déficit hydrique du sol. Ainsi, il est probable que la sensibilité de la réponse hormonale à ce type de stimulus ne soit pas la même pour tous les matériels génétiques.

Chez les plantes jeunes, la diminution du potentiel osmotique des tissus foliaires montre clairement l'existence de l'adaptation osmotique, causée par l'accumulation de solutés dans les cellules. Les principaux responsables de l'abaissement de ce potentiel ont été les sucres issus de l'hydrolyse de l'amidon. L'hydrolyse survient, non seulement chez les feuilles, mais chez tous les organes de la plante, menant à une régulation totale de la capacité d'absorption et principalement de la conservation d'eau dans les tissus.

Parmi les lignées, la réponse d'adaptation n'est pas une réponse du type présence/absence, mais bien une réponse d'intensité, et elle peut être grandement influencée par la façon dont le déficit est imposé. En principe, des déficits hydriques répétés et développés plus lentement peuvent aboutir

à une meilleure différenciation de l'intensité de régulation osmotique des différents matériels génétiques.

La part d'eau apoplastique des tissus foliaires chez des plantes jeunes est bien plus faible que celle des plantes adultes. Ce fait, ainsi que les différences constatées par rapport aux autres caractéristiques physiques telles que l'élasticité de la parois cellulaire, montrent que les tissus foliaires du palmier à huile subissent des influences accentuées du milieu ambiant pendant leur croissance. Pourtant, les processus physiologiques qui dépendent de la turgescence peuvent être différents chez des plantes adultes et jeunes du même matériel génétique. Peut-être le manque de reproductibilité et de cohérence des comparaisons antérieures est-il dû à des conditions de stress imposées brutalement.

Enfin, on peut dire que la réserve et la mobilisation des sucres dans le stipe semblent revêtir une importance fondamentale, mais pas uniquement pour l'approvisionnement en substrat respiratoire des tissus. La solubilisation des glucides stockés dans le stipe et l'augmentation subséquente de solutés dans les cellules de l'apex peuvent assurer la survie du méristème apical par le processus de régulation osmotique de celui-ci.

CHAPITRE IV: RESISTANCE PROTOPLASMIQUE

I- Introduction:

L'intégrité des membranes des cellules végétales est affectée par les stress hydrique et thermique (LEVITT, 1972 ; PARKER, 1972). Selon POLJAKOFF-MAYBER (1981), les principales modifications concernant les structures fines et qui sont provoquées par le stress, sont le réarrangement de la chromatine par grandes masses autour du nucléole et la dislocation des lipides de membranes, lesquels tendent à former des gouttelettes dans le cytoplasme.

Dans ces situations, même les systèmes membraneux de différentes organites sont endommagés, ce qui entraîne des diminutions conséquentes dans la performance de processus tels que le transport des électrons et la phosphorylation cyclique, de même que dans les voies métaboliques contrôlées par des enzymes comme, par exemple, la ribulose-1,5-biphosphate carboxylase, la ribulose-5-phosphate kinase et le phosphoénolpyrovate carboxylase (KRAMER, 1983). Les ruptures dans la membrane plasmique, dans le tonoplaste ainsi que dans les autres systèmes membraneux des organites, aboutissent à un changement de compartimentation de solutés et d'enzymes (TODD, 1972 ; GAFF, 1980).

Dans les cellules de feuilles de tournesol, les ruptures de continuité et autre dégâts causés par le stress ont été détectés à des potentiels hydriques de -1,5MPa, devenant à chaque fois moins réversibles à mesure que les potentiels atteignent des valeurs situées au-dessous de -2,0MPa (FELLOWS et BOYER, 1978). Chez le cotonnier, la déshydratation de disques foliaires avec du PEG (WP- -1,0MPa) a provoqué la désorganisation de la structure fine des chloroplastes ainsi que l'augmentation des

activités de phosphatase acide et de lipase alcaline (VIEIRA DA SILVA et al., 1974).

Ces constatations ont conduit à l'utilisation de mesures de la fuite d'électrolytes en milieu liquide (LEOPOLD et al., 1981 ; BLUM, 1984), et de la relation entre les activités libres et totales de certaines enzymes (VIEIRA DA SILVA, 1985), de même qu'à des méthodes pour évaluer l'effet du stress sur l'intégrité des cellules végétales. L'aspect pratique de ces méthodes, et de la première sur tout, fait qu'elles ont été appliquées comme méthode pour évaluer la résistance à la déshydratation et à la chaleur des tissus foliaires de différentes espèces cultivées (TURNER, 1986).

En utilisant la technique pour mesurer les fuites d'électrolytes, on a trouvé des différences significatives quant à la tolérance à la déshydratation et à la chaleur chez certaines variétés de sorgho. Il a également été constaté que le degré de tolérance varie en fonction du stade de développement, mais que les différences entre les génotypes persistaient (KRIEG, 1983). En appliquant cette méthode à des disques de feuilles de palmiers jeunes, on a trouvé des différences significatives entre les différents matériels génétiques. Il semble que les reproductions des lignées les plus résistantes dans les conditions du terrain présentent moins de dégâts chez les membranes lorsqu'elles sont soumises au choc osmotique dans des solutions de PEG (ADJAHOUSSOU, 1983). La facilité d'exécution de cette méthodologie fait que son utilisation a été proposée comme critère de sélection précoce de matériel génétiques résistant à la sécheresse.

Dans le présent travail, on a cherché d'évaluer la résistance protoplasmique des tissus foliaires de palmiers à huile tolérants et sensibles à la sécheresse. On a également tenté de vérifier la cohérence de ces réponses avec celles obtenues chez les tissus de palmiers adultes issus

des croisements correspondants. Enfin, en raison des problèmes de toxicité généralement rencontrés avec l'utilisation du PEG, on a tenté une méthodologie alternative dans laquelle la déshydratation des folioles a été obtenue par la perte naturelle en eau.

II- Matériels et méthodes:

1- Matériel végétal: les essais ont été réalisés en utilisant les folioles des feuilles n°9 de plantes adultes et n°3 dans le cas des plantes jeunes.

1.1- Plantes adultes: dans toutes les manipulations, on a utilisé les palmiers adultes sélectionnés et utilisés dans les expériences décrites dans les chapitres précédents.

1.2- Plantes jeunes: on a utilisé des plantes appartenant aux croisements dont les caractéristiques sont décrites au chapitre III. Ces plantes sont des reproductions issues des croisements semblables à ceux qui ont donné origine aux palmiers adultes testés dans l'essai PO-GP14 à Akpadanou.

1.3- Echantillonnage: les folioles des palmiers adultes ont été collectées pendant la période des pluies. Celles des palmiers jeunes ont été échantillonnées chez des plantes âgées de 9 mois, cultivées en pépinière dotée d'irrigation, et par conséquent sans avoir été soumises au stress hydrique.

Dans les cas des plantes adultes, on a recueilli 3 folioles sur chacun des 5 palmiers sélectionnés à l'intérieur de chaque bloc expérimental. Les collectes ont été effectuées dans quatre blocs du PO-GP14.

La collecte des folioles des plantes jeunes a été effectuée par échantillonnage systématisé. Pour chaque lignée, on a retiré 3 folioles de chacune des 10 plantes appartenant à quatre blocs disposés dans la pépinière.

2- Méthodologies: pour les deux types de matériel végétal, on a utilisé deux méthodologies. Dans l'une, la déshydratation des disques foliaires a été obtenue par des solutions de PEG, tandis que dans l'autre, la perte en eau des tissus a résulté de l'évaporation naturelle.

2.1- Méthodologie utilisant le PEG: on a utilisé le PEG de poids moléculaire 600. La purification du produit a été effectuée au moyen d'un passage par des colonnes contenant les résines d'échange ionique DOWEX 2X8 et DOWEX 2X50.

Après purification ont été effectuées les dilutions (%V/V), dont les pressions osmotiques ont été mesurées par la méthode cryoscopique. Le cryoscope utilisé a été construit d'après le modèle décrit par SLAVIK (1974), avec un thermomètre de mercure de 0,1°C de précision. Pour le calibrer, on a utilisé une gamme croissante de solutions molales de NaCl (0,0 à 1,0 Molal).

La collecte des folioles a été réalisée entre 7 et 8 heures du matin. Après avoir été coupées, les folioles ont été conservées à l'intérieur d'un sac plastique dont les bases étaient immergées dans de l'eau déminéralisée jusqu'à ce qu'elles arrivent au laboratoire. Postérieurement, les folioles ont été lavées à l'eau déminéralisée, enveloppées de papier absorbant, puis on a prélevé 20 disques (10 de chaque côté du limbe) de 9mm de diamètre sur toute sa longueur. Les disques d'une même lignée, qui appartenaient à un bloc déterminé, ont été combinés dans un bêcher de 1000ml contenant de l'eau déminéralisée et distillée en excès (500ml) et laissés pendant une

période de deux heures pendant lesquelles l'eau a été changée quatre fois afin d'éliminer les électrolytes libérés par les surfaces coupées.

De cet échantillon composé, on a retiré quatre sous-échantillons de 15 disques, lesquels ont été soumis à déshydratation dans des solutions de PEG 600. Pour le traitement osmotique, les disques ont été disposés sur des boîtes à Petri, sur une couche de papier buvard saturée avec des solutions de PEG à 18 et 20% V/V pour les plantes jeunes et adultes respectivement. Ces concentrations ont été choisies afin de produire des pressions osmotiques de 1,84 et 2,25MPa qui à leur tour, équivalent à des potentiels osmotiques plus bas que ceux trouvés au point de plasmolyse des plantes non soumises au stress. Dans toutes les séries ont été incluses des boîtes contenant de l'eau distillée à l'inverse de PEG où les disques-témoins avaient été incubés.

Après 8 heures d'incubation à température ambiante et sous lumière fluorescente, les disques ont été retirés, lavés superficiellement au moyen de jets d'eau distillée destinés à retirer l'excès de PEG, placés dans des tubes à essai contenant 10ml d'eau distillée et laissés pendant la nuit (12 heures) à nouveau sous lumière fluorescente et à température ambiante.

Le jour suivant, la conductivité de l'eau contenant les disques a été mesurée au moyen d'un conductimètre TACUSEL, en utilisant un échantillon de la même eau sans les disques comme référence. Les tubes ont été ensuite scellés et placés au bain-marie bouillant pendant 15 minutes, refroidis et laissés au repos pendant quatre heures supplémentaires avec des agitations occasionnelles. La conductivité a été à nouveau mesurée et les pourcentages de dégât dans les membranes traduits par la fuite des électrolytes a été calculée comme suit (ADJAHOUSSOU, 1983):

Intégrité absolue (PIa):

$$PIa = (1-CL/CT) \times 100$$

où:

CL= Conductivité libre ou due au traitement.

CT= Conductivité totale après la mort des cellules.

Intégrité Relative (PIr):

$$PIr = (PIa \text{ Trait.} / PIa \text{ Témoin}) \times 100$$

Pourcentage de Dégât Relatif (PD):

$$PD = 100 - PIr$$

2.2- Méthode utilisant la perte d'eau naturelle: les folioles ont été exposés à l'air sous lumière fluorescente pendant des périodes de temps variables à la fin desquelles le limbe a été coupé dans le sens longitudinal. La moitié contenant la nervure centrale a été utilisée pour la mesure du potentiel hydrique total dans la chambre à pression, et de la teneur relative en eau. L'autre moitié a été lavée dans une cuve contenant de l'eau déminéralisée, puis ensuite on a coupé 12 disques d'un diamètre de 9mm. Ces disques ont été placés dans des bêchers de 25ml contenant de l'eau distillée, et soumis à une forte agitation pendant 6 minutes, l'eau étant changée deux fois. Ensuite, les disques ont été en partie séchés et transférés vers des tubes à essai contenant 10ml d'eau distillée. Puis on a utilisé le même procédé que celui décrit au paragraphe 2.1.

III- Résultats et discussion:

La déshydratation des disques foliaires de plantes jeunes et adultes par le traitement au PEG 600 provoque des dégâts importants dans les deux cas (Tableau XII), et l'on trouve des différences significatives entre les différentes lignées.

Tableau XII: Pourcentages de dégâts chez les disques foliaires de plantes jeunes et adultes après traitement au PEG. Mesures effectuées par conductimétrie.

LIGNEE	% DEGATS		CARACTERISTIQUES(*)
	JEUNES	ADULTES	
L1	46.3	43.3	Mortalité faible à moyenne/Forte production
L2	48.7	41.0	Mortalité faible/Forte production
L3	50.9	39.5	Forte mortalité/Forte production
L7	52.6	47.6	Mortalité nulle/Faible production
L8	45.2	46.3	Mortalité faible à moyenne/Forte production
L25	54.7	35.0	Forte production/Forte mortalité
DMS 0,05	4.2	3.5	
DMS 0,01	5.8	4.7	

(*) HOUSOU (1985)

Les dégâts sont moindres chez les tissus foliaires des plantes adultes. Toutefois, il n'y a pas de correspondance entre la résistance protoplasmique des tissus d'un même matériel génétique aux deux stades de développement. Par exemple, la lignée 25, qui est sensible, présente un pourcentage de dégâts au stade de plante jeune plus élevé, tandis que dans la phase de plante adulte, ses tissus sont les moins endommagés par le traitement au PEG. On constate pratiquement le même phénomène chez les tissus foliaires de la lignée 3, qui est aussi sensible et productive que la précédente.

Ceci nous amène à penser que l'effet des tensions ambiantes durant la croissance des palmiers sur le terrain agit sur la modification de ces réponses et que, par conséquent, la simple utilisation de cette méthodologie dans la sélection précoce de matériaux résistants doit être considérée avec précaution.

Les pourcentages de dégâts dans les tissus de plantes jeunes sont supérieurs à ceux trouvés par ADJAHOUSSOU (1983). Bien que l'on ait utilisé des solutions aux potentiels très semblables (1,84 et 1,81MPa), ainsi que des conditions de lumière, de température et de durée du traitement voisines, on a utilisé dans le cas présent un support physique comme le papier buvard. On sait aujourd'hui que ce support concentre les solutions de PEG par l'absorption d'eau par ses microfibrilles. La masse de fibres constitue un volume hydrophile important et inaccessible aux grandes molécules de l'agent osmotique (HARDEGREE et EMMERICH, 1990). Par conséquent, il est possible que les disques aient été exposés à des potentiels plus bas que ceux mesurés dans les solutions originelles.

La méthodologie utilisant la perte naturelle en eau montre que la quantité de dégâts augmente de façon linéaire avec la diminution de la teneur relative en eau des tissus (fig.29). Cependant, il existe

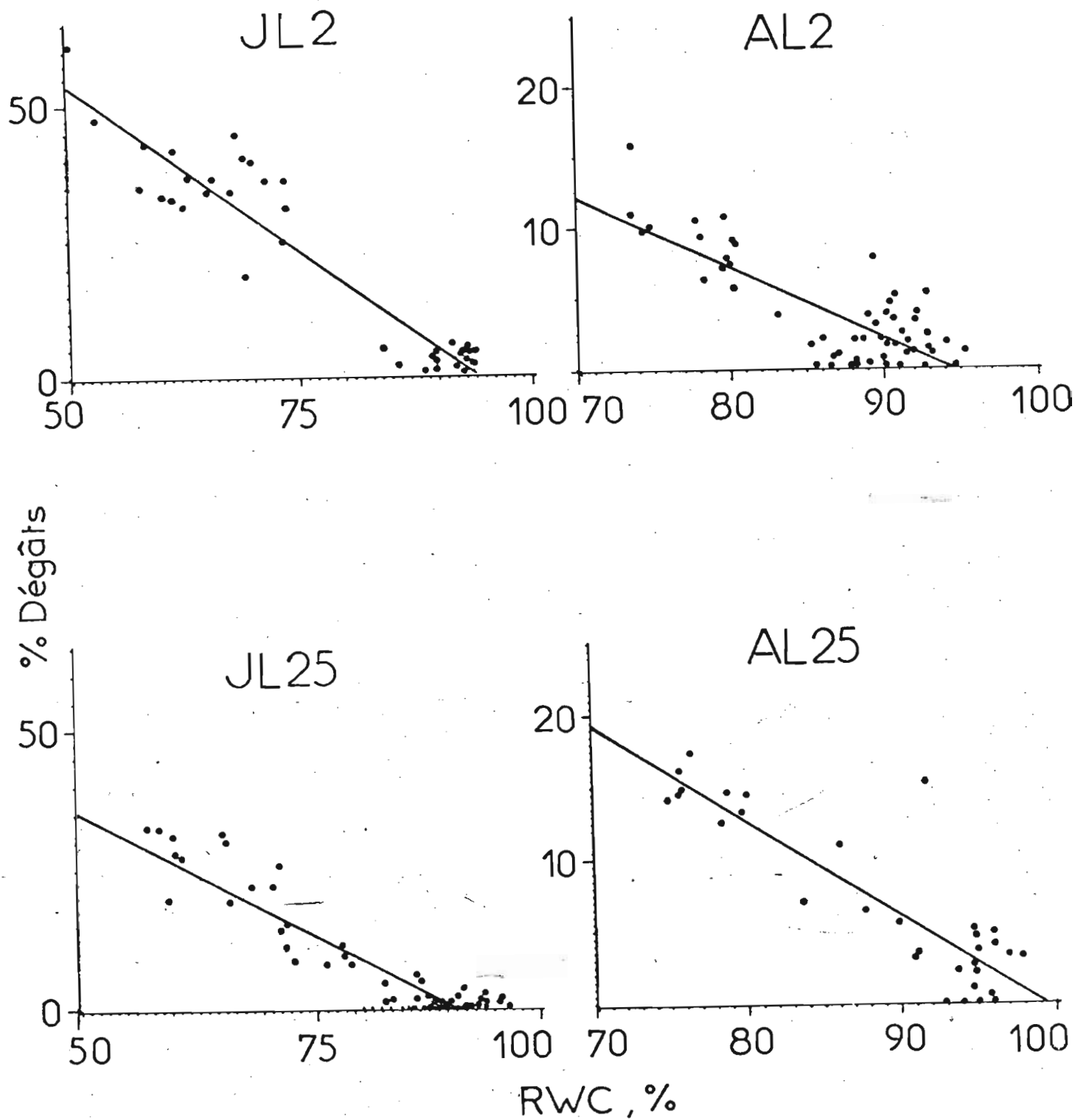


Figure 29: Relation entre la teneur relative en eau (RWC %) et le pourcentage de dégâts dans les tissus foliaires de plantes adultes (A) et jeunes (J) des lignées 2 (résistante) et 25 (sensible). A noter que les échelles sont différentes.

apparemment une valeur de potentiel hydrique seuil à partir de laquelle les dégâts augmentent (fig.30).

Dans le tableau XIII, on peut voir le résumé de ces résultats. On voit que à l'exception de la lignée 25, les dégâts provoqués par une déshydratation jusqu'à une R^* de 70% sont plus accentués chez les plantes jeunes. La plus grande pente des droites qui décrivent ce phénomène montre que les plantes jeunes sont endommagées plus rapidement avec la mise en place du déficit hydrique interne. Les feuilles des plantes cultivées sont capables de survivre même à des teneurs relatives en eau de 26-77% (GAFF, 1980). Dans le cas du palmier à huile, bien que l'on trouve généralement des valeurs de R^* de 70% dans les situations extrêmes, on voit que le contrôle stomatique maintient les tissus foliaires bien hydratés, et les dégâts dans les membranes commencent même à partir de valeurs supérieures à 90%.

Pour ce qui est du potentiel hydrique, il a été constaté que les valeurs à partir desquelles les dégâts commencent sont proches de celles obtenues pour le point de plasmolyse initiale sur les courbes pression-volume. Ainsi, il est probable que les effets mécaniques de la perte de turgescence sur l'intégrité des cellules débutent même un peu avant la mise en place de la situation de plasmolyse. En effet, les valeurs du potentiel hydrique au point d'inflexion des isothermes obtenus pour les mêmes échantillons (relation WP/R^*), et au point d'inflexion de la relation entre le potentiel hydrique et les dégâts ($WP/D\%$) montrent une bonne corrélation (fig.31).

On n'a pas récemment trouvé la cohérence souhaitée entre la résistance observée sur le terrain et la capacité des tissus foliaires des palmiers jeunes à supporter la déshydratation. Cependant, les résultats obtenus avec les tissus foliaires des palmiers adultes correspondent plus à

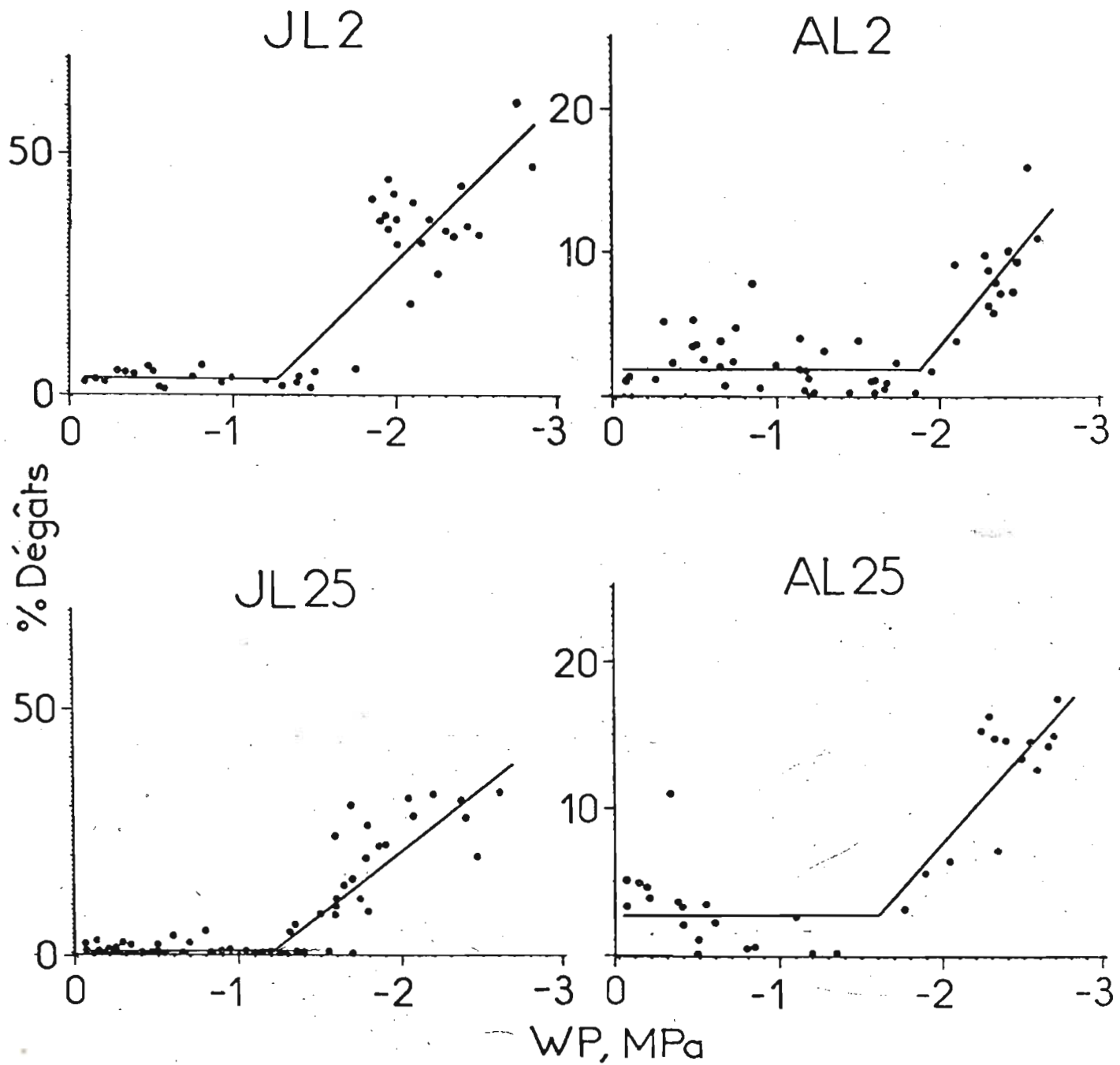


Figure 30: Effet de la diminution du potentiel hydrique (WP) sur le pourcentage de dégâts chez les tissus foliaires de plantes adultes (A) et jeunes (J) des lignées 2 (résistante) et 25 (sensible). A noter que les échelles sont différentes.

