



CR002465



*Centre d'Etude Régional pour
l'Amélioration de l'Adaptation
à la Sécheresse - Thiès*

*Ecole Nationale Supérieure
d'Agriculture - Thiès
Sénégal*

*Université Cheikh Anta Diop
Faculté des Sciences
Dépt. B. V. - Dakar*

FORMATION DIPLOMANTE SPECIALISEE SUR L'ADAPTATION DES PLANTES A LA SECHERESSE

**PHYSIOLOGIE DE L'ADAPTATION DU PALMIER A HUILE A LA-
SECHERESSE : PROBLEMATIQUE, ETAT DES CONNAISSANCES,
TECHNIQUES D'ETUDE.**

RAPPORT PRESENTE PAR :

**Oumar NDIA YE
Ingénieur agronome CNRA (Côte d'Ivoire)
Programme Palmier à huile**

**POUR L'OBTENTION DU
CERTIFICAT D'ETUDES SUPERIEURES SPECIA LISEES (CESS)**

SESSION DE FEVRIER – JUIN 2000

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	1
I. LA SECHERESSE : DEFINITION, EVALUATION	2
1.1. La sécheresse climatique	2
1.2. La sécheresse agronomique	2
II. LES MECANISMES PHYSIOLOGIQUES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE..	3
2.1. Esquive de la sécheresse	3
2.2. Evitement de la sécheresse	3
2.2.1. Amélioration de l'absorption hydrique	3
2.2.2. Réduction des pertes en'eau	4
2.3. Tolérance à la sécheresse	4
2.3.1. Maintiendelaturgescence	4
2.3.2. Toléranceàladéshydratation	5
III. LE FONCTIONNEMENT DU PALMIER A HUILE SOUS STRESS HYDRIQUE.....	6
3.1. Données du problème	6
3.2. Etat des connaissances	6
3.2.1. Gestion de l'eau au niveau du sol	7
3.2.2. Gestion de l'eau au niveau de la plante.....	7
3.2.3. Activitéphotosynthétiqueetgestiondesassimilats	7
3.2.4. Résistance cellulaire	7
IV TECHNIQUES DE MESURES AGROPHYSIOLOGIQUES	9
4.1. Etat hydrique de la plante	9
4.1.1. Contenu Relatif en Eau (CRE)	9
4.1.2. Potentiel hydrique (Ψ_h)	9
4.1.3. Potentiel osmotique (Ψ_{os}) : exemple osmomètre WESCOR 5500..	10
4.2. Echanges gazeux (Transpiration(E), Photosynthèse(P) et Conductance stomatique (Gs)	10
4.2.1. Système intégré de mesure	10
4.2.2. Résistance stomatique et transpiration (exemple poromètre LICOR LI 1600)	11
4.3. Développement du couvert végétal	11
4.3.1. Surface foliaire (exemple planimètre DELTA-T MK2)	11
4.3.2. Couverture du sol (exemple modèle LICOR LAI -- 2000).	11
4.3.3. Température du couvert (exemple télétermomètre infrarouge modèle Telatemp AG 42)	11
CONCLUSION	13
BIBLIOGRAPHIE	14

INTRODUCTION

Malgré le développement des techniques comme l'irrigation dans les pays les plus avancés économiquement afin de s'affranchir du manque d'eau, elles restent comme dans la plupart des techniques d'aménagement, difficilement accessibles aux pays en voie de développement. Pour ces derniers, la pratique de l'agriculture restera à court ou moyen terme, largement dépendante de la pluviométrie et nécessitera d'abord une amélioration et une stabilisation des rendements en conditions pluviales sur des surfaces déjà exploitées. Cette analyse de ANNEROSE (1990) traduit la nécessité pour ces pays, d'engager leur potentiel de recherche dans l'amélioration des techniques culturales permettant de modifier l'environnement et surtout dans la création de matériel végétal mieux adapté à la sécheresse. L'amélioration des techniques culturales nécessite dans la plupart des cas que l'agriculteur supporte un investissement minimum qui n'est plus compatible avec la dégradation de son pouvoir d'achat. La création variétale présente trois avantages : Tout d'abord, son coût supporté directement par l'agriculteur. Ensuite, l'amélioration des connaissances qu'elle engendre permet d'affiner la définition d'un matériel mieux adapté. Enfin, elle permet d'élargir la variabilité génétique des populations à sélectionner augmentant ainsi les chances d'obtention d'un matériel amélioré. L'objectif de ce travail est de montrer la nécessité d'entreprendre des études sur le comportement d'une plante pérenne comme le palmier à huile vis-à-vis de la sécheresse même dans les zones guinéennes. Puis, l'état des connaissances sur la physiologie de l'adaptation du palmier à huile à la sécheresse sera présenté ainsi que quelques techniques d'études couramment utilisées pour caractériser ce comportement.