Tableau XIII: Résultats obtenus par la méthode de perte d'eau naturelle. Pentes des courbes mettant en relation le % de dégâts et la teneur relative en eau (R^*); % de dégâts pour une R^* de 70%; et les valeurs du potentiel hydrique où sont détectés les premiers dégâts (WPO).

PLANTES	PENTES (%D/ R^*)	DEGATS (%) $R^* = 70\%$	WPO (MPa)
ADULTES			
L1	-0.645	19.5	-1.92
L2	-0.495	12.0	-1.88
L3	-0.863	23.4	-2.07
L7	-0.640	17.8	-2.07
L8	-0.949	26.3	-1.98
L25	-0.662	19.3	-1.59
JEUNES			
L1	-1.509	30.8	-1.50
L2	-1.217	29.2	-1.26
L3	-1.356	32.3	-1.36
L7	-1.247	28.4	-1.36
L8	-1.233	29.2	-1.51
L25	-0.866	17.9	-1.21

la résistance ou à la susceptibilité, à l'exception de la lignée 25 qui présente des lésions semblables à celles des tissus de la lignée 1.

Il est possible qu'il n'existe pas de relation directe entre la résistance protoplasmique et la résistance globale des palmiers, cette dernière pouvant résulter de l'interaction de plusieurs mécanismes. Pourtant, il est logique de penser que les tissus foliaires capables de supporter de plus importants déficits hydriques favorisent le maintien de la superficie foliaire en bon état fonctionnel durant la saison sèche. On sait que les lésions causées par la déshydratation dans les systèmes membraneux des cellules des feuilles ont pour résultat une diminution de la réaction de Hill, de l'efficacité quantique et de la respiration, outre le fait qu'elles augmentent la perte de solutés et qu'elles accélèrent la sénescence. Il a été également constaté que dans les tissus des feuilles les plus âgées de *Vigna sinensis* (L.) Endl., les membranes ont été plus affectées par l'assèchement (LEOPOLD et al., 1981). Les feuilles du palmier à huile ont une durée normale d'environ deux ans. Chez les palmiers en production, la capacité photosynthétique et la conductance stomatique maxima diminuent progressivement uniquement après la première année, lorsqu'elles atteignent le rang 20-24 (DUFRENE, 1989). Pendant la saison sèche, les feuilles les plus âgées, qui sont toutefois encore fonctionnelles, sont généralement les plus endommagées, tandis que l'expansion des feuilles nouvelles est pratiquement stoppée. Si d'un côté la diminution de la surface foliaire totale diminue la perte en eau, d'un autre côté cette diminution peut agir négativement sur la reprise de l'assimilation photosynthétique et sur la restitution des réserves de glucides après la reprise des pluies car l'obtention de la surface foliaire maxima nécessite un nouvel investissement en matière sèche.

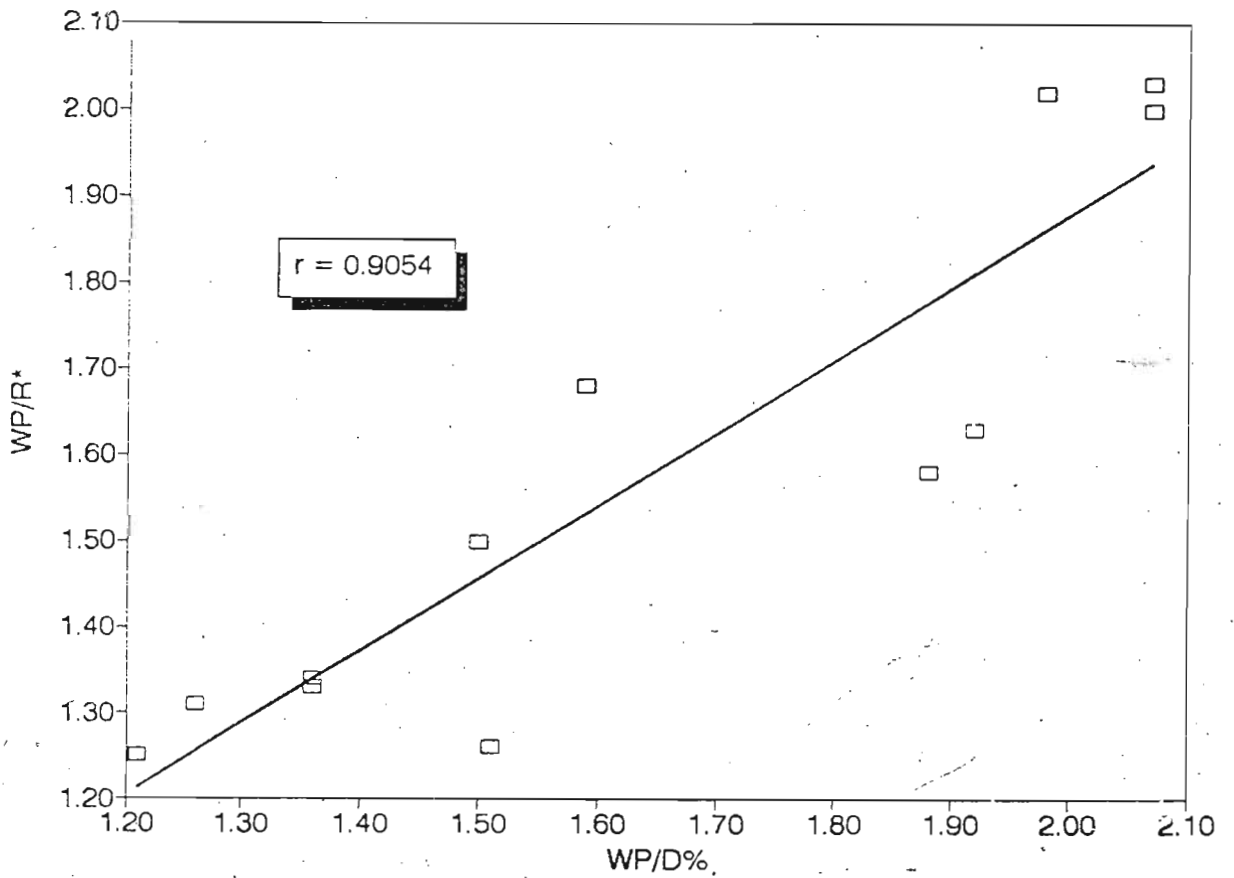


Figure 31: Corrélation entre les valeurs de potentiel hydrique foliaire au point d'inflexion des isothermes (relation entre WP et R), et les valeurs du potentiel hydrique estimées au point d'inflexion de la relation entre WP/PD. Valeurs exprimées en MPa.(-1).

IV- Conclusions:

Les réponses des expériences avec le PEG n'ont pas permis une séparation cohérente des lignées à l'état jeune qui corresponde à leur tolérance à la sécheresse à l'état adulte. Un exemple est donné par la lignée 25, dont on sait qu'elle est la plus sensible à l'état adulte. Dans les résultats des essais avec le PEG, cette lignée se classe comme la plus sensible à l'état jeune. Cependant, les tissus des feuilles de ces palmiers à l'âge adulte sont les moins endommagés par le choc osmotique.

De la même façon, outre le fait qu'elle présente une certaine correspondance entre les résultats obtenus avec les tissus de plantes jeunes et adultes, l'évaluation de la résistance protoplasmique réalisée en utilisant la perte naturelle en eau n'a pas permis une prévision telle qu'elle puisse être utilisée comme test précoce de sélection pour le caractère de mortalité. Les plantes jeunes utilisées ont été cultivées en pépinière dans des conditions d'alimentation hydrique et minérale proches de l'optimum, tandis que les palmiers adultes ont été périodiquement soumis à des tensions ambiantes, lesquelles ont pu provoquer des modifications adaptatives dans leurs tissus. En conséquence, l'emploi de ce test comme paramètre de sélection doit être envisagé avec précaution, à moins qu'une étude de l'effet de traitements d'endurcissement par des cycles de sécheresse répétés ne soit déjà faite.

De toute façon, la méthode de perte d'eau par évaporation permet une meilleure appréciation de la cinétique des dégâts par rapport à des paramètres plus naturels tels que la R^* et le WP des feuilles. Pour une R^* de 70%, les dégâts sont plus accentués chez les plantes jeunes, débutant dans les deux cas à partir de 90% de R^* et un peu avant le point de plasmolyse initiale.

La tolérance globale ne semble pas être directement liée à la résistance protoplasmique. Pourtant, le maintien de l'intégrité des tissus chlorophylliens est important dans le dégagement de l'activité photosynthétique, dans les cas où le déficit hydrique environnant n'est pas suffisant pour provoquer la fermeture complète des stomates.

CHAPITRE V: ECHANGES GAZEUX.

I- Introduction:

Même à des niveaux sub-létaux, le manque d'eau réduit l'assimilation photosynthétique chez les plantes cultivées. Cette réduction est surtout due à la fermeture des stomates qui limite par conséquent la diffusion du gaz carbonique de l'extérieur vers l'intérieur des tissus des feuilles.

Le palmier à huile possède une régulation stomatique efficace (OCHS, 1963 ; WORMER et OCHS, 1959) qui permet la fermeture des stomates à partir du moment où les déficits en eau dans le sol se font sentir. Cette capacité fait que les tissus foliaires restent hydratés même dans des conditions de sécheresse prolongée (OCHS, 1977). Mais, si les pertes en eau sont limitées, ce qui évite la mort des palmiers, l'assimilation photosynthétique est réduite ou annulée pendant les périodes sèches avec des répercussions sur la productivité.

S'agissant de l'exploitation agricole d'une culture pérenne, l'hybride idéal serait celui qui présente des taux de photosynthèse plus élevés pendant les périodes de disponibilité hydrique normale ainsi qu'une plus grande efficacité dans l'utilisation d'eau pendant la saison sèche.

La photosynthèse du palmier à huile dans des conditions d'alimentation hydrique normale a déjà été l'objet d'étude de la part de plusieurs auteurs (BOLLE-JONES, 1968 ; CORLEY, 1976 ; HIRSCH, 1974), lesquels ont utilisé des méthodes de terrain et de laboratoire.

Récemment, DUFRENE (1989) a réalisé un travail plus complet avec des plantes adultes de la lignée L2TxD10D. Dans son étude, les échanges gazeux des folioles ont été mesurés *in situ*, en utilisant un analyseur de gaz à infrarouge. Ses résultats ont montré que les taux photosynthétiques maxima

obtenus ($23,7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), peuvent être considérés comme normaux par rapport aux autres espèces de plantes C3. Pourtant, ces taux ont été obtenus uniquement pour des valeurs de VPD inférieures à 1,7kPa, étant donné que les stomates de cette espèce se sont montrés assez sensibles à l'humidité de l'air.

Bien qu'ils aient été reconnus depuis longtemps comme limitants, les effets du stress hydrique sur l'assimilation photosynthétique du palmier à huile n'ont été étudiés que par un petit nombre de chercheurs. Tous ces travaux ont été dirigés en vue de trouver des différences de comportement entre lignées de palmier à huile connues pour leur sensibilité ou leur résistance à la sécheresse. On n'a utilisé que les plantes jeunes et examiné divers aspects concernés par la assimilation photosynthétique tels que les teneurs en chlorophylle et la réaction de Hill (SALAKO, 1974), ainsi que les activités de la RUBISCO (KPAVODE, 1982). On a également mesuré les effets du déficit hydrique sur l'échange de gaz des tissus foliaires, incluant la photosynthèse, la photorespiration et le point de compensation de CO_2 (ADJAHOUSSOU, 1983).

Ces travaux ont fourni peu de résultats concluants, parmi lesquels on peut citer l'existence de teneurs en chlorophylle plus élevées chez les lignées sensibles (SALAKO, 1974), bien que dans ceux-ci les activités de la RUBISCO soient plus affectées par le déficit hydrique (KPAVODE, 1982). A leur tour, les résultats obtenus par ADJAHOUSSOU (1983) indiquent que chez les lignées sensibles, la photosynthèse est plus rapidement affectée par la réduction du potentiel hydrique foliaire. Cet effet a été attribué à la fermeture des stomates qui semble se produire plus tardivement chez les lignées les plus productives. Dans le même travail, il a été montré que la photosynthèse des lignées résistantes était plus élevée. Chez les lignées sensibles, la résistance interne à la diffusion de CO_2 augmente plus rapidement en réponse à l'abaissement du potentiel hydrique. Pourtant il

convient de remarquer que ces deux derniers paramètres ont été mesurés dans un système fermé, en utilisant des disques foliaires mis à flotter dans de l'eau ou dans des solutions de PEG 600, et par conséquent dans des conditions différentes des conditions naturelles. Les taux d'assimilation obtenus ont été extrêmement bas ($2,21 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) par rapport à ceux trouvés chez d'autres plantes C3 de grande culture qui, selon COOMBS et HALL (1982), se situent dans l'intervalle allant de 16 à $38 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Par conséquent, les résultats peuvent avoir été affectés par l'infiltration du PEG dans les espaces intercellulaires.

On voit par conséquent que, en ce qui concerne les effets du déficit en eau sur les échanges gazeux des tissus foliaires du palmier à huile, les résultats sont fragmentaires et exécutés essentiellement sur des tissus de plantes jeunes isolées.

En dépit de l'utilisation d'une gamme de matériels génétiques assez variées, il n'a pas été possible d'exécuter systématiquement les mêmes mesures chez les plantes adultes des croisements correspondants.

Actuellement, le développement d'analyseurs de gaz à infrarouge portables (LONG et HALLGREN, 1985) a rendu possible la mesure de la photosynthèse et de la transpiration des plantes adultes en conditions naturelles et par des méthodes non destructives. Ainsi, dans le présent travail, on cherche à mesurer les échanges de gaz *in situ* des folioles de plantes adultes des lignées sensibles et résistantes, ainsi que des plantes jeunes appartenant aux même types de croisement, mais soumises au stress par suspension d'irrigation. Tant chez les plantes adultes que chez les plantes jeunes, ces mesures ont été accompagnées de l'évaluation de paramètres tels que le potentiel hydrique et la teneur relative en eau, capables de traduire l'état d'hydratation des tissus foliaires.

II- Matériels et méthodes:

1- Matériel végétal: pour des raisons opérationnelles, les mesures chez les arbres adultes ont été effectuées uniquement chez les lignées 1, 7, 8 et 25 appartenant aux blocs V et VI de l'essai PO-GP14 du camp expérimental d'Akpadanou. Dans ces parcelles, on a sélectionné trois palmiers de chaque lignée selon des critères d'uniformité de développement végétatif et de production. Il a toujours été nécessaire de travailler avec des feuilles de rang 8, 9 ou 10, ce qui dépend de leur position par rapport au soleil, de façon à permettre un éclairage maximum. Etant donné les problèmes techniques liés à l'appareillage et à l'infrastructure, les mesures ont été concentrées sur les mois de février, mars et avril 1988.

Comme plantes jeunes, on a utilisé des palmiers âgés de 10 mois originaires de croisements qui reproduisent les lignées 1, 2, 3, 7, 8 et 25. Les plantes ont été cultivées normalement en pépinière et, deux mois avant le début des expériences, transplantées dans des pots de 25 litres de capacité remplis d'un mélange de terreau et de sable lavé dans des proportions de 1:1 conservés à l'intérieur de la serre. Le déficit hydrique a été obtenu par suspension de l'irrigation et accompagné de la mesure du potentiel de base à 5:30 du matin pendant les jours de mesures. Pour l'évaluation des échanges gazeux, on a utilisé des folioles de la feuille du rang n°3.

2- Méthodologie utilisée dans les mesures chez des palmiers adultes: les mesures d'échanges gazeux (CO_2 et vapeur d'eau) ont été effectuées *in situ* en utilisant un système portable ADC1, composé d'un analyseur à infrarouge

1- The Analytical Development Co. Ltd. Hoddesdon, Herts, England.

portatif LCA-2 équipé d'une chambre d'assimilation de type PCL(N) pour monocotylédones et d'une pompe à air modèle ASU.

2.1- Description du système: l'analyseur portatif LCA-2 est du type non dispersif. Son principe de fonctionnement repose sur l'alternance du débit de l'air à mesurer et d'air sans CO₂ injectés à travers son unique cellule d'analyse (volume=3cm³) toutes les deux secondes. Son détecteur est résistant aux vibrations, et cette alternance entre le gaz d'analyse et le gaz de référence (sans CO₂) permet une correction continue des effets possibles de la température sur les caractéristiques de la source d'émission d'infrarouge et du détecteur. L'appareil peut être utilisé de façon absolue ou différentielle et la concentration de gaz carbonique est affichée sur un cadran digital avec une résolution de lvp.m.

Afin d'éviter l'interférence de la vapeur d'eau sur les mesures de CO₂, l'air issu de la chambre d'assimilation a été séché par le passage au travers d'une colonne de perchlorate de magnésium avant son entrée dans l'appareil. Par un câble, l'analyseur envoie du courant électrique pour alimenter le ventilateur de la chambre d'assimilation et reçoit les signaux provenant des capteurs de température, d'humidité de l'air et de radiation installés dans celle-ci.

La chambre d'assimilation a la forme d'une pince dont l'extrémité contient toutes les parties électroniques nécessaires, et elle est entièrement faite d'un alliage d'aluminium. Sa partie antérieure contient la chambre d'assimilation proprement dite, de forme rectangulaire avec un volume de 12 cm³ et une fenêtre de 20mm x 56mm (11,2cm²). A l'intérieur, la chambre possède un capteur d'humidité placé à la sortie de l'air, une thermistance pour la mesure de la température de l'air ainsi qu'un ventilateur destiné à homogénéiser l'air et à réduire la résistance de la couche limite. L'uniformisation de la température entre la chambre et l'air

ambiant est favorisée par l'existence d'un radiateur dans la partie inférieure et d'un voile acrylique sur la fenêtre qui intercepte une grande partie de la radiation infrarouge.

Le capteur d'humidité a une réponse linéaire située entre 0 et 100% de HR. Son calibrage a été effectué chaque semaine en utilisant un courant d'air dont l'humidité est en équilibre avec l'humidité du $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ contenu dans une colonne de verre (5cm de diamètre interne sur 100cm de longueur), laquelle a été maintenue à une température de 25°C. L'état de 0% d'humidité a été obtenu par le passage d'air comprimé partiellement séché à travers une colonne de perchlorate de magnésium. La thermistance utilisée comme capteur de température possède un circuit de linéarisation (précision de 0,2°C) et a été calibré en plaçant la partie antérieure de la pince (avec la chambre ouverte), à l'intérieur de une petite boîte de polystyrène munie d'un petit radiateur et d'un thermomètre de précision (0,1°C). Les températures ont été lues après l'équilibre thermique du système. Le capteur de radiation (PAR) situé parallèlement à la fenêtre de la chambre est une cellule au sélénium et son calibrage a été vérifié périodiquement par comparaison à un capteur LI-COR2, modèle LI-190SB (Quantum sensor). Enfin le calibrage de l'analyseur a été effectué avec de l'air comprimé normal, étalonné au laboratoire d'Ecologie Végétale d'Orsay, contenant 515 ou 470 ppm de CO_2 .

Pendant les mesures au champ, on a utilisé un système ouvert, alimenté seulement par de l'air normal capté à 4 mètres d'altitude. Cet air a été aspiré par une pompe (ASU), passant successivement par un volume tampon de 100 litres afin de diminuer les fluctuations en CO_2 , puis par une colonne de DRIERITE afin de réduire son humidité. Après la sortie de la pompe, le débit d'air a été réglé dans un débitmètre (12-18 $\text{l} \cdot \text{h}^{-1}$) et envoyé vers la chambre d'assimilation. Par une valvule située entre la

sortie de la chambre et l'entrée dans l'analyseur, il a été possible de conserver constamment le débit de façon à sceller les fuites possibles dans la chambre avec l'air lui-même. Pour la conduction de l'air et les connexions, on a utilisé uniquement des tubes de polypropylène et de butylène qui sont des matériaux à bas adsorption et à basse perméabilité au CO₂ et à la vapeur d'eau.

2.2- Mise en oeuvre: l'accès aux feuilles a été réalisé par une tour déplaçable et les mesures effectuées dans la partie centrale de la foliole attachée à la feuille. Il est toujours nécessaire d'opérer de façon à ce que le limbe couvre la moitié de la superficie de la fenêtre et, pendant les mesures, l'humidité à l'intérieur de la chambre a été maintenue dans l'intervalle situé entre 30 et 50% de HR. Les valeurs d'humidité, de température, de CO₂ et de radiation ont été notées après l'équilibre du CO₂ et de l'humidité à l'intérieur de la chambre. Ensuite, la foliole a été enveloppée d'une gaine humide, coupée et utilisée pour la mesure du potentiel hydrique et de la teneur relative en eau.

3- Méthodologie utilisée dans les mesures chez les palmiers jeunes: les mesures ont été effectuées sur des folioles intactes et en conditions de laboratoire. Pour les mesures des échanges de CO₂, on a utilisé un analyseur ADC type 225 MK3 travaillant en différentiel entre 0-50 ppm. La chambre d'assimilation a été construite au laboratoire d'Ecologie Végétale d'Orsay et pour les mesures des échanges de vapeur d'eau, on a utilisé un système Vaisala Humicap3 constitué d'un mesureur HMI 31 et d'une sonde HMP 31 UT.

3.1- Description du système: on a utilisée l'air normal capté par une antenne située à 20 mètres de hauteur de façon à éviter le plus possible les variations du CO_2 . L'air a été aspiré par une pompe à membrane et, après cela, le débit a été décomposé. Une partie est passé par une colonne de DRIERITE (en verre, mesurant 5 cm de diamètre interne sur 100cm de longueur) afin d'éliminer l'humidité, puis envoyée mélangée à l'air normal au travers des deux régulateurs de débit. Après cela, l'air a été dirigé vers l'intérieur d'un volume tampon de 200 litres. Ce procédé a réduit au minimum les fluctuations de CO_2 et a permis la régulation de l'humidité de l'air à l'entrée de la chambre d'assimilation pendant les mesures.

Le débit d'air à l'entrée de la chambre d'assimilation a été contrôlé par un débitmètre de précision. A l'entrée de l'analyseur, les débits d'air provenant de la chambre (analyse) et de référence ont été maintenues à $300\text{ml}\cdot\text{min}^{-1}$. par des mesureurs incorporés dans l'analyseur.

La pression de l'air à l'intérieur du circuit a été régulée par des valvules situées après la pompe à l'avant des mesureurs de débit de la chambre et de référence, et avant l'entrée de l'analyseur. Cependant, il a été nécessaire de maintenir constamment une pression d'air légèrement positive à l'intérieur de la chambre d'assimilation, de façon à éviter l'entrée d'air externe résultant des manques d'étanchéité.

L'humidité de l'air avant et après l'insertion de la foliole a été mesurée par une sonde d'humidité. Celle-ci a été placée dans le circuit d'air de la sortie de la chambre et isolée à l'intérieur d'une boîte de polystyrène munie d'un radiateur et d'un ventilateur de façon à ce que les températures de la sonde et de l'air à l'intérieur de la chambre soient les mêmes.

La chambre d'assimilation utilisée a été construite en PVC rigide et altuglas. Son fond formait un tunnel destiné à abriter un système d'échange de chaleur, dans lequel on a monté deux blocs radiateurs et deux

microventilateurs (Micronel, 12 volts) avec un débit d'air de l'ordre de 80 $\text{l}\cdot\text{min}^{-1}$. L'entrée d'air dans la chambre se faisait par la partie supérieure et la sortie par la partie inférieure. Dans l'ensemble; les systèmes de ventilation et d'échange de chaleur installés se sont montrés efficaces pour la régulation de la température, l'homogénéisation de l'air et la réduction de la couche limite.

Les températures des radiateurs, de l'air et de la foliole ont été mesurées par des thermistances FENWAL ELECTRONICS. Pour les températures des radiateurs et de l'air, on a utilisé des thermistances réf.UUA32J3 montées respectivement à l'intérieur du bloc radiateur et de la partie inférieure de la chambre, par conséquent à l'abri de la lumière. Pour la température de la foliole, on a utilisé une thermistance (réf.GC32J2) de 0,35mm de diamètre montée dans la partie supérieure de la chambre et maintenue au contact du tissu végétal par un système basculant. La régulation de la température a été effectuée par la circulation d'eau provenant d'un thermostat-cryostat de précision.

Comme source de radiation, on a utilisé un ensemble de trois lampes à vapeur de mercure à haute pression (400 watts). Une partie de l'énergie calorifique émise par les lampes a été filtrée par une couche d'eau de 7cm et dispersée par des ventilateurs, mais la radiation obtenue au niveau des folioles s'est maintenue entre 1200 et 1400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (PAR).

L'analyseur de gaz a été calibré avec de l'air étalonné tous les jours au début des opérations et les réponses de la sonde d'humidité ont été vérifiées de façon hebdomadaire par la réalisation de l'équilibre entre le capteur et la vapeur d'eau sur la superficie de solutions saturées de LiCl, NaCl et K_2SO_4 qui ont donné respectivement 12,0 ; 75,8 et 96,9% d'humidité relative à 25°C.

La surface foliaire insérée dans la chambre a été décalquée sur du papier végétal, découpée et évaluée suivant une relation superficie/poids :

moyen établie à partir de plusieurs échantillons du même papier pesés sur une balance de précision.

3.2- Mise en oeuvre: la veille des mesures, les plantes ont été transférés de la serre vers une salle à 27°C éclairée au moyen de lampes à vapeur de mercure à haute pression (12 heures de lumière/12 heures d'obscurité) et maintenues dans ce milieu jusqu'au moment des mesures. Les plantes ont été emmenées au laboratoire individuellement et, une fois arrivées, on a sélectionné une foliole de la feuille n°3, foliole dont on a insérée le tiers médian dans la chambre d'assimilation. Après la réalisation de l'équilibre dans les concentrations de CO₂ et de vapeur d'eau, ces valeurs ont été notées. Ensuite, la foliole a été coupée pour la mesure du potentiel hydrique et l'on a récolté six disques pour la mesure de la teneur relative en eau. Les contours de la zone incluse dans la chambre a été décalqué pour l'évaluation de la surface foliaire.

4- Calculs: les taux de photosynthèse nette (A), de transpiration (E) et de conductance stomatique à la diffusion de vapeur d'eau (gs) ont été calculés selon l'exposé chez ADC (1985) et DUFRENE (1989).

Pour cela, il s'est avéré nécessaire d'estimer le débit d'air sec qui est entré dans la chambre d'assimilation (W) et la résistance aérodynamique ou résistance de la couche limite (ra), laquelle est influencée par les caractéristiques physiques de la feuille, de la chambre (architecture, ventilation etc.) et du débit d'air utilisé.

Le débit d'air sec envoyé dans la chambre a été obtenu par:

$$W = [(P-ee)/P](D/22,4)[273/(Ta+273)] \text{ en } (\text{mol} \cdot \text{s}^{-1})$$

où:

D: débit d'air humide qui entre dans la chambre en ($l.s^{-1}$).

ee: pression partielle de la vapeur d'eau dans l'air qui entre dans la chambre en (bars).

P: pression atmosphérique en (bars).

Ta: Température de l'air à l'intérieur de la chambre en ($^{\circ}C$).

La valeur de la résistance de la couche limite pour les deux types de chambre a été estimée en utilisant une surface de papier buvard humidifiée, et maintenue à l'intérieur de la chambre de manière similaire à la foliole. Dans le cas de la pince utilisée au champ et le système utilisé au laboratoire, les superficies ont été de $5,6cm^2$ et $26cm^2$ respectivement. Comme les folioles du palmier à huile sont hypostomatiques et qu'elles présentent une grande résistance à la diffusion de vapeur d'eau sur la face adaxial (ADJAHOUSSOU, 1983), une des faces des répliques de feuilles a été couverte d'un film plastique adhésif afin de prévenir l'évaporation. Le calcul a été basé sur le travail de PARKINSON (1985), lequel pose que:

- la réplique de papier humide est suspendue à l'intérieur de la chambre.

- la masse d'air à l'intérieur de la chambre doit être suffisamment homogénéisée par les ventilateurs, de façon à ce que l'humidité de débit d'air à la sortie puisse être représentative des conditions qui règnent à l'intérieur de celle-ci.

- la différence de températures dans le système doit être réduite, et comme la radiation incidente est nulle (la chambre est couverte d'un voile noir de plastique rigide ou de papier aluminium) les parois de la chambre doivent avoir la même température que l'air. Egalement, la différence entre

la température du buvard et celle de l'air doit être inférieure à 10°C afin que l'erreur du calcul se maintienne autour de 1%.

La résistance aérodynamique (r_a) sera la valeur positive de la solution de l'équation du second degré suivante:

$$a r_a^2 + b r_a + c = 0 \quad (\text{s.m}^{-1})$$

où:

$$a = 8\sigma(T_a+273)^3$$

$$b = 2(0,93C_p) - 4(T_a+273)^3(2Sf/W)(e_a-e_s)/e_s + \lambda\Delta.$$

$$c = -(2Sf/W)(0,93C_p)(e_a-e_s)/e_s.$$

σ = constante de Stephan-Boltzmann en ($\text{W.m}^{-2}.\text{K}^{-4}$).

C_p = chaleur spécifique de l'air en ($\text{J.g}^{-1}.\text{K}^{-1}$).

λ = chaleur latente de vaporisation de l'eau en (J.g^{-1}).

e_a = pression de vapeur saturante dans la température de l'air de l'intérieur de la chambre (T_a) en (bars).

Δ = variation de la pression de vapeur saturante en ($\text{g.m}^{-3}.\text{K}^{-1}$).

T_a = température de l'air à l'intérieur de la chambre en (°C).

W = débit de l'air en ($\text{m}^3.\text{s}^{-1}$).

Dans le cas de la chambre de laboratoire, la température de la foliole a été mesurée avec une petite thermistance. Cette mesure est extrêmement ponctuelle; toutefois comme on ne dispose pas de plus d'informations concernant les caractéristiques de réflexion du matériel employé dans la construction de la fenêtre, elle a été utilisée. Pour les données de champs, lorsque l'on a utilisé la chambre LCA-2, la température de la feuille a été estimée par la méthode de l'équilibre énergétique (PARKINSON, 1985). Dans ce procédé, l'énergie absorbée par la feuille (H) est calculée par:

$$H = (Q698/3190)(0,8a_v + 0,2a_i) \text{ en } W.m^{-2}$$

où:

Q: mol quanta de radiation visible incidente.

(698/3190): convertit Q par $W.m^{-2}$.

0,8: fraction de la lumière visible absorbée par les feuilles.

0,2: fraction de l'infrarouge absorbée par les feuilles.

a_v : coefficient de réflexion de la fenêtre dans le visible (0,92).

a_i : coefficient de réflexion de la fenêtre dans l'infrarouge (0,82).

On présuppose que la radiation visible incidente représente 50% de la radiation globale et que la feuille absorbe 80% de la radiation visible et 20% de la radiation infrarouge reçue.

Ainsi, la température de la feuille (T_f) sera donnée par:

$$T_f = T_a + (H - \lambda E) / [2(0,93MaC_p) / r_a + 4\sigma(T_a + 273)^3] \text{ en } ^\circ C$$

où:

T_a : température de l'air en ($^\circ C$)

M_a : masse molaire de l'air

La photosynthèse nette (A) a été calculée par:

$$A = (C_s - C_e)(W/S_f) \text{ en } (\mu\text{mol } CO_2.m^{-2}.s^{-1})$$

où:

C_s et C_e : sont les concentrations de CO_2 en vpm contenues dans l'air sec à la sortie (s) et à l'entrée (e) de la chambre.

S_f : surface foliaire (un seule côté) insérée dans la chambre (en m^2).

La transpiration (E) a été obtenue par:

$$E = (W/Sf)[e_s/(P-e_s) - e_e/(P-e_e)] \text{ en } (\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$$

où:

e_s et e_e sont les pressions partielles de vapeur d'eau dans l'air de la sortie (s) et de l'entrée (e) de la chambre (en bars).

La conductance totale à la diffusion de vapeur d'eau (g_t) a été estimée par:

$$g_t = E[P - (e_i - e_s)/2] / (e_i - e_s) \text{ en } (\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$$

où:

e_i : est la pression de la vapeur d'eau dans la chambre sous-stomatique (bars) prise comme étant la pression de vapeur d'eau saturante dans la température de la feuille.

Finalement, la conductance stomatique à la diffusion de la vapeur d'eau (g_s) a été obtenue par la relation:

$$1/g_t = 1/g_s + 1/g_a$$

III- Résultats et discussion:

1- Plantes adultes:

1.1- Comportement stomatique des lignées:

Le degré d'ouverture des stomates (OS) des plantes de l'essai PO-GP14 a été évalué durant la saison sèche de 1987 en utilisant la méthode

d'infiltration de MOLLISH adoptée comme modèle par l'IRHO pour estimer l'état d'hydratation des palmiers (DANIEL, 1979). Les observations ont été effectuées de façon hebdomadaire dans deux tranches horaires (de 11h30 à 13h30 et de 13h30 à 15h30) qui correspondent aux périodes pendant lesquelles le déficit de pression de vapeur d'eau de l'atmosphère (VPD) est en général le plus élevé. Le rang de 1 à 12 représente une ouverture stomatique croissante tandis que des valeurs de $OS \leq 5$ indiquent un état de carence hydrique (DANIEL, 1979).

Les résultats (fig.32 et 33 A-B) montrent que les lignées utilisées dans la présente étude présentent un comportement différencié. Chez les lignées tolérantes (L7 et L8), l'ouverture stomatique se réduit plus rapidement et avec une plus grande intensité dès le début de la saison, sèche. Chez la première (L7) plus particulièrement, les OS mesurés se situent au-dessous de l'indice 5 durant pratiquement toute la période considérée. Les lignées 1 et 2 constituent un groupe intermédiaire, tandis que chez les lignées sensibles (L3 et L25), on a trouvé des valeurs de $OS > 5$ pendant la plus grande partie de la saison sèche.

Dans un travail récent (DUFRENE, 1989), il a été montré que les stomates du palmier à huile sont assez sensibles aux variations de l'humidité de l'air. Même dans des conditions d'alimentation hydrique satisfaisantes, on a observé des réductions significatives de la conductance stomatique pour des valeurs de VPD inférieures à 2kPa. Sur les mêmes figures (32 et 33), on peut encore voir que même après la reprise des pluies (entre le 25/2 et le 04/3/87), les différences d'ouverture stomatique entre les lignées tendent à s'accroître pendant la seconde tranche des mesures (de 13h30 à 15h30). Cette période correspond à celle de la plus grande demande évapotranspiratoire, et les décalages observés suggère une différence de sensibilité au VPD entre les lignées.

OUVERTURE STOMATIQUE (1987)
MOLISH 1er TOUR (11:30 à 13:30)

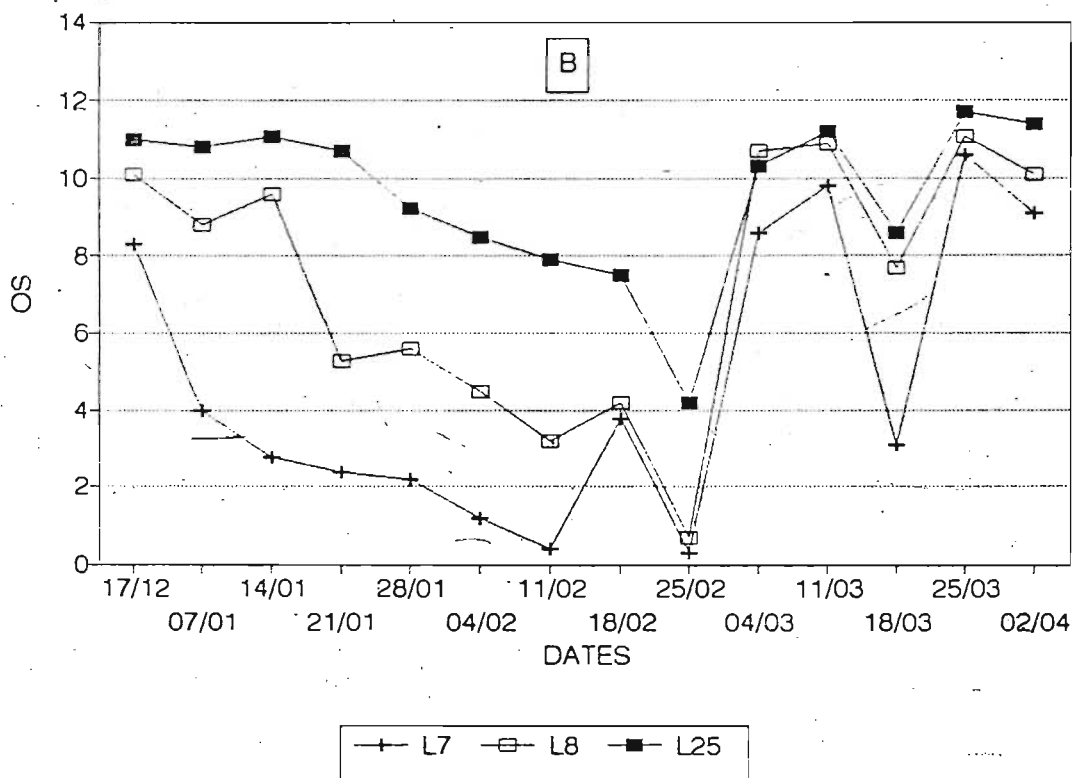
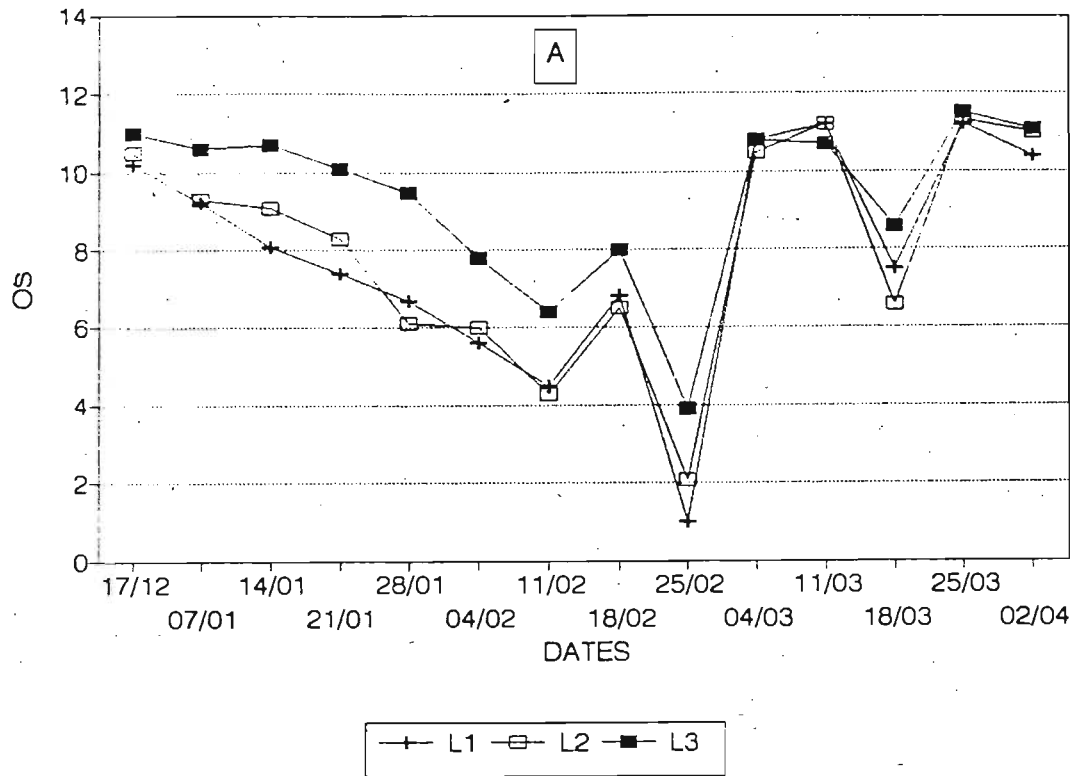


Figure 32(A-B): Variation de l'ouverture stomatique de palmiers à huile adultes appartenant à différentes lignées. Essai PO GP-14, Akpadanou, décembre 86-avril 87. Première tranche de mesures effectuées entre 11h00 et 11h30.

SOURCE: Service de sélection, SRPH/POBE.

OUVERTURE STOMATIQUE (1987)
MOLISH 2ème TOUR (13:30 à 15:30)

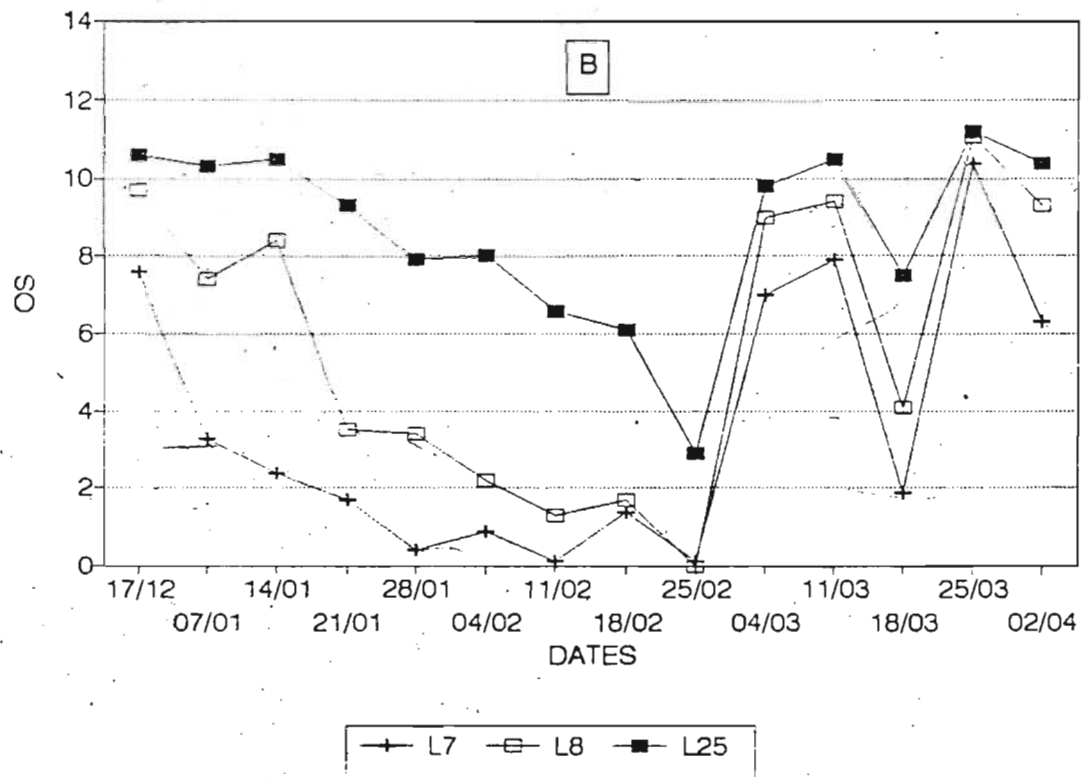
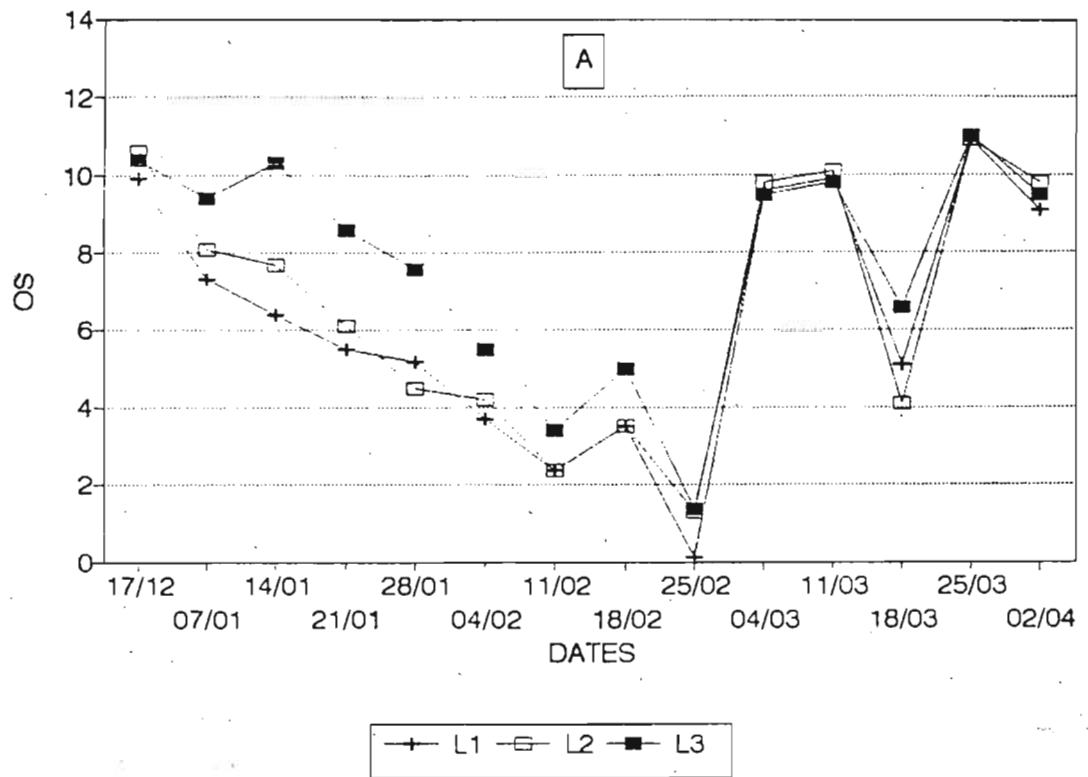


Figure 33(A-B): Variation de l'ouverture stomatique de palmiers adultes appartenant à différentes lignées. Essai PO GP-14, Akpadanou, décembre 86-avril 87. Seconde tranche de mesures effectuées entre 13h00 et 15h30.