I. LA SECHERESSE : DEFINITION, EVALUATION

La sécheresse est une notion relative, donc difficile à définir. En effet, selon que l'on soit dans une région tempérée ou aride et selon l'utilisation qui est faite de l'eau, la sécheresse apparaîtra comme un phénomène fréquent ou rare, catastrophique ou normal (ANNEROSE, 1990) On distingue généralement la sécheresse climatique de la sécheresse agronomique.

1.1. La sécheresse climatique

Entre autres définitions, nous adopterons celle de RAMUSSON (1987) : «**la sécheresse correspond à une période étendue de diminution des pluies par rapport à un régime autour duquel l'environnement local et l'activité humaine se sont stabilisés**». On évalue son impact à partir d'analyses statistiques des pluies, soit par décades pour estimer les changements climatiques d'une zone, soit par saison ou mensuellement pour détecter les changements précoces de régimes.

Sur un pas de temps court, la sécheresse climatique est due aux phénomènes dynamiques internes à l'atmosphère (gradients du vent, température, humidité). A un pas de temps moyen, elle dépend des facteurs externes (température de surface de la mer, humidité du sol, % de sol couvert), ainsi que de l'activité solaire. A long terme, elle est fortement influencée par l'activité humaine (déforestation désertification..).

1.2. La sécheresse agronomique

La sécheresse agronomique est la manifestation des périodes de déficit hydrique au niveau du sol, de la plante ou de l'atmosphère, provoquant une baisse de la productivité. Il s'agit d'une caractérisation dynamique qui traduit mieux la sensibilité des cultures à un déficit d'eau dans le continuum sol - plante - atmosphère en fonction du stade de développement de la plante. Elle est estimée grâce aux méthodes du bilan hydrique, d'évapotranspiration et des modèles de développement des cultures.

II. LES MECANISMES PHYSIOLOGIQUES D'ADAPTATION A LA SECHERESSE

Plusieurs auteurs rapportent que les premières études sur la physiologie de l'adaptation à la sécheresse sur différentes espèces xérophytes remontent aux travaux de VOLKENS (1887), SCHIMPER (1898), ILJIN (1923), MAXIMOV (1929) et STOKER (1931). Mais, c'est LEVITT et al. (1960) et LEVITT (1972) qui ont proposé une classification des différentes formes d'adaptation des plantes soumises à la sécheresse en trois groupes:

- ☞ les plantes capables d'esquiver la sécheresse (Drought Escapers)
- ☞ les plantes qui supportent la sécheresse, comprenant deux catégories :
 - les plantes ayant l'aptitude à éviter la sécheresse (Drought Avoiders)
 - les plantes pouvant tolérer la sécheresse (Drought Tolerants)

Les travaux de MAY et MILTHORPE (1962) puis de TURNER (1979) sur le niveau de potentiel chimique de l'eau dans la plante, ont permis de distinguer dans la catégorie des plantes capables de supporter la sécheresse:

- celles capables de tolérer la sécheresse avec des potentiels hydriques élevés (Drought Avoiders)
- celles capables de tolérer la sécheresse avec de faibles potentiels hydriques (Drought Tolerants)

Bien que cette classification simplifiée permette d'étudier facilement les mécanismes en jeu au niveau de chaque groupe, elle ne suffit pas toujours pour expliquer le niveau d'adaptation d'une plante à cause de la grande variabilité des formes; de sécheresse et la présence souvent de ces trois types d'adaptation chez la même plante. Ainsi, une variété adaptée à un environnement semi-aride devra nécessairement présenter un équilibre entre les réponses d'esquive, d'évitement et de tolérance afin de maintenir des productivités satisfaisantes.

2.1. Esquive de la sécheresse

Les plantes pouvant esquiver la sécheresse ont la capacité de réaliser leur cycle complet de développement avant la manifestation de déficits hydriques importants du sol. Elles proviennent généralement de la domestication des espèces sauvages qui se traduit souvent par un raccourcissement des phases de floraison, de fructification et de maturation. Chez les arbres, ce groupe correspondrait aux espèces ou les variétés dont la phase sensible de développement coïnciderait avec les périodes de meilleures disponibilités en eau. On obtient ainsi des variétés précoces à potentiel de productivité plus faible. Le choix de la variété à planter doit alors nécessairement tenir compte des caractéristiques climatiques, particulièrement la longueur de la saison humide de la zone à emblaver. Pour KHALFAOUI et ANNEROSE (1987) cela peut se faire à partir d'une analyse fréquentielle des pluies, ou, comme le préconisent COCHEME et FRANQUIN (1967), HALL et DANCETTE (1978), FOREST (1984) cités par ANNEROSE (1990), par la méthode de bilan hydrique pluriannuel de la culture.