SOURCE: Service de sélection, SRPH/POBE.

1.2- Effet du potentiel hydrique et de la teneur relative en eau:

Dans les conditions dans lesquelles les mensurations exposées ont été effectuées dans le présent travail, il n'a pas été trouvé de relations claires entre le potentiel hydrique et la R^* des feuilles de plantes adultes, et la conductance stomatique (gs).

Sur la figure 34(A-B) sont présentés les résultats de mesures concomitantes de l'OS du WP et de la R^* des folioles de trois palmiers de la lignée 1 (L2TxD10D) effectuées les 8, 9, et 11/2/88. On peut voir que la dispersion des points ne met pas en évidence une corrélation apparente, et que les mêmes valeurs d'ouverture stomatique correspondent à des potentiels allant de 0,5 à 2,0MPa et à R^* située entre 84 et 96%. Il est sûr que ces résultats ont été influencés par les pluies tombées les 1, 4 et 9/2/88, dont les volumes ont été respectivement de 18,7 ; 31,2 et 92,3mm.

Les figures 35 (A-C) et 36 (A-C) illustrent la variation journalière détaillée du potentiel hydrique, de la teneur relative en eau, des déficits de saturation de vapeur d'eau ambiante et dans la chambre d'assimilation, de la radiation incidente et de la conductance stomatique des folioles de deux palmiers appartenant aux lignées 7 et 25, lesquelles sont les plus contrastantes quant à leur comportement stomatique. Entre 13 et 15 heures, le déficit de saturation ambiante atteint les valeurs maximales ($1,8 \leq VPD_a \leq 2,6 \text{ kPa}$), accompagnées d'une perte en eau des tissus qui se traduit par la diminution du potentiel hydrique et de la teneur relative en eau. Cependant, la conductance stomatique ne diminue pas de façon proportionnelle à la réduction du WP et de la R^* , suivant de façon plus espacée, et pourtant de façon inverse, les variations du VPD de l'air à l'intérieur de la chambre.

Dans la bibliographie, rares sont les travaux qui traitent de la relation entre le potentiel hydrique foliaire et l'ouverture des stomates du palmier à huile. A cet égard, DUFRENE (1989) ne cite qu'un exemple des

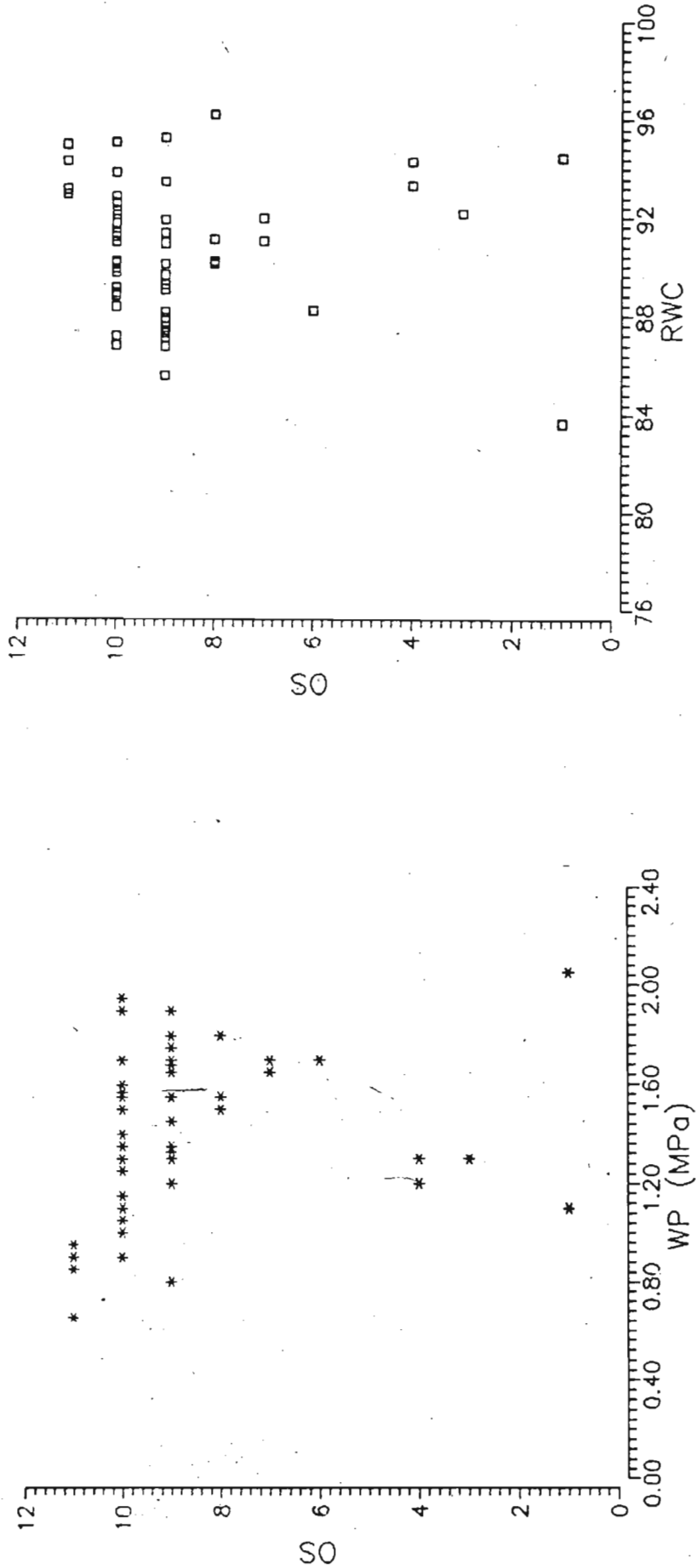


Figure 34(A-B): Résultats de mesures concomitantes de l'ouverture stomatique (SO), du potentiel hydrique (WP) et de la teneur relative en eau (RWC). Mesures effectuées chez des palmiers adultes de la lignée L1, (L2TxD10D).

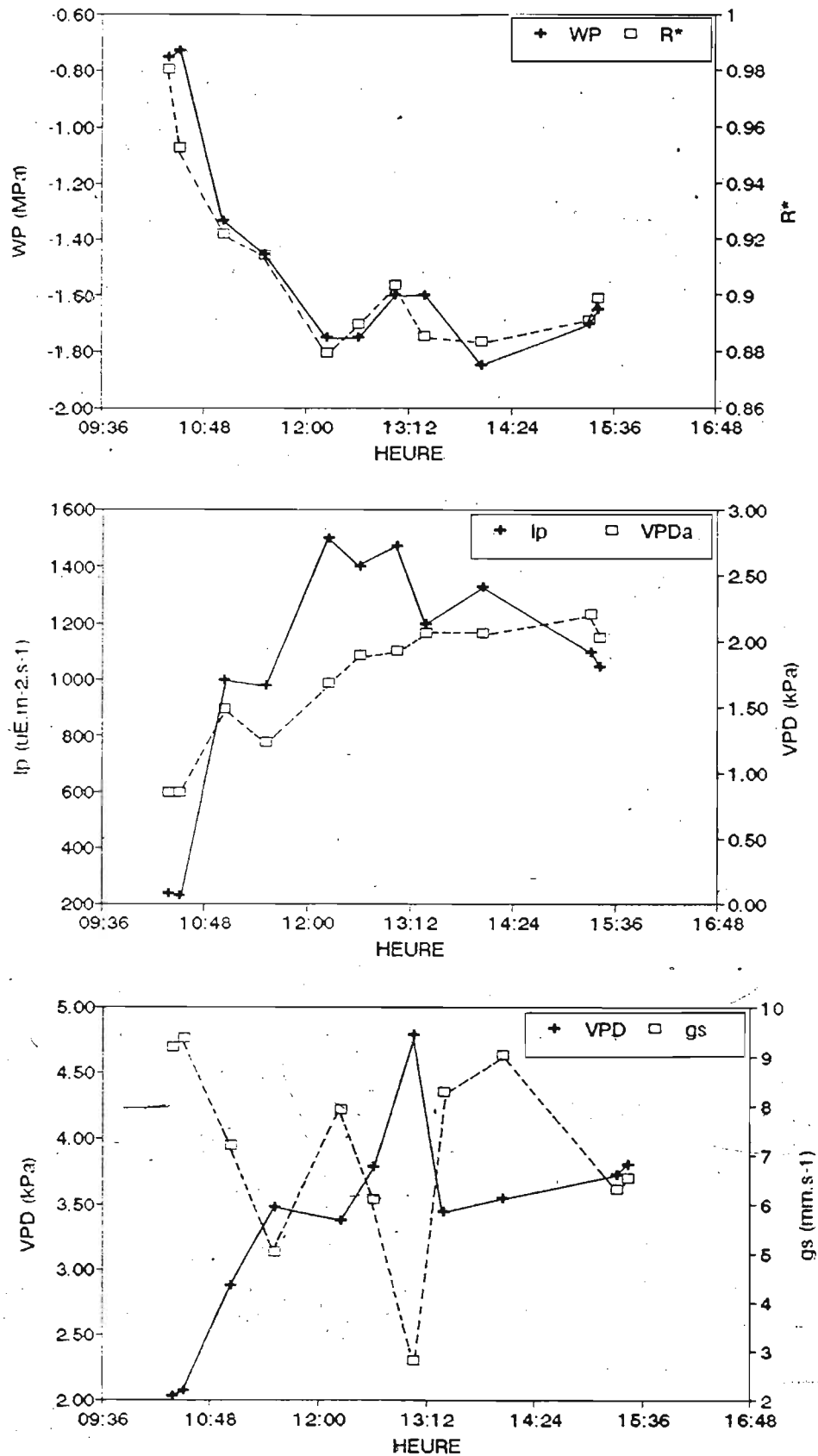
L7 (29/2/88)
Palm.81-24

Figure 35(A-C): Variation journalière détaillée du potentiel hydrique (WP), de la teneur relative en eau (R*), de la radiation incidente (Ip), du déficit en vapeur d'eau ambiant (VPDa) et à l'intérieur de la chambre (VPD), et de la conductance stomatique (gs). Mesures effectuées chez le palmier adulte (81-24), lignée 7, Akpadanou.

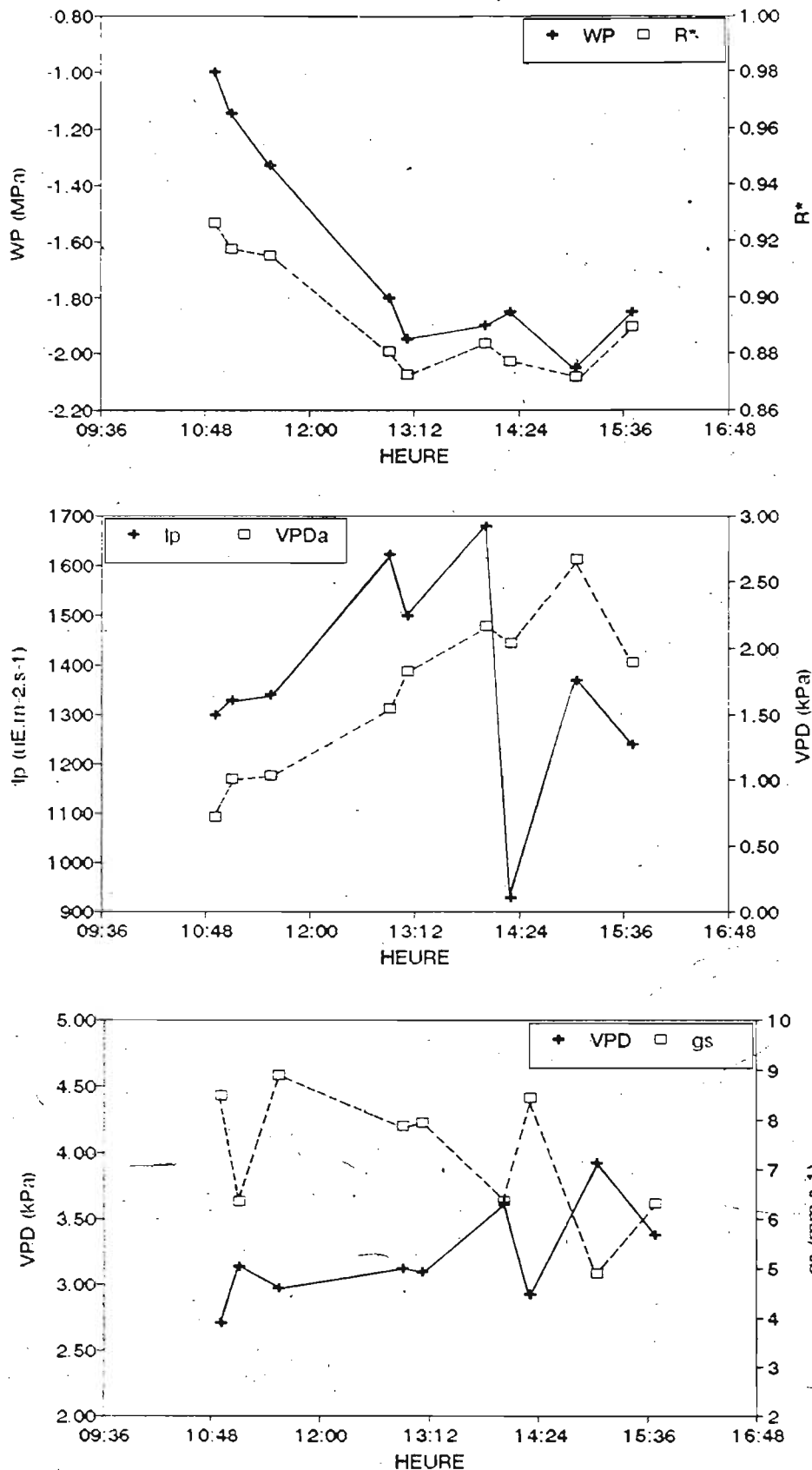


Figure 36(A-C): Variation journalière détaillée du potentiel hydrique (WP), de la teneur relative en eau (R*), de la radiation incidente (Ip), du déficit en vapeur d'eau ambiant (VPDa) et à l'intérieur de la chambre (VPD), et de la conductance stomatique (gs). Mesures effectuées chez le palmier adulte (95-14), lignée 25, Akpadanou.

variations journalières de la conductance et du potentiel hydrique des folioles de la feuille 17 de plantes adultes, dans des conditions d'alimentation hydrique satisfaisantes. Les résultats montrent que, entre 8 et 10 heures du matin se produit une phase d'augmentation de la conductance jusqu'à des valeurs situées entre $5-7 \text{ mm.s}^{-1}$ qui se sont maintenues jusqu'à 16 heures. A son tour, le potentiel hydrique baisse jusqu'à des valeurs situées entre $-1,2$ et $-1,6 \text{ MPa}$. Il est curieux de noter qu'à partir de 14 heures, le potentiel hydrique tend à augmenter, même si des modifications sensibles de la conductance n'ont pas été constatées.

D'un autre côté, il existe des preuves que le degré d'ouverture des stomates des palmiers à huile adultes est conditionné par la disponibilité en eau dans les couches superficielles du sol, répondant rapidement aux précipitations, bien que les volumes de pluies soient insuffisants pour reconstituer les stocks des couches inférieures (WORMER et OCHS, 1957 ; DUFRENE, 1989).

Les expériences de RUER (1968) ont prouvé que l'élimination partielle des racines superficielles ou totale des racines profondes fait que les mesures journalières des ouvertures stomatiques des plantes traitées se situent entre 60 et 68% par rapport aux valeurs atteintes par les plantes-témoins. Cependant, avec l'élimination totale des racines superficielles, les stomates s'ouvrent partiellement entre 7h00 et 7h30 ($OS \leq 7$), se fermant rapidement par la suite. Cette fermeture, qui est apparemment indépendante des teneurs en eau dans le tissu et des potentiels hydriques élevés, se maintient pendant toute la journée. Dans ce cas, dans lequel il y a un net déséquilibre de la relation partie aérienne/système racinaire, la réhydratation du stipe et des feuilles n'a été assurée que par l'eau absorbée par le système racinaire profond, insuffisante cependant pour satisfaire la demande évapotranspiratoire.

Si l'on ne considère que les effets hydrauliques, dans des conditions naturelles, le maintien de l'ouverture des stomates du palmier à huile présuppose une bonne capacité d'irrigation des cellules de l'épiderme. Cette capacité dépend non seulement d'un bon état d'hydratation des tissus du mésophylle (R^* élevée), mais également des résistances au transport de cette eau par les voies symplastique et/ou apoplastique (TURNER et BURCH, 1983). Dès que les conditions ambiantes provoquent un trouble de cette irrigation, soit par un VPD accentué, soit par l'augmentation des tensions à l'intérieur de la feuille due au manque d'eau dans le sol ou les deux, les stomates se ferment.

Actuellement, il est de plus en plus question de l'action d'autres mécanismes autres qu'hydrauliques sur le comportement stomatique. Il a été vu que dans les conditions d'humidité ambiante constante, les variations de la conductance stomatique ne dépendent pas des changements du potentiel hydrique foliaire, mais des potentiels du sol et des racines, ou même seulement de leur humidité (KRAMER, 1988 ; PASSIOURA, 1988 ; SCHULZE et al., 1988).

Selon PASSIOURA (1988) la partie superficielle du système racinaire subit un stress avec l'assèchement du sol, ce qui entraîne des modifications dans son métabolisme. Comme conséquence, des "signaux biochimiques" sont émis, qui peuvent occasionner des diminutions de la conductance stomatique. Parmi ces signaux, on peut citer les changements de pH, de composition ionique et l'augmentation des teneurs en ABA dans la sève du xylème. Ces modifications auraient pour conséquence la diminution de l'ouverture des stomates ou même la modification de sa sensibilité aux variations des facteurs ambiants (SCHULZE et al., 1988).

Dans le cas du palmier à huile, il n'existe pas de résultats sur les effets des modifications hormonales des tissus foliaires causées par le stress en eau. Cependant, il est possible que ces deux mécanismes,

métabolique et hydraulique, soient impliqués dans le contrôle de l'ouverture des stomates. Les effets du premier peuvent s'exercer même si l'on n'a pas noté de réductions importantes de l'hydratation des tissus des feuilles. En fait, il a été montré que durant la saison sèche, la fermeture des stomates du palmier à huile se produit bien avant que les humidités du profil du sol n'approchent du pF 4,2 (OLIVIN et OCHS, 1978 ; DUFRENE, 1989).

1.3- Effet du VPD sur la conductance stomatique:

Au Bénin, pendant les mois de pluviosité insuffisante, la carence hydrique peut être aggravée par la survenue de déficits de saturation en vapeur d'eau de l'air élevés, et il n'est pas rare que celle-ci cause la mort des palmiers (HOUSSOU, 1985).

Le suivi des ouvertures stomatiques dans l'essai PO-GP14 porte à croire qu'il y avait des différences de sensibilité au VPD parmi les différents matériels génétiques. Par conséquent, on a cherché à vérifier la réponse des stomates des différentes lignées face à des situations de déficit en saturation élevées, obtenues par la variation d'humidité de l'air à l'intérieur de la chambre d'assimilation.

Les figures 37 A-B illustrent respectivement les variations de l'assimilation nette (A) et de la transpiration (E) des folioles de la lignée 1 (L2TxD10D) dans des conditions de VPD élevé (≥ 2 kPa). Les deux taux décroissent linéairement avec l'augmentation du VPD, confirmant les résultats obtenus chez les plantes adultes de la même lignée par DUFRENE (1989). Selon ce dernier, les valeurs de VPD situées entre 1,0 et 2,0 kPa constituent une limite au-delà de laquelle les taux de photosynthèse et de transpiration sont fortement inhibés par la diminution de la conductance stomatique.

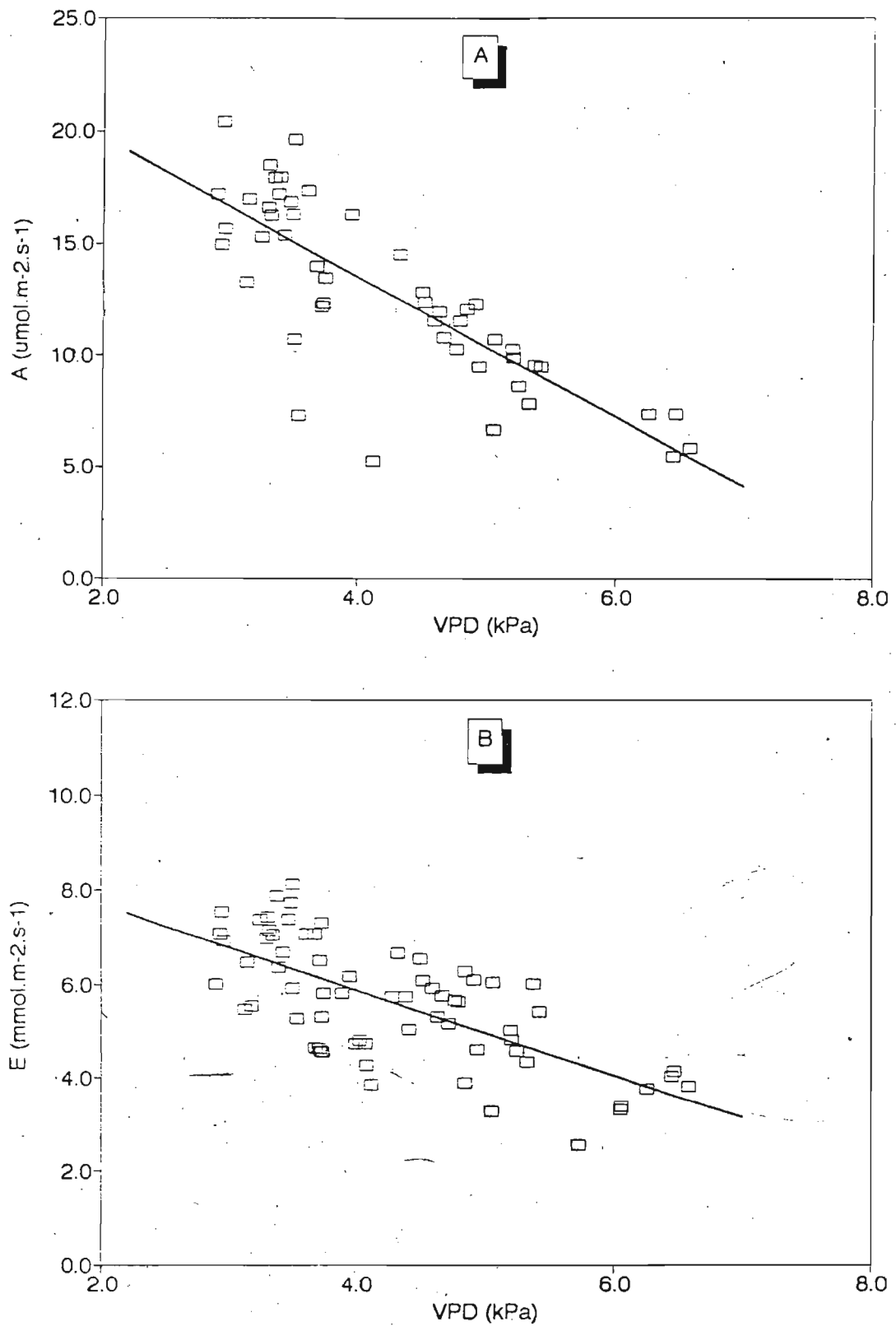


Figure 37(A-B): Assimilation nette (A) et transpiration (E) des folioles de plantes adultes de la lignée 1 (L2TxD10D) dans des conditions de $\text{VPD} \gg 2 \text{ kPa}$, $I_p > 600 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, température 30–36°C.

La diminution de la conductance stomatique est différente pour les quatre lignées examinées. Sur les figures 38(A-D), les courbes indiquent que chez les lignées 7 et 8, les stomates se ferment plus rapidement en conséquence de l'augmentation du VPD. En contrepartie, la fermeture des stomates de la lignée 1 et de la lignée la plus sensible (L25) est plus faible.

Les VPD auxquels les folioles ont été exposées sont élevés et presupposent des humidités relatives basses ($\leq 60\%$) dans les conditions de température locale. Ces humidités peuvent survenir de façon sporadique dans les conditions naturelles (harmattan), cependant, il est possible que le manque d'eau dans le sol et l'établissement consécutif de déficits hydriques internes renforcent les réponses des stomates liées à l'humidité de l'air.

1.4- Effets de la conductance sur l'assimilation nette et la transpiration:

Sur les figures 39 (A-D) et 40 (A-D) sont présentées les relations entre A, E et g_s chez les quatre lignées travaillées. Les courbes ont été ajustées statistiquement et les coefficients de corrélation peuvent être considérés comme élevés, à l'exception de la lignée 25 ($r=0,7395$), chez laquelle les valeurs de A obtenues pour des conductances supérieures à 6 mm.s^{-1} sont assez dispersées. On a utilisé tous les résultats obtenus à des intensités de radiation supérieures à $600 \mu\text{E.s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ et à des températures comprises entre 30 et 36°C. Une analyse plus détaillée a montré que la dispersion des points est probablement influencée par la variabilité existant parmi les individus et celle des conditions de champ. Bien que l'on ait utilisé des folioles choisies au centre de la feuille, on a parfois trouvé des valeurs de photosynthèse différentes pour une même

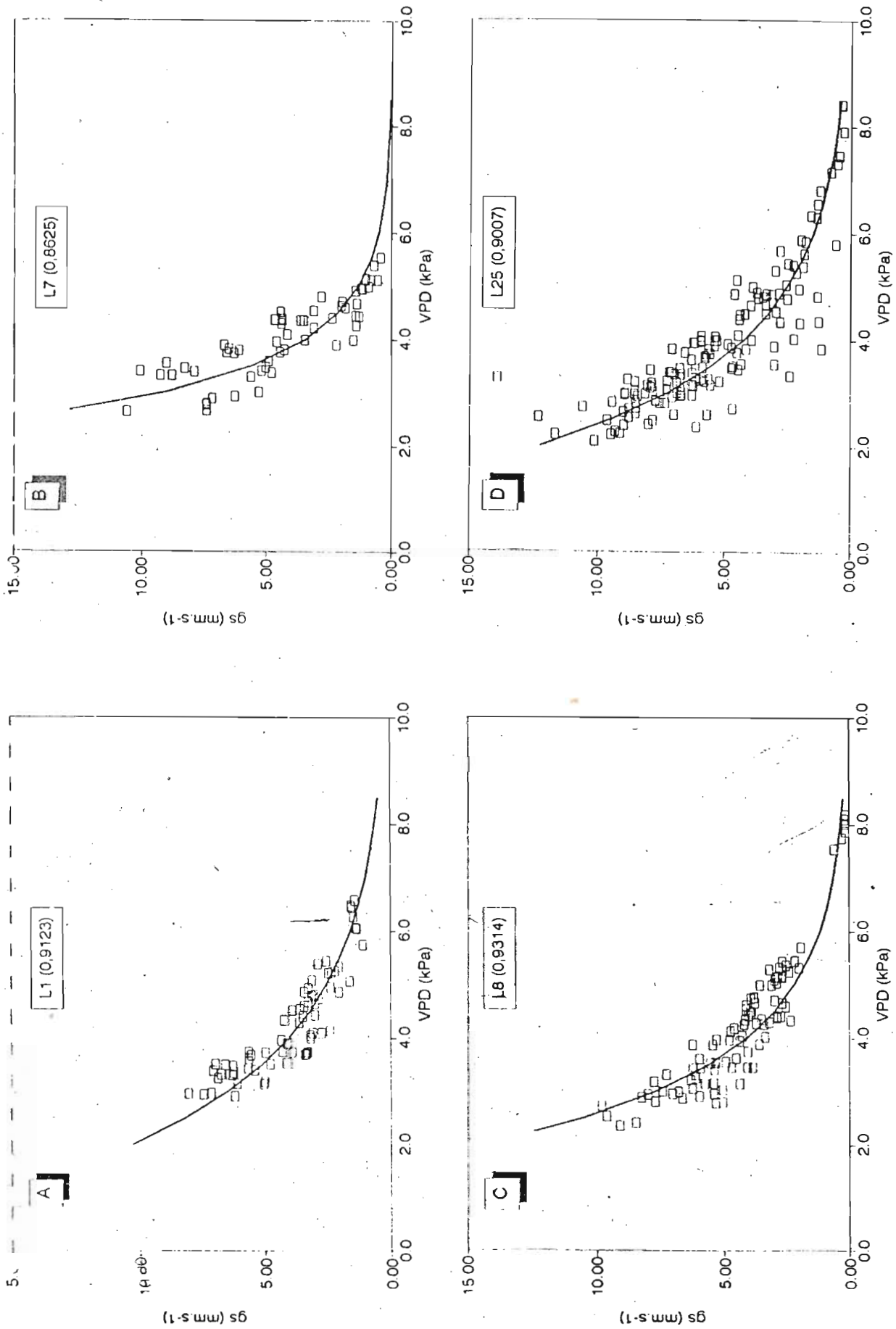


Figure 38(A-D): Effet du VPD sur la conductance stomatique des folioles de plantes adultes des lignées L1, L7, L8 et L25. $Ip > 600 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, température 30-36°C. Les coefficients de corrélation sont indiqués entre parenthèses.

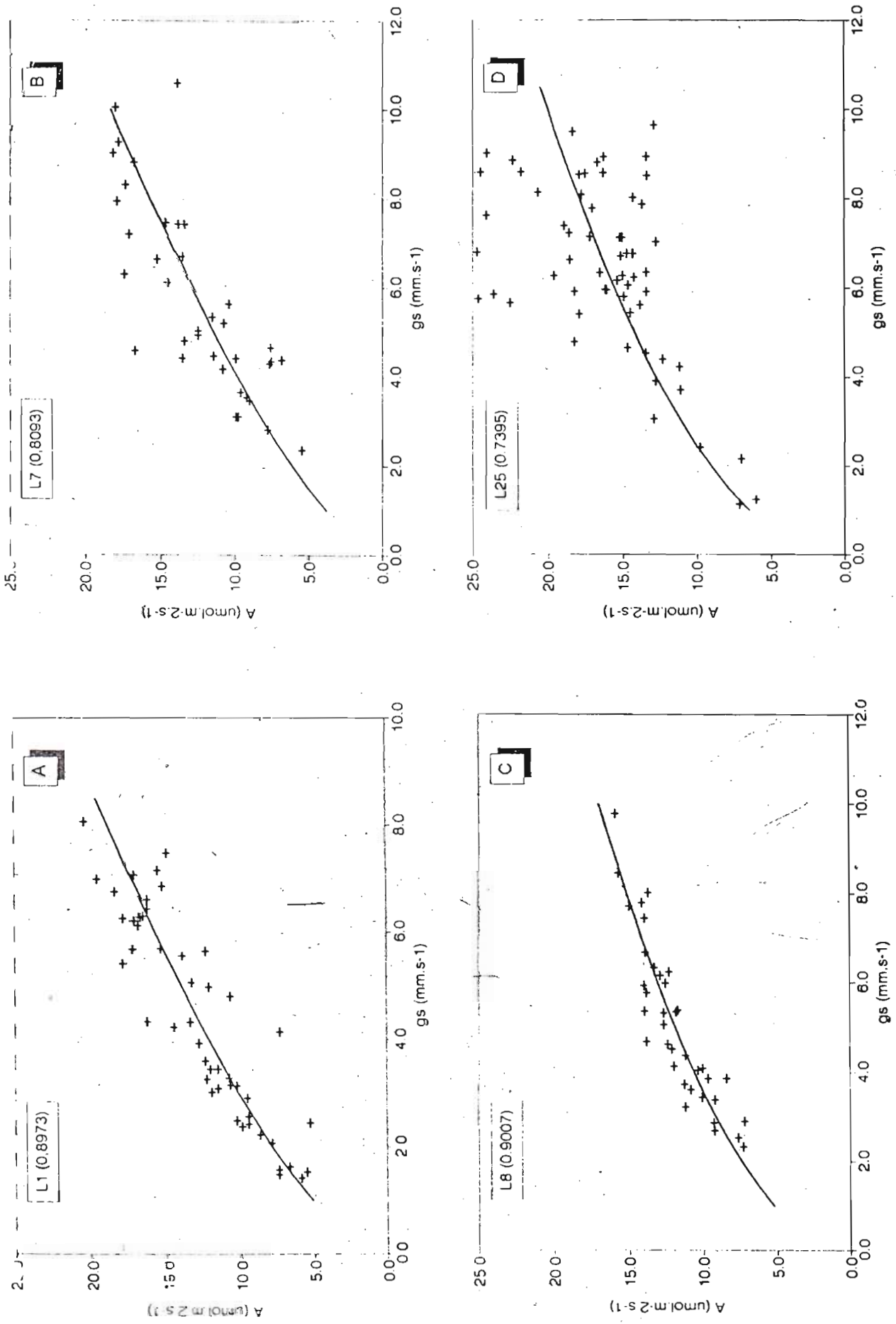


Figure 39(A-D): Relation entre la photosynthèse (A) et la conductance des folioles de plantes adultes des lignées L1, L7, L8 et L25. $r^2 > 600 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Température 30-36°C. Les coefficients de corrélation sont indiqués entre parenthèses.

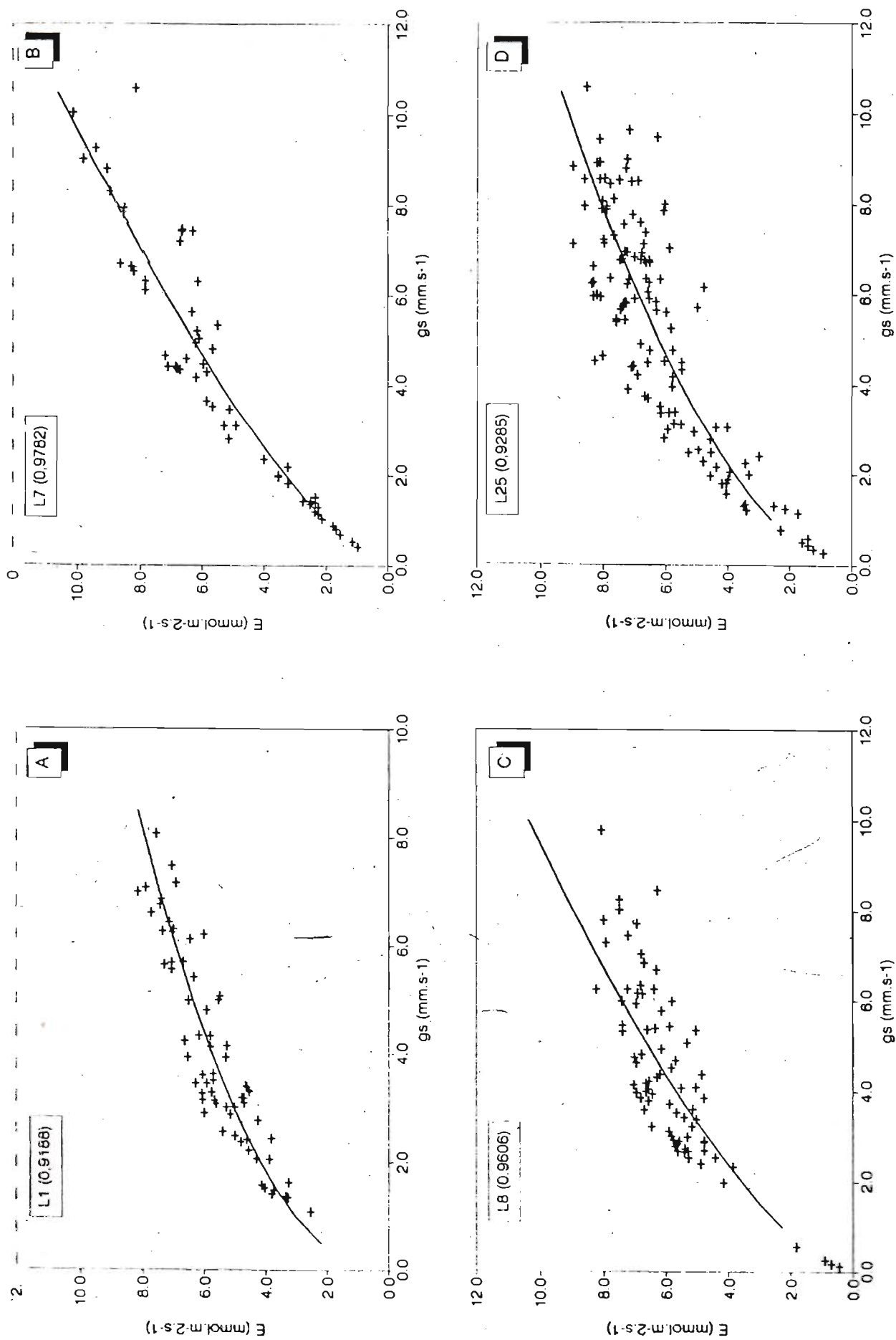


Figure 40(A-D): Relation entre la transpiration (E) et la conductance des folioles de plantes adultes des lignées L1, L7, L8 et L25. $Ip > 600 \mu E.m^{-2}.s^{-1}$. Température 30-36°C. Les coefficients de corrélation sont indiqués entre parenthèses.



valeur de conductance et de radiation. Un tel fait peut être attribué à des effets non stomatiques sur la photosynthèse.

Si l'on considère les courbes ajustées comme représentatives, les valeurs de A et E pour une conductance de 8 mm.s^{-1} ont été estimées et les résultats peuvent être vus dans le tableau XIV. Cette valeur de gs équivaut à l'ouverture journalière maxima obtenue chez des palmiers à huile et des cocotiers adultes dans des conditions de bonne disponibilité hydrique (BRACONNIER, 1988 ; DUFRENE, 1989).

Les valeurs de A sont équivalentes à celles obtenues par DUFRENE (1989) chez des palmiers de 11 ans ($17,5 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Cependant, les taux de transpiration des palmiers de notre essai PO-GP14 sont légèrement supérieurs. En considérant que dans le cas présent les mensurations ont été effectuées avec de l'air partiellement sec, ce qui a provoqué des VPD situées entre 2-3kPa, et bien que les mêmes mensurations aient été effectuées dans des conditions de déficience hydrique du sol, l'équivalence de ces résultats indique une adaptation des lignées aux conditions climatiques plus sèches.

2- Plantes jeunes:

2.1- Effet du potentiel hydrique et de la teneur relative en eau:

contrairement à ce qui a été observé chez les plantes adultes, la conductance stomatique des folioles des plantes jeunes présente une relation nette avec le potentiel hydrique foliaire et avec la teneur relative en eau.

Sur les figures 41 A-B, on peut voir les variations de gs en fonction de la réduction du potentiel hydrique foliaire pour les six lignées étudiées. Sur les courbes, qui ont été ajustées statistiquement, chaque point représente la moyenne de trois valeurs. Elles montrent que la

Tableau XIV: Valeurs des taux d'assimilation nette (A) et de transpiration (E) estimées pour une conductance (gs) de $8\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{PAR}>600\mu\text{E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$.
Température 30-36°C.

LIGNEE	A ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	A/E
L1	18.9	7.9	2.4
L7	15.8	8.8	1.8
L8	15.1	8.9	1.7
L25	18.0	8.1	2.2

Tableau XV: Valeurs des taux d'assimilation nette (A) et de transpiration (E) de plantes jeunes de différentes lignées.
Conditions: (gs) de $8\text{mm}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{PAR}>1200\mu\text{E}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$.
Température: 28-30°C.

LIGNEE	A ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	A/E
L1	10.23	2.40	4.3
L2	9.24	2.40	3.9
L3	10.42	2.45	4.3
L7	9.51	2.75	3.5
L8	9.63	2.30	4.2
L25	10.98	2.55	4.3

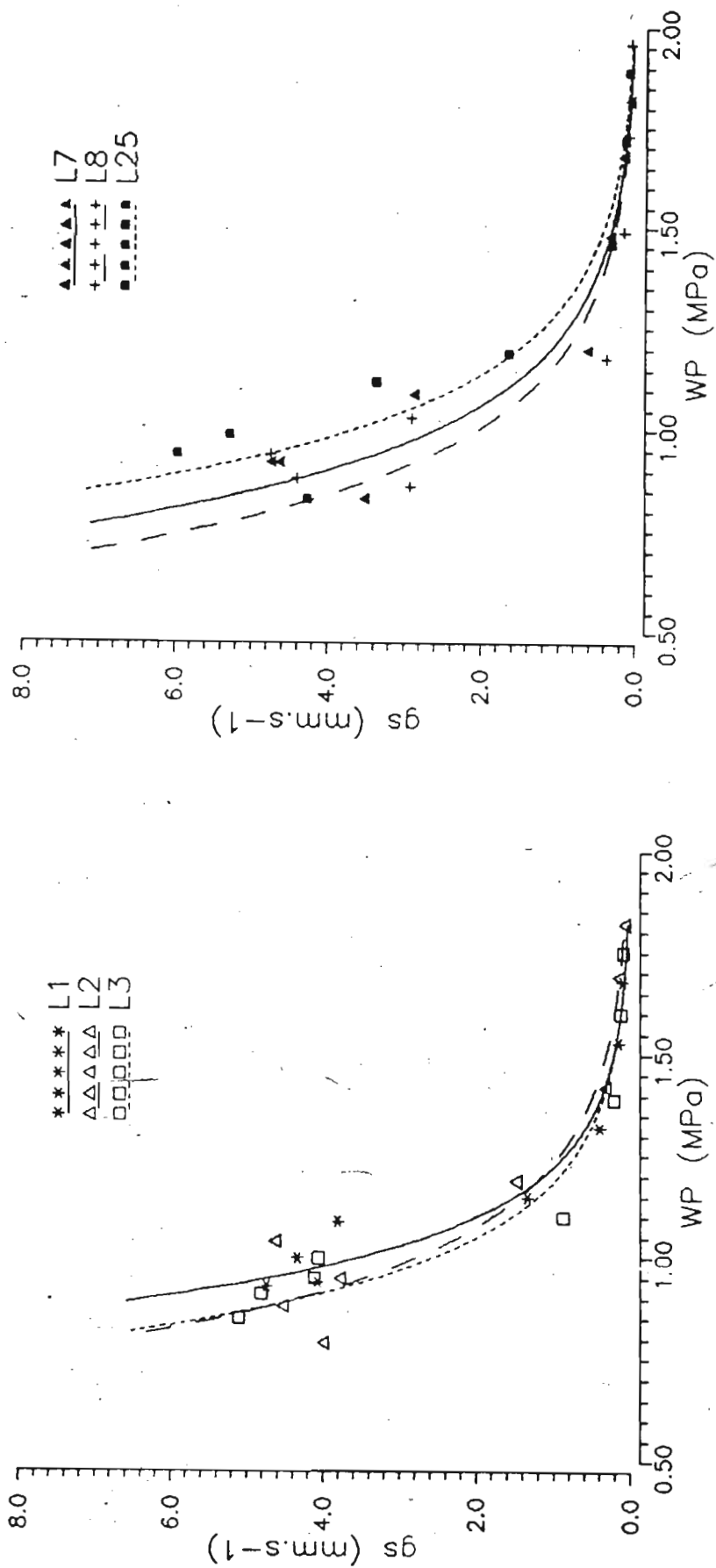


Figure 41(A-B): Variation de la conductance stomatique (gs) en fonction du potentiel hydrique (WP) des folioles de plantes jeunes de six lignées étudiées. $I_p \geq 1200 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, température 28-30°C.

réduction du potentiel, en dehors des valeurs comprises entre -0,8 et -1,0MPa, provoque la fermeture brutale des stomates.

On ne distingue pas nettement une valeur de potentiel hydrique limite à partir de laquelle les stomates se ferment. Ce type de réaction a été observé par d'autres auteurs, selon lesquels la conductance stomatique diminue pour ainsi dire de façon linéaire avec l'abaissement du potentiel hydrique et du potentiel de turgescence de la feuille (JONES et RAWSON, 1979 ; SOBRADO et TURNER, 1983b). Selon TURNER (1986), le taux de développement du stress conditionne l'existence ou non d'une valeur limite de potentiel hydrique pour le début de la fermeture des stomates. Ainsi, on obtient une relation du type sigmoïde dans les cas où la déficience hydrique s'installe rapidement, tandis que dans les cas où l'imposition du stress est plus lente, la relation entre le potentiel hydrique et la conductance tend à adopter une forme plus linéaire.