2.2. Evitement de la sécheresse

Le maintien d'un état hydrique satisfaisant des tissus durant les périodes sans pluies significatives se fait soit par augmentation de l'absorption de l'eau, **et/ou** par réduction des pertes.

2.2. 1. Amélioration de l'absorption hydrique

Le développement du système racinaire augmente la disponibilité de l'eau pour la plante. Sur un sol léger à forte capacité de drainage avec des pluies espacées et intenses, le système racinaire le mieux adapté doit être profond et dense sur tout le profil afin de réduire les pertes en eau par drainage en dessous du front racinaire. Par contre, si les pluies sont fréquentes et de faibles intensités, un système racinaire peu profond et dense en surface améliorera le volume d'eau disponible en réduisant les pertes en eau par évaporation dans les horizons superficiels.

L'amélioration de l'offre en eau peut être aussi obtenue par une **augmentation** du diamètre des vaisseaux du xylème, donc une diminution de la résistance à la circulation de l'eau dans la plante (PASSIOURA, 1982). HINCKLEY et CEULEMANS (1989) cités par ANNEROSE (1991) pensent même que toutes les espèces opèrent à la limite, un dysfonctionnement catastrophique du xylème en condition de sécheresse (cavitation ou embolie des vaisseaux). Le maintien de l'état hydrique des tissus par augmentation du volume racinaire ou augmentation des vaisseaux du **xylème** est très coûteux en énergie pour la plante (HALL, 1981).

C'est pourquoi PASSIOURA (1982) recommande de fixer une limite dans la détermination des caractéristiques racinaires les plus performantes, afin d'éviter une péjoration du rendement utile. Dans tous les cas, un équilibre doit être trouvé entre le coût énergétique d'un tel mécanisme et le volume d'eau supplémentaire, ainsi que l'efficacité d'utilisation de cette eau par la plante. Ceci dépend dans bien des cas, du stade de développement et des besoins totaux de la plante, d'où la nécessité de coupler l'amélioration de l'état hydrique des tissus par une meilleure régulation des pertes en eau.

2.2.2. Réduction des pertes en eau

Diminution de la surface foliaire, enroulement des feuilles, augmentation de la réflectance des feuilles, abscission des feuilles, pilosité, épaisseur de la cuticule, etc; sont autant de mécanismes de réduction de la surface transpirante. Mais la fermeture des stomates, (associée quand même à une faible transpiration cuticulaire) semble être l'un des mécanismes les plus efficaces de la réduction des pertes en eau de la plante.

Plusieurs auteurs ont mis en évidence une relation entre la conductance stomatique et le potentiel hydrique foliaire (GARDNER, 1973 ; TURNER, 1979 ; ADJAHOUSSOU, 1983). Toutefois, TURNER *et al.* (1985) ont montré chez le soja, le tournesol, le cotonnier et le niébé que la réponse des stomates aux variations de potentiels hydriques est aussi déterminée par les conditions de la demande évaporative au niveau de la feuille, indépendamment des conditions existant au niveau de la plante entière.

En plus du potentiel hydrique foliaire, les relations biochimiques et hormonales entre les racines et les stomates, montrent la présence «d'informateurs d'état de stress» lors d'une sécheresse dans le sol, à partir des racines : (GOLLAN *et al.*, 1985 ; TURNER *et al.*, 1985 ; TURNER, 1986). Ainsi, une modification de l'état hydrique des racines s'accompagne d'une modification des teneurs en acide abscissique impliqué dans le contrôle du degré d'ouverture des stomates.

La régulation stomatique pendant les périodes défavorables ne permet pas le maintien de l'activité photosynthétique qui se trouve fortement réduite en ces moments là. Ainsi, bien que les mécanismes de réduction des pertes en eau soient la forme la plus évidente d'adaptation à la sécheresse, ils ne permettent pas à la plante d'assurer une productivité satisfaisante, surtout en cas de déficits intenses et prolongés.

2.3. Tolérance à la sécheresse

Le maintien de la turgescence et la tolérance à la déshydratation sont les deux stratégies les plus importantes qui permettent à la plante d'assurer l'intégrité de ses fonctions métaboliques tout en supportant un déficit hydrique de ses tissus. Il s'agit d'un mécanisme général regroupant à la fois, la résistance mécanique des tissus au déficit hydrique, ainsi que la résistance biochimique des enzymes et des protéines à la dénaturation.

2.3.1. Maintien de la turgescence

La perte de la turgescence par déshydratation est la conséquence principale du stress hydrique sur les fonctions de la plante. Le maintien de cette turgescence se fait grâce à un ajustement osmotique à mesure que le potentiel hydrique baisse par suite d'une sécheresse.

L'accumulation de solutés dans la vacuole permet de limiter la perte de pression de turgescence par l'augmentation de l'élasticité des parois et la diminution de la taille des cellules. Cet ajustement osmotique permet de maintenir l'ouverture des stomates, la photosynthèse, la croissance racinaire et l'absorption hydrique. Chez certaines plantes comme le sorgho, l'ajustement osmotique; est un critère de sélection efficace (SHACKEL *et al.*, 1982 ; BLUM et SULLIVAN, 1986 cités par ANNEROSE, 1990). Comme dans le cas du développement racinaire, l'ajustement osmotique peut présenter un coût métabolique élevé surtout pour les hydrates de carbones mobilisés qui ne sont donc pas disponibles pour la formation de biomasse nouvelle ou pour l'entretien de celle déjà existante.

2.3.2. Tolérance à la déshydratation

La tolérance à la déshydratation dépend de la capacité des membranes cellulaires, des lipides et des protéines membranaires et cytoplasmiques à résister à la dégradation et à la dénaturation. Plusieurs auteurs ont attribué la baisse de l'activité photosynthétique des chloroplastes à une fragilisation de leurs systèmes membranaires, suite à une modification de leur composition lipidique, protéique et enzymatique (VIEIRA da SILVA *et al.*, 1974 ; ADJAHOUSSOU, 1983 ; PHAM THI, 1984). Il est admis que le bouleversement des activités chloroplastiques et mitochondriales est lié à une augmentation de l'activité des enzymes hydrolytiques responsables de la libération des produits inhibiteurs de la photosynthèse (ROY-MACAULEY *et al.*, 1992).

L'accumulation des produits finaux de la photosynthèse peut aussi provoquer une saturation des sites photosynthétiques. ADJAHOUSSOU (1983) a montré chez le palmier à huile que certains croisements peuvent dans certaines conditions, mobiliser des substances carbonées préalablement stockées dans les organes de réserve et les mettre à la disposition des organes directement impliqués dans les processus et les facteurs de productivité.

III. LE FONCTIONNEMENT DU PALMIER A HUILE SOUS STRESS HYDRIQUE

3.1. Données du problème

Les études sur l'adaptation à la sécheresse des cultures pérennes restent encore récentes et limitées (ADJAHOUSSOU, 1983 ; BREDA, 1990 ; MATIG, 1993 ; MACOUMBA, 1996). Le cas du palmier à huile, du cocotier ou de E'hévéa au BENIN, au NIGERIA ou en COTE d'IVOIRE, montre bien que dans les zones dites «humides», l'arbre doit aussi faire face à des périodes sèches ou à faibles pluviométries. Le manque d'eau dans certains cas peut causer des dégâts allant d'une baisse drastique de la productivité à la mort de l'arbre. Pourtant, la contribution de ces cultures à l'économie des pays producteurs est importante tant dans la satisfaction de la consommation locale que dans l'entrée de devises à travers leur exportation. En Côte d'Ivoire par exemple, deuxième pays africain producteur d'huile de palme et premier pays exportateur, la zone élaicole traditionnelle s'est trouvée jusqu'alors concentrée dans le sud forestier à pluviométrie moyenne annuelle avoisinant 1 800 à 2 000 mm avec plus de 90 % des 220 000 hectares plantés à ce jour. C'est le résultat d'un choix politique qui a imposé depuis l'indépendance, la localisation des exploitations industrielles et des usines de transformation au milieu des plantations villageoises. Cela a eu pour conséquence, la limitation de l'expansion de la culture du palmier à huile aux seules zones dites «écologiquement favorables et à pluviométrie satisfaisante». Mais, depuis la grande sécheresse de 1983, les perturbations climatiques dans ces zones sont assez élevées avec des déficits hydriques régulièrement compris entre 300 à 500, voire 600 mm (963 mm en 1983 à Dabou).

De plus, on note une forte irrégularité et une mauvaise répartition de ces pluies. En effet, toujours sur le site de Dabou, le nombre de jours de pluie dans l'année est passé de 132 pour la période 1960–1970, à 121 pour la période 1971-1998. Les plantes doivent aussi faire face à la persistance 'd'épisodes secs en pleines saisons des pluies.