Chez toutes les lignées, la conductance atteint des niveaux minimaux à partir de -1,5MPa et devient pratiquement nulle bien avant d'atteindre un potentiel hydrique de -2,0MPa. Il est possible que cet effet soit dû à la réduction progressive de la turgescence des cellules des feuilles, étant donné que le point de plasmolyse initial des tissus foliaires de plantes hydratées et d'âge équivalent est obtenu dans la même zone (-1,50 à -1,67MPa).

Les résultats obtenus concordent en partie avec ceux d'ADJAHOUSSOU (1983). Selon cet auteur, chez les palmiers à huile jeunes, la conductance stomatique minimale ($0,02\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$), correspond à des potentiels situés entre -1,5 et -2,0MPa. Toujours selon ses résultats, la fermeture complète des stomates chez les lignées sensibles (S182K) surviendrait à des potentiels hydriques plus élevés que chez les plantes résistantes (LM1313, S99K, S100K).

Dans le cas présent, les deux lignées sensibles (L3 et L25) ont des comportements opposés. Chez la première (L3), la diminution de la conductance suit pour ainsi dire la même tendance que celle observée chez la lignée 2, laquelle est reconnue comme résistante dans des conditions de champ. En contrepartie, dans la zone d'inflexion des courbes (-1,0MPa), la lignée L25 (extrêmement sensible) présente des valeurs de conductance légèrement plus élevées que les autres.

La relation entre la conductance et la teneur relative en eau (fig.42 A-B) montre que, à partir d'une R^* de 88% (DH=12), l'ouverture stomatique devient minimale. Cette valeur coïncide également avec les teneurs relatives en eau au point de turgescence zéro, obtenues sur les courbes pression-volume (87,5-89,0%). Sur la 42A, on peut voir que les courbes ajustées pour les données des lignées L1, L2, et L3 se confondent pratiquement. Le même phénomène se vérifie sur la figure 42B entre les lignées L7 et L25.

Parmi toutes les lignées, seule la L8 a un comportement différencié. Chez celle-ci, la conductance diminue de façon considérable par l'effet d'un déficit hydrique des tissus de l'ordre de 10%.

Pris ensemble, les résultats de l'analyse du comportement stomatique des palmiers à huile jeunes ne présentent pas de réponses cohérentes avec les caractéristiques de tolérance ou de sensibilité constatées dans les expériences de champ. Il faut se souvenir que les mesures ont été effectuées chez des palmiers soumis à un seul cycle de déficit hydrique. Apparemment, il existe un lien entre la turgescence des cellules des feuilles et l'ouverture des stomates. Par conséquent, il est possible que l'imposition de cycles de stress répétés rende possible le développement de mécanismes tels que la régulation osmotique, lesquels à leur tour peuvent modifier les réponses stomatiques.

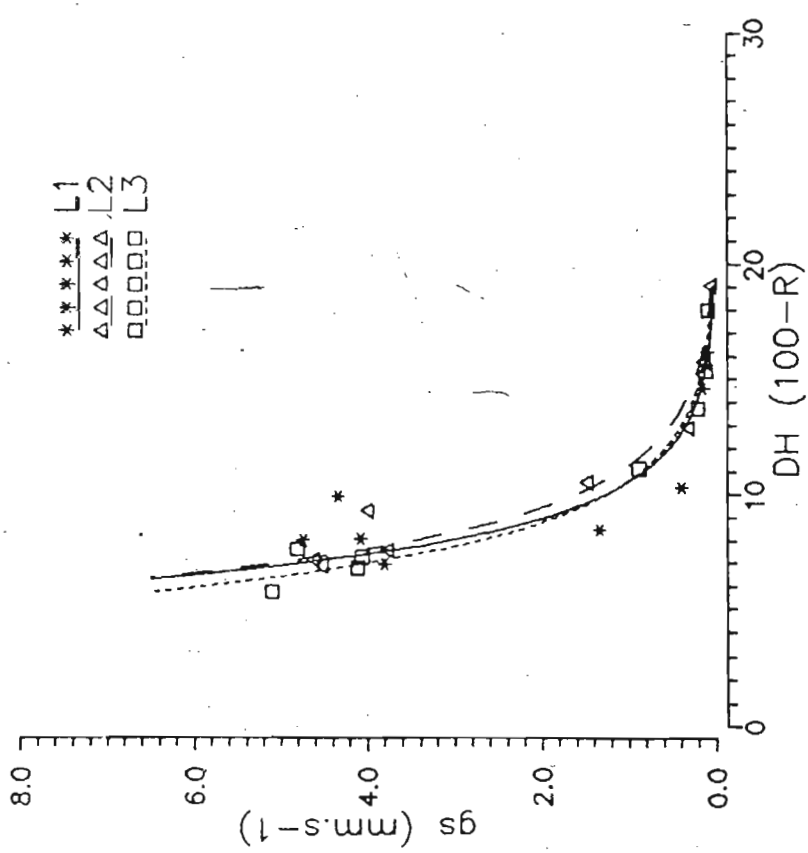
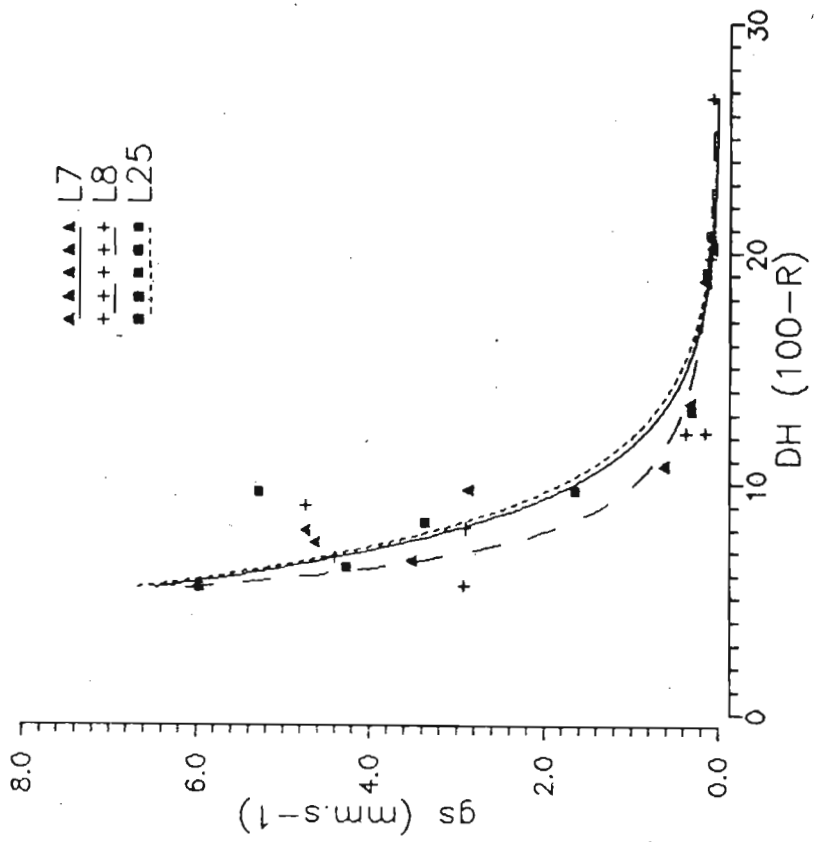


Figure 42(A-B): Variation de la conductance stomatique (gs) en fonction du déficit hydrique (100-R*) des folioles de plantes jeunes de six lignées étudiées. $I_p \gg 1200 \mu E.m^{-2}.s^{-1}$, température 28-30°C.

2.2- Effet du déficit hydrique sur la photosynthèse et la transpiration:

Dans les conditions du présent essai, tant la photosynthèse que la transpiration des différentes lignées ont été affectées de façon semblable par la réduction du potentiel hydrique de la feuille.

Ceci peut être constaté sur les figures 43(A-B) où sont représentés les résultats obtenus avec les plantes de matériels qui contrastent nettement avec les lignées L1 (tolérante et productive), L7 (extrêmement tolérante mais peu productive) et L25 (extrêmement sensible et bonne productrice). On peut noter que la déficience en eau affecte plus la transpiration que la photosynthèse. Dès lors que les deux processus sont fondamentalement conditionnés par la conductance stomatique, cette réponse confirme les résultats obtenus chez des palmiers à huile adultes par DUFRENE (1989), résultats selon lesquels la diminution de la conductance peut réduire plus fortement la transpiration que la photosynthèse dans les conditions de VPD inférieure à 1,7kPa.

Les figures 44(A-B) et 45(A-B) montrent respectivement les taux de photosynthèse (A) et de transpiration (E) obtenus pour différentes valeurs de conductance. Les courbes ont été ajustées statistiquement et le tableau XV récapitule les valeurs de A et de E calculées pour une valeur de $g_s = 8 \text{ mm} \cdot \text{s}^{-1}$.

Chez les palmiers adultes (Tableau XIV), on note clairement que les lignées L1 et L25 ont une plus grande "efficacité transpiratoire" (TURNER, 1986), donc l'assimilation photosynthétique est plus élevée que chez les autres, alors que les taux de transpiration sont pratiquement les mêmes pour toutes les lignées. Les valeurs de A/E des lignées L1 et L25 sont nettement plus élevées (2,4 et 2,2) que ceux des lignées L7 et L8 (1,8 et 1,7 respectivement). Par contre, dans le cas des plantes jeunes, ces différences sont moins nettes (Tableau XV). Il faut ressauter que les

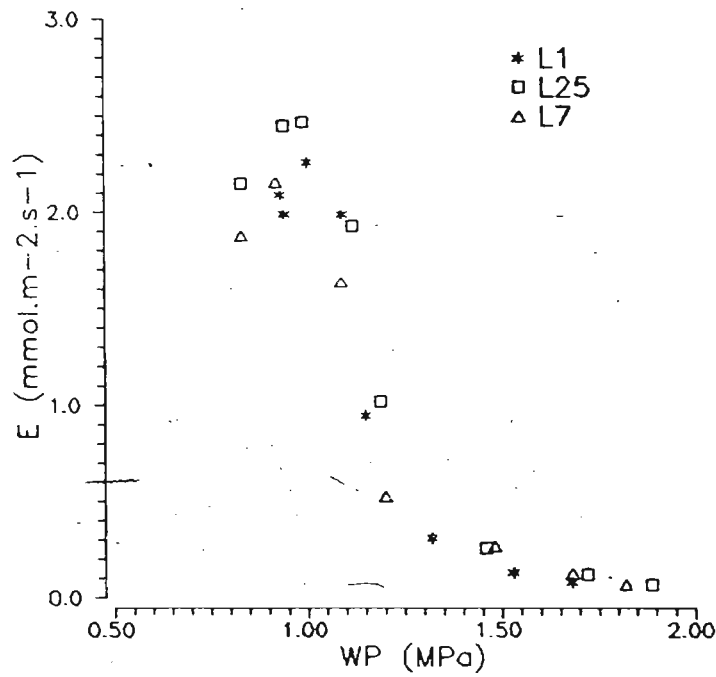
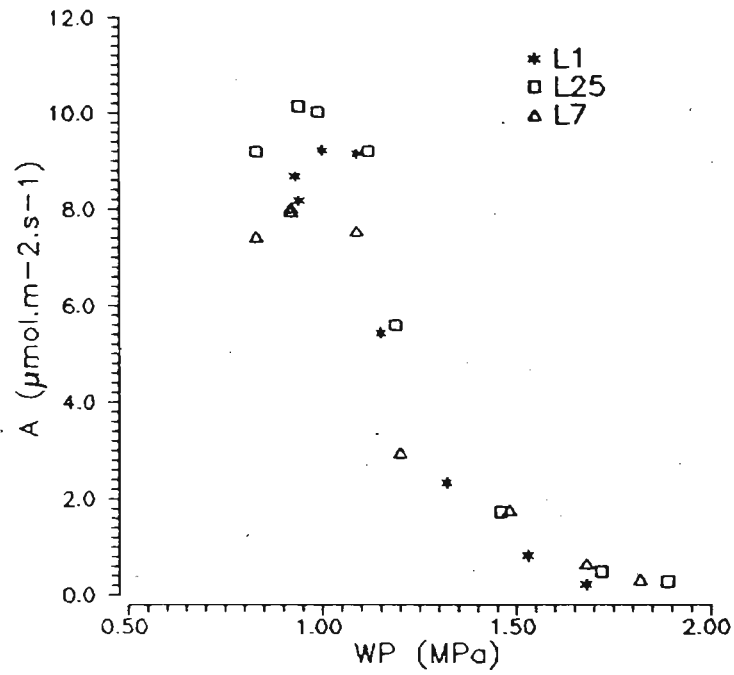


Figure 43(A-B): Effet de la baisse du potentiel hydrique sur la photosynthèse (A) et sur la transpiration (E) de trois lignées de palmiers à huile jeunes. Explications données dans le texte.

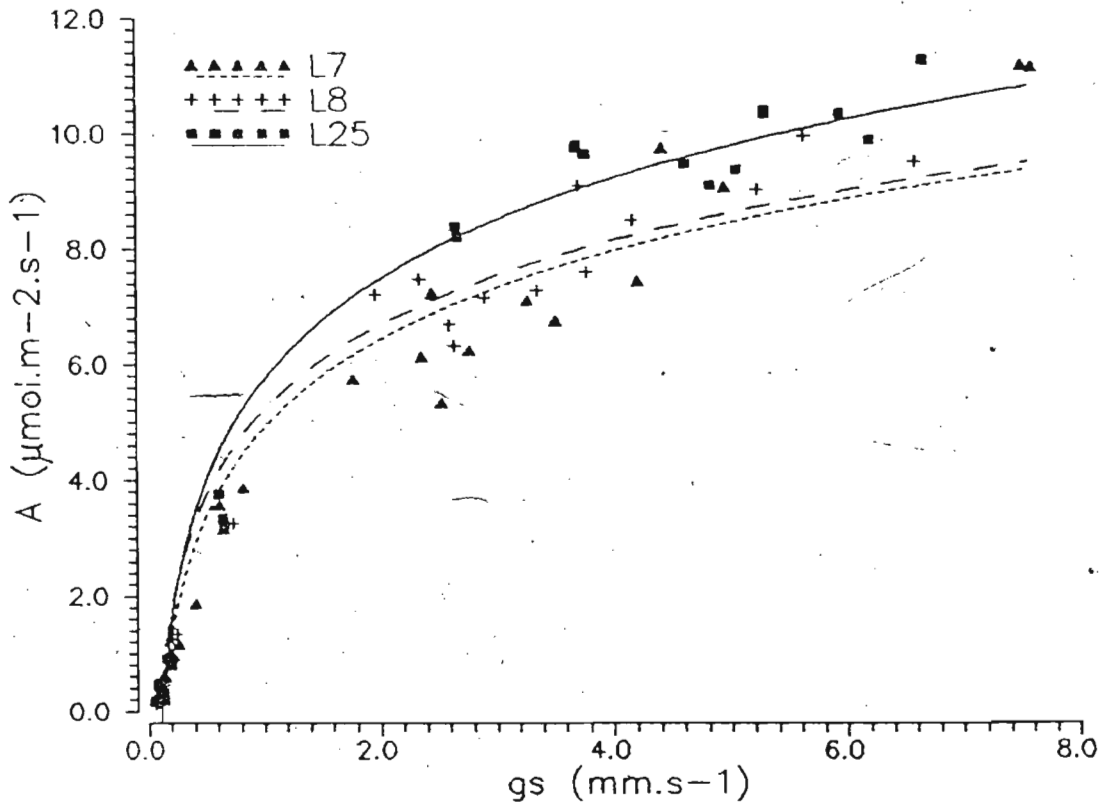
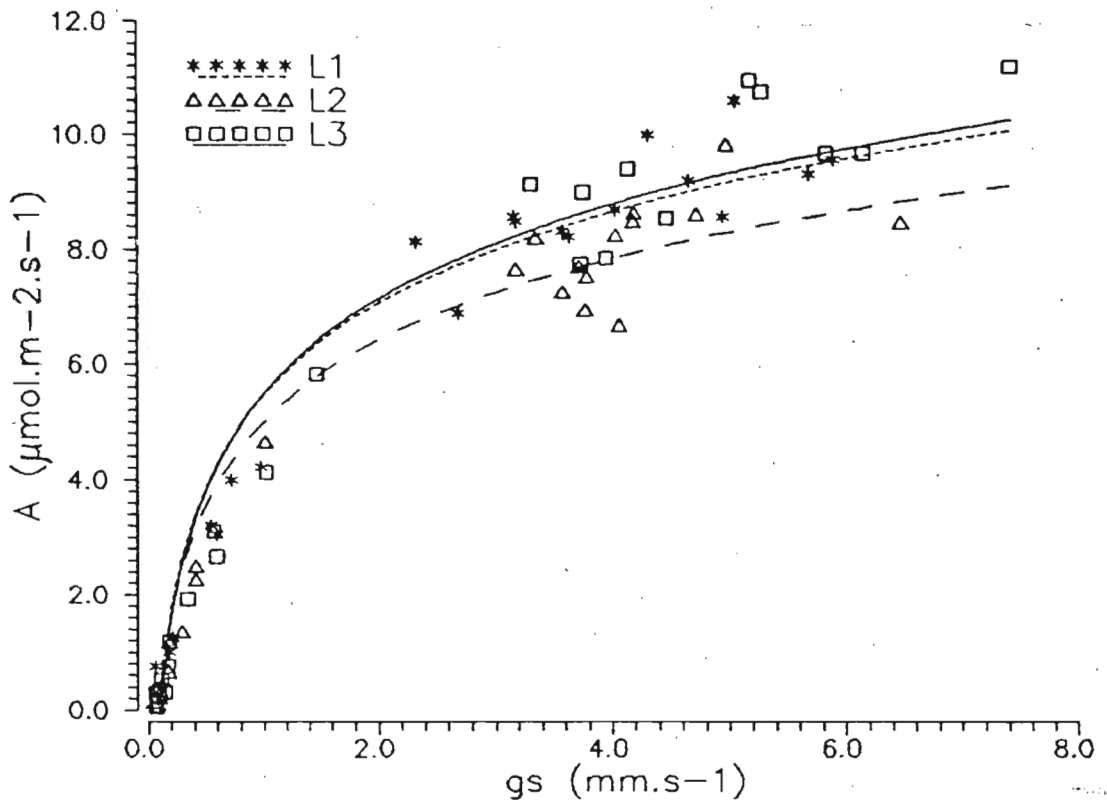


Figure 44(A-B): Variation de l'assimilation nette (A) en fonction de la conductance stomatique des folioles de six lignées de palmiers à huile jeunes. $\text{VPD} < 2\text{kPa}$, $I_p: 1200-1400\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. Température 28-30°C.

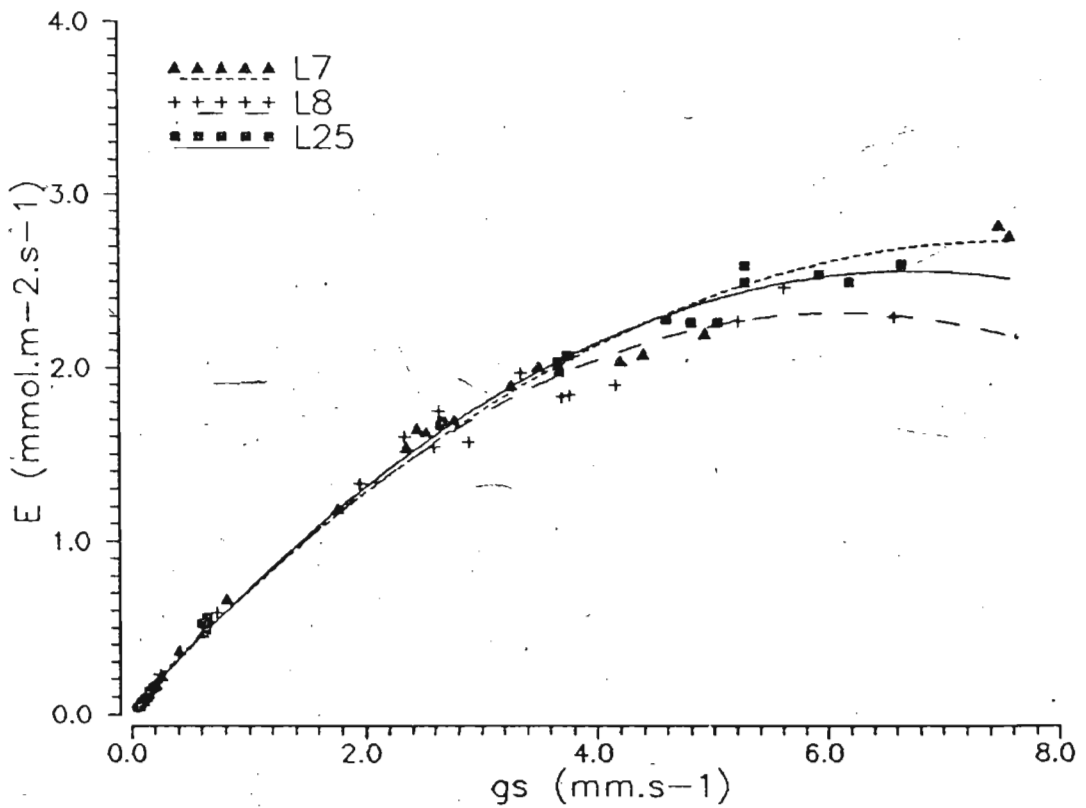
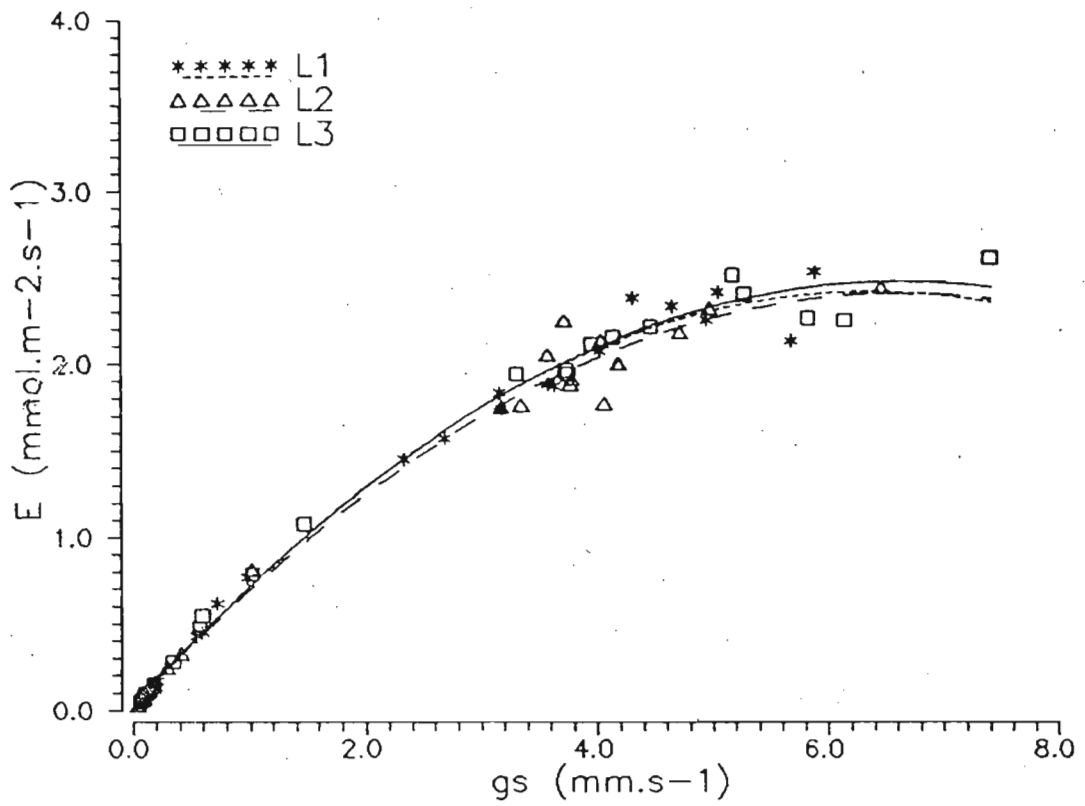


Figure 45(A-B): Variation de la transpiration (E) en fonction de la conductance stomatique des folioles de six lignées de palmiers à huile jeunes. $\text{VPD} < 2 \text{ kPa}$, $I_p: 1200-1400 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.
Température 28-30°C.

plantes jeunes sont restés pendant un temps considérable dans la serre où les conditions d'éclairement n'étaient pas semblables à celles de l'extérieur (50% du rayonnement total). Ce fait, peut réduire les différences de potentiel photosynthétique entre les hybrides.

Les lignées L1 et L25, ont une bonne productivité dans les conditions de champ, mais présentent une mortalité allant de moyenne (L1) à élevée (L25) en périodes de sécheresse. Par conséquent, la résistance serait liée à divers autres facteurs en dehors de l'efficacité de l'utilisation d'eau, que néanmoins mérite d'être évaluée sur des plantes jeunes dans des conditions plus réelles.

IV- Conclusions:

Les résultats obtenus amènent les conclusions suivantes:

a- Plantes adultes:

- Dans les conditions dans lesquelles ont été exécutées les mesures, l'ouverture des stomates s'est avérée indépendante du potentiel hydrique total et de la teneur relative en eau des folioles. La réaction stomatique semble être plus liée à l'hydratation des tissus de l'épiderme qu'à ceux du mésophylle, étant donné que, dans des conditions d'humidité élevée de l'air, les stomates peuvent rester ouvertes même lorsque le potentiel hydrique de la foliole atteint des valeurs situées dans la tranche allant de -1,8 à -2,0MPa et que la teneur relative en eau tombe à des pourcentages situés entre 86 et 88%. Cependant ils se ferment rapidement et demeurent fermés (même avec WP et R* élevés) dans des conditions qui conduisent à un développement rapide de déficits hydriques chez la plante dû à des VPD élevés, à un épuisement de la réserve d'eau des couches superficielles du sol (où l'on trouve la plus grande partie des racines) ou aux deux.

- La conductance stomatique est influencée par le VPD et; au moins dans des conditions de déficits élevés ($VPD \geq 2kPa$), l'intensité de cette réponse semble être caractéristique de chaque lignée. Ainsi, chez les lignées résistantes, l'ouverture stomatique peut accompagner plus efficacement les variations de l'humidité de l'air, réduisant la perte en eau pendant les heures de plus grande demande ambiante.

- Les taux d'assimilation nette trouvés sont équivalents à ceux obtenus dans d'autres travaux, mesurés chez des palmiers cultivés sans restriction hydrique (Côte d'Ivoire). Ceci suggère une adaptation du matériel génétique aux conditions de déficience en eau.

- Les valeurs de photosynthèse maximales sont cohérentes avec les différences de potentiel productif trouvées parmi les hybrides testés dans les conditions du Bénin. Par conséquent, la productivité moindre (tonne de régimes $ha^{-1}.année^{-1}$) obtenue dans les essais au champ est due à l'action de la sécheresse sur d'autres facteurs tels que la sexualisation, l'avortement et la perte de régimes.

b- Plantes jeunes:

- La conductance stomatique est influencée par la modification du potentiel hydrique total des tissus de la feuille, diminuant rapidement à partir de potentiels situés entre $-0,8$ et $-1,0MPa$.

- L'ouverture des stomates semble être régulée par les variations de turgescence des tissus de la feuille. En fait, il y a coïncidence entre les valeurs de potentiel hydrique et R^* chez lesquelles la conductance devient nulle, et celles qui correspondent au point de plasmolyse initial estimées sur les courbes pression-volume.

- Le comportement stomatique des palmiers à huile jeunes ne permet pas de prévoir la tolérance ou la sensibilité à la sécheresse présentée par les mêmes matériels adultes dans les conditions de champ. Par conséquent, en considérant les taux d'assimilation nets comme indicateurs du futur potentiel productif, les résultats suggèrent que, dès le stade de plantes jeunes (palmiers de 9-12 mois), les lignées les plus productives ont une photosynthèse plus élevée.

Il est possible que pendant le développement du palmier à huile, des modifications anatomiques interviennent au niveau de l'épiderme et des autres tissus des folioles, qui fassent que les réponses à la déficience hydrique des plantes jeunes et adultes d'un même matériel génétique soient différentes.

CONCLUSION GENERALE:

Le présent travail constitue un premier effort en vue de vérifier si quelques-unes des réponses à la déshydratation qui ont été obtenues principalement chez des plantes jeunes présentent une correspondance chez les mêmes matériels génétiques au stade adulte. Les paramètres évalués au cours des actions de recherche ont été sélectionnés parmi les réponses les plus prometteuses mises en évidence dans un travail précédent (ADJAHOUSSOU, 1983), actions cependant exécutées à une plus grande profondeur et en utilisant des lignées plus intéressantes du point de vue du programme d'amélioration du matériel génétique du palmier à huile.

L'étude du système racinaire des lignées sensibles et résistantes a été effectuée avec pour objectif de vérifier s'il y aurait des différences, principalement dans sa distribution en profondeur, qui justifient son comportement pendant les périodes sèches. Cependant, les résultats ont montré que:

- Chez toutes les lignées, la plus grande partie (50%) des racines absorbantes (RII+RIII+RIV) se situe entre 0 et 90cm de profondeur.
- Les lignées considérées comme sensibles (L3 et L25) ont leur système racinaire superficiel moins développé que les autres.
- En ce qui concerne la distribution en profondeur, seule la lignée L7 présente un système racinaire mieux développé et mieux équilibré.
- Bien qu'ils soient préliminaires, les résultats suggèrent que l'utilisation de l'eau dans le profil racinaire est différente parmi les lignées. La L25 (sensible) utilise plus l'eau des couches superficielles du sol, tandis que la L7 provoque un épuisement plus uniforme dans tout le profil, ce qui porte à croire qu'elle possède une plus grande capacité d'utilisation de l'eau disponible.

- Bien qu'il soit prouvé que le palmier à huile est capable de mobiliser l'eau des couches les plus profondes du sol (inférieures à 200cm), les résultats obtenus ne montrent pas de différences marquantes quant à la distribution du système racinaire qui justifient la tolérance ou la sensibilité des lignées.

L'analyse des caractéristiques de rétention d'eau des tissus foliaires montrent que:

- Les courbes de rétention d'eau dans les tissus foliaires des plantes adultes ne présentent pas de différences qui coïncident avec la tolérance des lignées testées. Ainsi, la courbe obtenue pour les tissus de la lignée 25 (sensible), coïncide avec celle de la lignée 8 (tolérante).

- Les résultats des courbes pression-volume mettent en évidence que la quantité d'eau apoplastique dans les tissus foliaires des palmiers à huile adultes est importante, et aussi que les caractéristiques des tissus des folioles des plantes adultes diffèrent de façon significative de celles des plantes jeunes. Comparés aux résultats obtenus chez les autres espèces citées dans la littérature, on voit que les teneurs relatives en eau des tissus foliaires du palmier à huile au point de turgescence zéro sont très élevées.

- Les potentiels de turgescence s'annule pour des teneurs relatives en eau situées autour de 90%, cette caractéristique est influencée par l'âge du palmier et par la façon dont le déficit hydrique est imposé.

- Chez les palmiers jeunes, le nombre, l'intensité et la durée des cycles d'assèchement altèrent les relations entre le potentiel hydrique et la teneur relative en eau des tissus foliaires. La modification des valeurs telles que le potentiel osmotique à pleine turgescence, du potentiel et de la teneur relative en eau au point de turgescence zéro par l'effet du stress, confirment l'existence d'une adaptation osmotique chez ces tissus.

En ce qui concerne l'accumulation des solutés, on peut dire que:

- Chez les folioles de palmiers jeunes, les composés osmotiquement actifs qui sont modifiés de façon plus significative par la sécheresse sont les sucres solubles totaux. L'augmentation des teneurs de ces substances semble venir principalement de l'hydrolyse des réserves d'amidon localisées. Etant liés au phénomène d'osmorégulation, le type et le nombre de cycles de stress peuvent modifier les réponses des lignées quant à cette caractéristique. Ainsi, il n'y a que dans le cas d'un cycle de stress long que l'on puisse obtenir une réponse différenciée parmi les lignées, en constatant que les plus sensibles accumulent moins de sucres dans les tissus de feuilles.

- Même dans des conditions normales, les plus grandes quantités de sucres solubles et d'amidon se trouvent dans les tissus méristématiques et dans le stipe. La sécheresse provoque l'hydrolyse de l'amidon dans la plante entière, et l'accumulation de sucres solubles dans les tissus des régions méristématiques favorisent sa régulation osmotique en aidant au maintien de son intégrité même dans des conditions de sécheresse sévères. La régulation osmotique fait que l'apex est plus compétitif pour l'eau comparé aux autres parties du végétal. Ainsi, la fonction fondamentale de l'hydrolyse des réserves de sucres dans le stipe et dans le méristème doit être principalement celle de conserver la turgescence et son intégrité durant les périodes sèches dont dépend la survie de l'arbre.

L'application de deux méthodologies pour évaluer la résistance protoplasmique des tissus foliaires au dessèchement montre que:

* Méthode utilisant le PEG 600:

- La déshydratation provoque des dégâts, tant chez les plantes jeunes que chez les adultes. Les différences entre les pourcentages de dégâts dans les tissus des différentes lignées sont statistiquement significatifs, mais cependant quantitativement moindres chez les tissus foliaires des plantes adultes.

- Les résultats obtenus par la déshydratation des tissus de plantes jeunes avec le PEG ne sont pas cohérents avec les réponses des tissus des plantes adultes des lignées correspondantes soumis au même type de traitement. Comme exemple, on peut citer la lignée 25 (sensible) qui, par rapport aux autres, présente les taux de dommage les plus élevés dans sa phase jeune et le taux le plus faible dans sa phase adulte.

* Méthode de la perte d'eau naturelle:

- Cette méthodologie rend possible une meilleure appréciation de l'évolution des dommages face à l'augmentation du déficit hydrique interne des tissus. Elle simule également mieux les conditions naturelles puisque les effets secondaires du PEG sont éliminés.

- La quantité de dégâts augmente de façon linéaire avec la diminution de la teneur relative en eau, mais il existe une valeur limite du potentiel hydrique à partir de laquelle les dégâts augmentent rapidement.

- Le commencement des dégâts dans les membranes est obtenu à des teneurs relatives en eau encore élevées (90%) et à des valeurs de potentiel hydrique qui coïncident avec celles trouvées au point de plasmolyse initial. A une même valeur de R^* (70%), les dégâts sont plus prononcés chez les tissus foliaires des plantes jeunes.

- Bien que l'on n'ait pas trouvé de correspondance entre les résultats obtenus avec des tissus foliaires de plantes jeunes et adultes d'une même lignée, à l'état adulte, les cellules des tissus foliaires des lignées tolérantes ont une plus grande résistance à la sécheresse.

Enfin, on peut dire que, chez les tissus foliaires, les réponses aux processus physiologiques influencés par le changement de turgescence, suivant le déficit hydrique, peuvent varier selon l'âge des palmiers, les conditions de culture et, chez les plantes adultes, peut-être même selon les conditions climatiques qui existent pendant la longue ontogenèse des feuilles.

Les plantes jeunes utilisées dans la présente étude ont été cultivées en pépinière dans des conditions d'irrigation et d'alimentation minérale optimales, tandis que les palmiers adultes ont souffert de l'effet de cycles périodiques de sécheresse.

Dès lors que la résistance protoplasmique des tissus de la feuille n'explique pas la résistance globale de la plante, sa contribution serait de maintenir l'intégrité des tissus chlorophyllés même dans des conditions de déficits hydriques internes accentués, permettant la reprise du phénomène d'assimilation photosynthétique aussi longtemps que les conditions du milieu le permettent.

L'analyse des échanges de CO_2 et de vapeur d'eau des plantes adultes et jeunes soumises au stress montre que:

- Chez les plantes adultes, l'ouverture stomatique est influencée par les variations de l'humidité de l'air et, à l'intérieur de certaines limites, semble être indépendante du potentiel hydrique total et de la teneur relative en eau de la foliole. Par conséquent, les réactions des stomates peuvent être plus liées aux conditions d'hydratation de l'épiderme qu'à celles du mésophylle. Cependant, chez les plantes jeunes, la conductance diminue rapidement lorsque le potentiel hydrique des folioles baisse au-dessous de valeurs comprises dans la tranche allant de -0,8 et -1,0MPa, et devient nulle pour des potentiels et des teneurs relatives en eau qui correspondent au point de turgescence nulle des tissus. Ceci porte à croire que dans ce cas, l'ouverture stomatique dépend de l'état de turgescence des tissus de la foliole.

- Les stomates des plantes adultes résistantes sont plus sensibles au VPD. Pourtant, cette caractéristique ne se vérifie pas chez les plantes jeunes des lignées correspondantes.

- Bien qu'elles aient été mesurées dans des conditions d'alimentation hydrique déficiente, les valeurs de photosynthèse maximales des plantes

adultes sont comparables à celles obtenues dans des conditions climatiques plus favorables.

- Pour une même valeur de conductance, les lignées les plus productives ont des taux d'assimilation plus élevés et des taux de transpiration comparables aux autres. Cette tendance est déjà constatée au stade jeune et, par conséquent, elle est une caractéristique intéressante à évaluer dans un programme de sélection.

La résistance à la sécheresse est un phénomène complexe issu de diverses réactions du végétal, lesquelles apparaissent de façon multiple et intégrée. Dans le cas d'une plante à cycle long telle que le palmier à huile, il est possible que pendant sa croissance et son développement, sous des pressions ambiantes, des changements morpho-physiologiques se produisent qui rendent possible l'extériorisation des mécanismes capables d'offrir une plus grande tolérance à la déficience hydrique.

La preuve en est les différences sensibles trouvées parmi les folioles de palmiers jeunes et adultes quant à leurs paramètres physico-hydriques. Ces différences peuvent avoir fait que les quelques réponses positives de tests précoces de résistance à la sécheresse obtenues jusqu'à aujourd'hui, aient été tout au plus fortuites.

PERSPECTIVES:

Les résultats obtenus commencent à peine à combler l'importante lacune existante en ce qui concerne la compréhension des réactions du palmier à huile à la sécheresse en conditions naturelles. On peut dire que cette espèce présente un type de tolérance basée sur le maintien des potentiels hydriques et des teneurs relatives en eau élevées dans ses tissus.

Par conséquent, la plante compte sur des réactions stomatiques sensibles à la variation du déficit hydrique interne causées par l'augmentation du VPD, par la diminution de la quantité d'eau disponible dans le sol, ou par les deux. L'hydrolyse de l'amidon, et l'augmentation des sucres solubles qui en résulte favorise l'adaptation osmotique de tous les tissus de la plante et, principalement, dans la zone méristématique. Ceci fait que l'absorption d'eau (par les parties profondes du système racinaire) est maintenue, ce qui compense les pertes par la transpiration cuticulaire de la grande surface foliaire qui reste attachée à l'arbre pendant la période sèche et qui, par conséquent, maintient la turgescence des tissus.

Avec le développement toujours plus important des embolies dans les vases du xylème, le méristème et les régions sous-jacents encore en cours de développement perdent la turgescence et l'apex ploie sous l'effet mécanique du poids du bouquet foliaire.

Ce modèle, bien qu'assez simplifié, essaie d'interpréter en termes physiologiques les effets d'une carence hydrique accentuée capable de provoquer des dégâts chez les palmiers adultes. Par lui, il est possible de

voir le nombre et la complexité des facteurs concernés, qui nous sont jusqu'à ce jour encore pratiquement inconnus.

Un facteur que l'on doit prendre en compte est le fait que les mécanismes qui confèrent la tolérance semble se développer parallèlement à la croissance du palmier. Un aspect que l'on peut exploiter est l'étude anatomique détaillée des folioles des plantes à divers âges, afin de mettre en évidence les caractéristiques possibles de la cuticule et des stomates chez différentes lignées à différents stades de développement. Ces travaux doivent s'accompagner d'une analyse du transport de l'eau vers l'intérieur de la foliole et de ses implications dans l'économie hydrique de la plante. Les résultats pourraient confirmer si la différence de sensibilité des stomates parmi les lignées est due à des causes anatomiques.

Nous n'avons connaissance d'aucun résultat pour ce qui est des réponses hormonales des racines, des folioles et de l'apex méristématique, provoquées par la variation de turgescence dans les tissus du palmier à huile. Cependant, à l'instar d'autres plantes, ces modifications peuvent avoir un rôle décisif dans la survie des palmiers.

L'adaptation osmotique des tissus doit être exploitée de façon plus approfondie, en s'accompagnant de façon plus détaillée de l'effet de l'accumulation de sucres dans le maintien de la turgescence. Du moins apparemment, l'effet le plus important de l'hydrolyse des réserves en amidon est de réguler osmotiquement les tissus et non d'éviter l'"inanition" ou une hypothétique "faim de carbone".

Il serait également recommandé de faire une étude plus détaillée et plus systématique de l'épuisement de l'eau du sol couvert par les différentes lignées et des ouvertures stomatiques correspondantes.

Dans les essais effectués chez des plantes jeunes, le traitement de la sécheresse doit être fait en cycles longs et répétés, afin de rendre

possible l'extériorisation du potentiel d'adaptation des différentes lignées.

Par conséquent, la compréhension des réactions des plantes adultes à la sécheresse pourrait orienter de façon plus efficace la recherche de caractéristiques différenciées encore au stade jeune.

BIBLIOGRAPHIE

- ADJAHOUSSOU F.D., 1983 - Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse Doct. d'Etat, Univ. Paris VII, 31 tabl., 39 fig., 203 pp.
- ASHWELL G., 1957 - Colorimetric analysis of sugars. In: Methods in Enzymology. COLOWIK et KAPLAN ed. vol.III, Academic Press, New York.
- BACHY A., 1964 - Tropisme racinaire du palmier à huile. *Oléagineux* 19(11):684-685.
- BARLOW E.W.R., MUNNS R.E., BRADY C.J., 1980 - Drought responses of apical meristems. In: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. N.C. TURNER et P.J. KRAMER eds. Wiley & Sons. pp191-205.
- BEADLE C.L., LUDLOW M.M. et HONEYSETT J.L., 1985 - Water Relations. In: Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. 2nd Edition. J. COOMBS, D.O. HALL, S.P. LONG et J.M.O. SCURLOCK eds. Pergamon Press. pp50-60.
- BENARD G. et DANIEL C., 1971 - Economie de l'eau en jeunes palmeraies sélectionnées du Dahomey. Castration et sol nu. *Oléagineux* 26:225-232.
- BLUM A., 1984 - Breeding crop varieties for stress environments. C.R.C. Critical Reviews in Plant Sciences. 2(3):199-238.
- BOLLE-JONES E.W., 1968 - Variations of chlorophyll and soluble sugar in oil palm leaves in relation to position, time of day and yield. *Oléagineux*, 23(8/9):505-511.

- BRACONNIER S., 1988 - Physiologie de la nutrition en chlorure chez le palmier à huile et le cocotier. Thèse Doct. ès Sciences, Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations. Univ. Sci. Tech. du Languedoc. Acad. Montpellier. 206p.
- BREDAS J. et SCUUVIE L., 1960 - Aperçu des influences climatiques sur les cycles de production du palmier à huile. Oléagineux 15(4):211-222.
- BROEKMANS A., 1957 - Growth, flowering and yield of the oil palm in Nigeria. J. W. Afric. Inst. for Oil Palm Res., 2(7):187-220.
- CATSKY J., 1974 - Water saturation deficit (Relative Water Content). In: Methods of Studying Plant Water Relations. B. SLAVIK ed. Ecological Studies n°9, Academia Publishing House, Prague and Springer-Verlag, Berlin. pp:136-145.
- CHEUNG Y.N.S. TYREE M.T. et DAINY J., 1975 - Water relations parameters on single leaves obtained in a pressure bomb and some ecological interpretations. Can. J. Botany (53):1342-1346.
- COOMBS J. et HALL D.O., 1982 - Techniques in bioproductivity & photosynthesis. Pergamon Press, New York, 171pp.
- CORLEY R.H.V. et BREURE C.J., 1981 - Measurements in oil palm experiments 35 pp, mmgf.
- CORLEY R.H.V., 1973 - Midday closure of stomata in the oil palm in Malaysia. M.A.R.D.I. Research Bull., 1(2):1-4.
- CORLEY R.H.V., 1976 - Photosynthesis and productivity. In: Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1) chap. 5:55-74.
- DANIEL C., 1979 - Utilisation du test stomatique pour le contrôle de l'alimentation en eau en plantation de palmiers à huile. Oléagineux 34(6):283-285.

- DANIEL C. et de TAFFIN G., 1974 - Conduite des jeunes plantations de palmiers à huile en zones sèches au Dahomey. *Oléagineux* 29:227-232.
- De ROO H.C., 1969 - Leaf water potentials of sorghum and corn, estimated with the pressure bomb. *Agron. J.* (61):969-970.
- DEVUIST A., 1948 - Influence des pluies sur les rendements du palmier à huile enregistrées à la Station de La Mé de 1938-1946. *Oléagineux* 3(3):137-144.
- DIXON H.H., 1914 - Transpiration and the Ascent of Sap in Plants. MacMillan, New York.
- DRABBLE E., 1904 - On the anatomy of the roots of palms. *Trans. Linn. Soc., London Bot. Sec.* (6):427-490.
- DUFRENE E., 1989 - Photosynthese, consommation en eau et modelisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse Doct., Université Paris-Sud Orsay, 156p, 61 fig., 21 tabl., 13 ann..
- FANOUS M.A., 1967 - Test for drought resistance in pearl millet. *Agron.J.* 59(4):337-340.
- FELLOWS R.J. et BOYER J.S. 1978 - Altered ultrastructure of cells of sunflower leaves having low water potentials. *Protoplasma* (93):381-395.
- FERWERDA J.D., 1977 - Oil palm. In: Ecophysiology of Tropical Crops. ALVIM, P.T. & KOZLOWSKI T.T. ed., Academic Press, London, 351-383.
- FREMOND Y. et ORGIAS A., 1952 - Contribution à l'étude du système racinaire du palmier à huile. *Oléagineux*, (7): 345-350.
- GAFF D.F. 1980 - Protoplasmic tolerance of extreme water deficits. In: Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress. N.C.TURNER et P.J.KRAMER eds. pp 207-230. WILEY & SONS.

- GAUTREAU J., 1966 - Recherches variétales sur la résistance à la sécheresse. II- Les tests de vitesse de croissance (T.C.R.) et les tests de résistance à la chaleur (T.R.C.). Oléagineux 21(12):741-745.
- GAUTREAU J., 1967 - Recherches variétales sur la résistance de l'arachide à la sécheresse. III- L'expérimentation au champ et en serre. Oléagineux 22(1):25-29.
- GAUTREAU J., PREVOT P., OLLAGNIER M. et GILLIER P., 1967 - La résistance de l'arachide à la sécheresse. IV C.R. Acad. Agr. Fr., 53(12):908-914.
- GROSS K. et PHAM-NGUYEN, 1987 - Pressure volume analyses on shoots of *Picea abies* and leaves of *Coffea liberica* at various temperatures. *Physiol. Plantarum* (70):189-195.
- HARTLEY C.W.S., 1967 - The oil palm. Longmans ed., London, 706 pp.
- HARDGREE S.P. et EMMERICH W.E. 1990 - Effect of polyethylene glycol exclusion on the water potential of solution-saturated filter paper. *Plant Physiol.* (92):462-466.
- HEEL van W.A., BREURE C.J. et MENENDEZ T., 1987 - The early development of inflorescences and flowers of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seen through the scanning electron microscope. *Blumea*, 32: 67-78.
- HEMPTINNE J. et FERWERDA J.D., 1961 - Influence des précipitations sur les productions du palmier à huile. Oléagineux, 16(7):431-437.
- HENRY P., 1957 - Recherches sur la croissance et le développement chez *Elaeis guineensis* Jacq. et *Cocos nucifera* L.. Comparaison avec quelques autres palmiers. Thèse Doct. Etat, Université de Paris.
- HENSON I.E., 1982 - Osmotic adjustment to water stress in pearl millet (*Pennisetum americanum* (L.) Leeke) in a controlled environment. *J. Exp. Bot.*, 33(132):78-87.

- HIRSCH P.J., 1974 - Etude préliminaire sur la photosynthèse du palmier à huile. Mémoire D.E.A., Univ. Paris VII, pp27.
- HONG T.K. et CORLEY R.H.V., 1976 - Leaf temperature and photosynthesis of a tropical C3 plant *Elaeis guineensis*. M.A.R.D.I. Res. Bull., 4(1):16-20.
- HOUSSOU M., 1985 - Amélioration du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) en zone peu humide. Résultats récents obtenus au Bénin. Thèse Doct. Ing., Université Paris-Sud Orsay, 119p., 15 fig., 27 tabl..
- HURD E.A., 1968 - Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. Agron. J. 60(2):201-205.
- JACQUEMARD J.C. et BAUDOIN L., 1987 - Contribution à l'étude de la croissance du palmier à huile. Présentation d'un modèle descriptif. Oléagineux, 42(10): 343-349.
- JACQUEMARD J.C., 1979 - Contribution à l'étude de la croissance du stipe d'*Elaeis guineensis* Jacq.. Etude du croisement L2TxD10D. Oléagineux, 34(11): 492-497.
- JONES M.M. et RAWSON H.M., 1979 - Influence of rate of development of leaf water deficits upon photosynthesis, leaf conductance, water use efficiency, and osmotic potential in sorghum. *Physiol. Plant.* (45):103-111.
- JONES M.M. et TURNER, N.C., 1978 - Osmotic adjustment in leaves of sorghum in response to water deficits. *Plant Physiol.* (61):122-126.
- JONES M.M., TURNER N.C. et OSMOND C.B., 1981 - Mechanism of drought resistance. In: The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. L.G. PALEG, D. ASPINALL eds. Academic Press, pp:15-35.
- KIKUTA S.B. et RITCHER H. 1986 - Graphical evaluation and partitioning of turgor responses to drought in leaves of durum wheat. *Planta*, (168):36-42.

- KILENT T.C., ANDREW R.H., 1969 - Measurement of drought resistance in corn. *Agron. J.* 61(5):669-672.
- KPAVODE H.Z., 1982 - Contribution a l'étude de la ribulose 1,5-bisphosphate carboxilase-oxygenase chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) effet de la carence hydrique sur les deux activités de l'enzyme. Thèse 3ème cycle, Univ. Paris VII, 22 fig., 7 tabl., 79 pp.
- KRAMER P.J., 1983 - Water relations of plants. Academic Press. 489pp.
- KRAMER P.J., 1988 - Changing concepts regarding plant water relations. *Plant, Cell and Environment* 11(7):565-568.
- KRIEG D.R., 1983 - Sorghum. In: Crop-water relations. J.D. TEARE and M.M. PEET eds. John Wiley & Sons, New York pp: 351-358.
- LADIGES P.Y., 1975 - Somme aspects of tissue water relations in three populations of *Eucalyptus viminalis* Labill. *New Phytol.* (75):53-62.
- LAMBOURNE J., 1935 - Note on the root habit of the oil palm. *Malayan Agric. J.* (23):582-583.
- LEOPOLD A.C., MUSGRAVE M.E. et WILLIAMS K.M., 1981 - Solute leakage resulting from leaf dessication. *Plant Physiol.*(68):1222-1225.
- LEVITT J., 1972 - Responses of plants to environmental stresses. Academic Press, New York.
- LONG S.P. et HALLGREN J.E., 1985 - Measurement of CO₂ assimilation by plants in the field and the laboratory. In: Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. J.COOMBS, D.O.HALL et J.M.O.SCURLOCK eds. Pergamon Press, New York, p 62-97.
- MAILLARD G., DANIEL C. et OCHS R., 1974 - Analyse des effets de la sécheresse sur le palmier à huile. *Oléagineux*, 29(8/9): 397-404.

- MELKONIAN J.J., WOLFE J., STEPONKUS P.L., 1982 - Determination of the volumetric modulus of elasticity of wheat leaves by pressure-volume relations and the effect of drought conditioning. *Crop Science* (22):116-123.
- MICHAUX P., 1961 - Les composantes climatiques du cycle annuel de productivité du palmier à huile. *Oléagineux* 16(8/9):523-538.
- MOORE S. et STEIN W.H., 1948 - Photometric ninhydrin method for use in the chromatography of amino acids. *J. Biol. Chem.* (176):367-388.
- MORGAN J.M., 1984 - Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* (35):299-319.
- OCHS R. et DANIEL C., 1976 - Research on techniques adapted to dry regions. In: Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. *Developments in crop science* (1) chap.23:315-329.
- OCHS R. et OLIVIN J., 1965- Réserve en eau d'une palmeraie adulte. *Oléagineux*, 20(4):231-235.
- OCHS R., 1963 - Recherches de pédologie et de physiologie pour l'étude du problème de l'eau dans la culture du palmier à huile. *Oléagineux* 18(4):231-238.
- OCHS R., 1977 - Les contraintes écologiques du développement des oléagineux pérennes (Palmier et Cocotier) en Afrique Occidentale et Centrale. Choix de la plante en fonction du climat et du sol. *Oléagineux* 32(11):461-468.
- OLIVIN J. et OCHS R., 1978- Propriétés hydriques des sols et alimentation en eau des oléagineux pérennes en Afrique de l'Ouest. *Oléagineux*, 33(1):1-9.
- OLIVIN J., 1966 - Pointé annuelle de production des palmeraies au Dahomey et cycle annuel de développement du palmier à huile. *Oléagineux* 21(6):351-354.

- ONG H.T., 1982a - System approach to the climatology of oil palm. I- Identification of rainfall and spell aspects. *Oléagineux* 37(3):93-105.
- ONG H.T., 1982b - System approach to the climatology of oil palm. II- Identification of temperature and sunshine aspects. *Oléagineux* 37(10):444-453.
- ONG H.T., 1983 - System approach to the climatology of oil palm. III- Interactions of effects of fruit bunch loads on development with climate. *Oléagineux* 38(8/9):469-474.
- PARKER J. 1972 - Protoplasmic resistance to water deficits. In: Water Deficits and Plant Growth T.T.KOZLOWSKI ed. Vol.3 pp 125-176. Academic Press. New York.
- PARKER W.C. et PALLARDY S.G., 1987 - The influence of resaturation method and tissue type on pressure-volume analysis of *Quercus alba* L. seedlings. *J. Exp. Botany*. 38(188):535-549.
- PASSIOURA J.B., 1988 - Response to Dr P.J.Kramer's article, "Changing concepts regarding plant water relations", Volume 11, Number 7, pp.565-568. *Plant, Cell and Environment*. 11(7):569-571.
- PREVOT P., 1963 - Données récentes sur la physiologie du palmier à huile. *Oléagineux* 18(2):79-84.
- POLJAKOFF-MAYBER A. 1981 - Ultrastructural consequences of drought. In: L.G.PALEG et D.ASPINALL eds. *Drought Resistance in Plants*. Ch.16, pp389-403. Academic Press. New York.
- PURVIS G., 1956 - The root system of the oil palm: its distribution, morphology and anatomy. *J. WAIFOR*, 4: 60-82.
- REES A.R., 1961 - Midday closure of stomata in the oil palm, *Elaeis guineensis* Jacq. *J. Exp. Bot.* (12):129-146.

- REES A.R., 1965 - Evidence for the african origine of the oil palm. *Principes*, 9:30.
- RITCHIE G.A. et HINCKLEY T.M., 1975 - The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv. Ecol. Res.* (9):165-254.
- RITCHIE G.A., SHULA R.G., 1984 - Seasonal changes of tissue-water relations in shoots and root systems of Douglas-fir seedlings. *Forest Science*. 30, (2):538-548.
- ROBERTS S.W. et KNOERR K.R. 1977 - Components of water potential estimated from xylem pressure measurements in five tree species. *Oecologia* (28):191-202.
- RUER P., 1967a - Répartition en surface du système racinaire du palmier à huile. *Oléagineux* 22(8/9):535-538.
- RUER P., 1967b - Morphologie et anatomie du système racinaire du palmier à huile. *Oléagineux* 22(10):595-599.
- RUER P., 1968 - Contribution à l'étude du système racinaire du palmier à huile. Thèse Doct. Ing. IRHO, Fac. Sciences Paris, 20 pl., 21 tabl., 117 pp.
- RUER P., 1969 - Système racinaire du palmier à huile et alimentation hydrique. *Oléagineux* 24(6):327-330.
- SALAKO S., 1974 - Action d'une sécheresse induite sur la photosynthèse et la respiration du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) Mémoire DEA, Univ. Paris VII, 12 fig., 4 tabl., 32 pp.
- SCHEIDECKER D., CHOLLET M.M., BOULOUX M., 1958 - Glucides et éléments minéraux chez le palmier a huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Revue Générale de Botanique* (65):1-28.
- SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D. et HEMMINGSEN E.A., 1965 - Sap pressure in vascular plants. *Science*, N.Y. (149):920-922.

- SCHULZE E.D., STEUDLE E., GOLLAN T. et SCHURR U., 1988. - Response to Dr P.J. Kramer's article, "Changing concepts regarding plant water relations", Volume 11, Number 7, pp.565-568. Plant, Cell and Environment, (11):573-576.
- SCHUURMAN J.J. et GOEDEWAAGEN M.A.J., 1965 - Methods for examination of root systems and roots. Institute for Soil Fertility, Groningen. 86 pp.
- SHARDAKOV V.S., 1938 - Opredeleeniye sosushchei sily rastitelnykh tkanei metodom struek (Determination of suction force in plant tissues by "smear" method). - Izv. Akad. Nauk SSSR, Otd. Mat. est. Nauk (1938):1279-1310.
- SHARDAKOV V.S., 1948 - Novyi polevoi metod opredeleniya sosushchei sily rastenii. (New field method of suction force determination). - Dokl. Akad. Nauk SSSR (60):160-172.
- SLAVIK B., 1974 - Methods of studying plant water relations. Ecological Studies n°9. Academia Publishing House, Prague and Springer-Verlag, Berlin. 450pp.
- SOBRADO M.A. et TURNER N.C., 1983a - Influence of water deficits on water relations characteristics and productivity of wild and cultivated sunflowers. Aust. J. Plant Physiol. (10):195-203.
- SOBRADO M.A. et TURNER N.C., 1983b - A comparison of the water relations characteristics of *Helianthus annuus* and *Helianthus petiolaris* when subjected to water deficits. Oecologia (58):309-313.
- SPARNAAIJ L.D., REES A.R. et CHAPAS L.C., 1965 - Variations de la production annuelle du palmier à huile. Oléagineux 20(11):655-659.
- SPOMER L.A., 1972 - Evaluation of edge injection errors in the floating leaf disk method of measuring leaf tissue water deficit. Plant Physiol. (49):1027-1028.
- SURRE C. et ZILLER R., 1963 - "Le palmier à huile". Maisonneuve & Larose, Paris. 243 pp.

- TAILLEZ B., 1971 - Le système racinaire du palmier à huile sur la plantation de San Alberto (Colombie). *Oléagineux* 26(7):435-447.
- TODD G.W., 1972 - Water deficits and enzymatic activity. In: *Water Deficits and Plant Growth*. T.T.KOZLOWSKI ed. Vol.3, pp 177-216. Academic Press. New York.
- TURNER N.C. et BURCH G.J., 1983 - The role of water in plants. In: *Crop-Water Relations*. I.D.TEARE et M.M.PEET eds. pp 73-126. John Wiley & Sons, Inc. USA.
- TURNER N.C. et JONES M.M., 1980 - Turgor maintenance by osmotic adjustment: A review and evaluation. In: *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. N.C. TURNER et P.J. KRAMER eds. Wiley & Sons. pp:87-103.
- TURNER N.C., 1981 - Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and Soil* (58):339-366.
- TURNER N.C., 1986 - Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy* (39):1-51.
- TYREE M.T. et HAMMEL H.T., 1972 - The measurement of the turgor pressure and water relations of plants by the pressure-bomb technique. *J. of Exp. Botany* 23(74):267-282.
- VIEIRA DA SILVA J.B., 1965 - Sur un indice de stabilité de la catalase, utilisable comme critère de sélection pour la tolérance à la sécheresse des cotonniers. *C.R.Acad.Sci.Paris*, t.261(14):2709-2711.
- VIEIRA DA SILVA J., NAYLOR A.W. et KRAMER P.J. 1974 - Some ultrastructural and enzymatic effects of water stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves. *Proc. Natl.Acad.Sci. U.S.A.* (71):3243-3247.
- WEATHERLEY P.E., 1950 - Studies in the water relations of the cotton plant. I- The field measurements of water deficits in leaves. *New Phytol.* (49):81-97

- WILLIAMS T.V., SNELL R.S. et ELLIS J.F., 1967 - Methods of measuring drought tolerance in corn. *Crop Sci.* 7(3):179-182.
- WILSON J.R., FISHER M.J., SCHULZE E.D., DOLBY G.R. et LUDLOW M.M., 1979 - Comparison between pressure-volume and dewpoint-hygrometry techniques for determining the water relations characteristics of grass and legume leaves. *Oecologia* (41):77-88.
- WORMER TH. et OCHS R., 1957 - Humidité du sol et comportement du palmier à huile en pépinière. *Oléagineux* 12:81-89.
- WORMER TH. et OCHS R., 1959 - Humidité du sol, ouverture des stomates et transpiration du palmier à huile et de l'arachide. *Oléagineux* 14:571-580.
- WORMER TH.M., 1956 - Mise au point d'une technique pour l'étude du bilan d'eau du palmier à huile. *Compte rendus de la Conférence franco-britannique sur le palmier à huile, Ministère France Outre-Mer, Bulletin Agronomique n° 14*:181-190.
- WORMER TH.M., 1958 - Croissance et développement du palmier à huile. Prépéinière et pépinière. *Oléagineux* 13:385-393.
- YAMPOLSKY C., 1922 - A contribution to the study of the oil palm in West Africa. *Bull. Jard. Bot. Buitenzorg* (3):107-174.
- YAMPOLSKY C., 1924 - The pneumathodes of the oil palm. *Ann. Jour. Bot.* (11):502-512.
- YEMM E.W. et WILLIS A.J., 1954 - The estimation of carbohydrates in plant extracts by Anthrone. *Biochem. J.*, (57):508-510.
- ZEVEN A.C., 1965 - The origin of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *J. WAIFOR* 4:218.
- ZILLER R., PRAQUIN J. et BRUNEL J., 1955 - Influence du milieu sur certaines caractères et la production de l'*Elaeis*. *Oléagineux* 10(1):9-14.

Annexe 1: Résultat des analyses chimiques du sol. Essai PO-GPI4 (Akpadanou, 1987/1988).

H (cm)	15.00	30.00	45.00	60.00	75.00	90.00	105.00	120.00	135.00	150.00	165.00	180.00	195.00
PHOSP * O.D.(ppm)	6.30	5.45	5.05	5.05	4.85	5.40	5.80	5.70	5.75	5.35	5.50	5.00	4.85
PHOSP TOT.(ppm)	102.15	112.55	144.45	184.90	234.70	233.50	215.65	208.55	197.95	205.30	201.15	191.25	184.80
Ca ECH. MEQ %	0.93	0.56	0.83	1.00	1.28	1.33	1.26	1.23	1.20	1.20	1.25	1.24	1.30
Mg ECH. MEQ %	0.30	0.27	0.40	0.69	0.96	0.96	0.93	0.94	0.79	0.66	0.59	0.55	0.51
K ECH. MEQ %	0.03	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01
Na ECH. MEQ %	0.03	0.02	0.02	0.03	0.02	0.02	0.03	0.02	0.04	0.02	0.02	0.04	0.02
Al ECH. MEQ %	0.03	0.02	0.04	0.09	0.10	0.12	0.10	0.11	0.14	0.17	0.16	0.16	0.15
HECH. MEQ %	0.02	0.02	0.04	0.06	0.07	0.05	0.05	0.04	0.05	0.07	0.07	0.08	0.08
SOMME MEQ %	1.33	1.18	1.33	1.87	2.42	2.49	2.37	2.34	2.22	2.12	2.09	2.06	2.05
C.E.C MEQ %	1.57	1.15	1.49	2.12	2.77	2.78	2.70	2.63	2.54	2.43	2.38	2.37	2.39
PH COBALT	5.06	5.07	4.95	4.81	4.67	4.71	4.69	4.70	4.65	4.48	4.46	4.43	4.44
SAT	0.84	0.88	0.89	0.89	0.88	0.90	0.88	0.84	0.88	0.88	0.88	0.87	0.86
PH EAU	5.90	5.83	5.88	5.80	5.58	5.65	5.65	5.23	5.18	5.05	5.08	5.00	5.15
PH KCl	4.58	5.00	4.98	4.90	4.75	4.78	4.80	4.83	4.85	4.68	4.68	4.60	4.68

ABSTRACT

Responses to drought were observed among young and mature species of oil palm tree (*Elaeis guineensis* Jacq.) pertaining to various admittedly tolerant or sensitive stocks. The aim was to check if features such as distribution of radicular networks, protoplasmic resistance of leaf tissues to dehydration, the amount of glucides in reserve and their capacity to mobilize, stomatal behaviour and leaf gas exchanges could account for the tolerance or sensitivity previously noticed in the fieldwork, and if these data could be used as criteria for an early selection.

Among young species, it was noticed that the distribution of radicular networks as well as the curves indicating the retention of water within leaf tissues of mature species from various stocks could not alone account for its tolerance nor its sensibility to drought in the fieldwork. Yet, the greater sensitivity of stomates from tolerant stocks to VPD was noticeable.

Pressure-volume curves indicated that leaf tissues of young and mature species display various elasticity features, what affects all the responses dependent on cell turgor.

Among young palm trees, water deficits fosters the piling up of soluble sugars in every part of the tree, leading to an osmotic adjustment of tissues. But the intensity of those responses depends on the number, intensity and length of drought cycles that species previously underwent.

Physical differences between leaf tissues of young and mature species leads us to believe that during the growth in the fieldwork, mechanisms of tolerance to drought develop, and thus the use of tests for an early selection among nursery species not previously submitted to water deficits does not allow one to establish the tolerance of mature species.

Further investigations will be necessary among young species under various dehydration cycles.

RESUME

On a étudié les réponses à la sécheresse chez les plantes jeunes et adultes de palmiers à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) appartenant à différentes lignées reconnues comme tolérantes et sensibles. L'objectif était de vérifier si certaines caractéristiques telles que la distribution des systèmes racinaires, la résistance protoplasmique des tissus foliaires à la déshydratation, la quantité et la mobilisation des glucides de réserve, le comportement stomatique et les échanges gazeux foliaires pouvaient être responsables de la tolérance ou de la sensibilité déjà observées sur le champ, et si ces paramètres pouvaient être utilisés comme critères de sélection précoce.

Chez les plantes adultes, on a observé que la distribution des systèmes racinaires ainsi que les courbes de rétention d'eau dans les tissus foliaires des plantes adultes des différentes lignées ne suffisent pas à expliquer sa tolérance ou sa sensibilité à la sécheresse au niveau du champ. Cependant, on a constaté que les stomates des lignées tolérantes sont plus sensibles au VPD.

Les courbes pression-volume ont montré que les tissus foliaires des plantes jeunes et adultes présentent des caractéristiques d'élasticité différentes, ce qui se répercute sur toutes les réponses qui dépendent de la turgescence cellulaire.

Chez les palmiers jeunes, le déficit hydrique favorise l'accumulation de sucres solubles dans toutes les parties, ce qui se traduit par une adaptation osmotique des tissus. Mais l'intensité de ces réponses est influencée par le nombre, l'intensité et la durée des cycles de sécheresse auxquels les plantes ont été précédemment soumises.

Les différences physiques entre les tissus foliaires des plantes jeunes et adultes portent à croire que, pendant le développement au champ, des mécanismes de tolérance à la sécheresse se développent et que, par conséquent, l'application des tests de sélection précoce chez des plantes de pépinière qui n'ont pas été précédemment soumises au déficit en eau, ne permet pas de prouver la tolérance du matériel à l'état adulte. Des études supplémentaires doivent être effectuées chez des plantes jeunes soumises à divers cycles de déshydratation.

Mots-clés: PALMIER A HUILE, RESISTANCE A LA SECHERESSE, ADAPTATION OSMOTIQUE, RESISTANCE PROTOPLASMIQUE, ECHANGES GAZEUX.