En outre, avec la dévaluation du franc. CFA en 1994 et la privatisation de la filière oléagineuse les années suivantes, la culture du palmier à huile connaît un engouement réel dans les zones à pluviométrie plus modeste (moins de 1 200 mm) et considérées autrefois comme marginales (zones de l'ancienne boucle du cacao à l'Est et même dans le centre du pays), même si l'on ne dispose pas encore d'évaluation précise de cette nouvelle situation. Ainsi, l'arbre doit non seulement faire face à une diminution régulière des pluies, mais aussi réagir à des épisodes secs plus ou moins prolongés pendant la saison des pluies. En définitive, comme l'a recommandé l'Atelier International sur « L'adaptation à la sécheresse chez les arbres » tenu à Pobé (BENIN) du 12 au 15 novembre 1991, les études sur ce sujet ne doivent pas concerner exclusivement les zones considérées comme climatiquement sèches (cf zones sahélienne et soudano-sahélienne), mais **toute zone où pour une espèce donnée, le manque d'eau est responsable d'une baisse de la production de l'arbre.** Cette problématique semble la même pour les principaux pays ouest-africains producteurs de palmier à huile tels que la Côte d'ivoire, le Ghana, le Bénin et le Nigeria. Il apparaît donc opportun de conduire à l'échelle régionale et en suivant une approche pluridisciplinaire, des études sur les mécanismes physiologiques et biochimiques, ainsi que des caractères anatomiques, morphologiques et phénologiques importants dans l'élaboration du rendement du palmier à huile en condition de sécheresse. Il en ressort la nécessité de la création d'un centre régional pour l'étude de l'adaptation des plantes pérennes à la sécheresse avec l'appui et l'expérience du CERAAS qui a déjà une expertise internationale dans ce domaine avec les cultures annuelles.

3.2. Etat des connaissances

Les premières études des effets de la sécheresse sur le palmier à huile ont été réalisées par MAILLARD *et al.* (1974) qui en ont décrit les symptômes (flèches fermées, feuilles vertes cassées, nombreuses feuilles desséchées, flèches basculées) . Ces travaux ont été complétés par ceux de HOUSOU *et al.*, (1985) qui ont mis en évidence la présence de croisement associant une bonne résistance à la sécheresse à un bon niveau de rendement ; confirmant ainsi la thèse que le comportement des croisements vis-à-vis de la sécheresse n'est pas uniquement lié à la production. Les mécanismes mis en œuvre lors d'un stress hydrique peuvent être regroupés en quatre niveaux, en relation avec le fonctionnement de: la plante (CORNAIRE *et al.*, 1994) :

- ☞ Gestion de l'eau au niveau du sol
- ☞ Gestion de l'eau au niveau de la plante : régulation stomatique, potentiel hydrique et pertes d'eau au niveau des folioles
- ☞ Métabolisme de la plante, potentiel et activité photosynthétique, gestion des assimilats et des réserves, hydro – carbonées
- ☞ Résistances membranaires au dessèchement.

3.2.1. Gestion de Peau au niveau du sol

Pour une culture pérenne, l'évitement de la sécheresse peut être obtenu, soit en compensant l'insuffisance des pluies, par l'irrigation, soit en augmentant les réserves hydriques du sol (CORNAIRE *et al.*, 1994).

L'intérêt de l'irrigation a été mis en évidence par De TAFFIN *et al.* (1976). Mais, CHAILLARD *et al.* (1983) ont montré les limites de l'efficacité de cette technique lorsque l'hygrométrie de l'air devient inférieure à 50 %. En outre, sa faible rentabilité aussi bien dans les conditions du marché international qu'au plan local a été un frein à son utilisation à grande échelle. CALIMAN *et al.* (1987), puis CALIMAN (1992) ont montré à partir des travaux réalisés en Côte d'Ivoire, qu'on peut accroître les réserves hydriques du sol par des techniques culturales adaptées : plantations et terrasses en courbes de niveau, terrasses individuelles et sous-solage.

Mais, l'augmentation des réserves en eau peut être également obtenue en diminuant la compétition entre chaque arbre par réduction de la densité de plantation, allègement des couronnes (suppression de certains régimes) et castration au jeune âge (BERNARD *et al.*, 1971 ; C. DANIEL *et al.*, 1974 ; HOUSSOU *et al.*, 1992). Mais, ces techniques restent difficiles à mettre en œuvre surtout à grande échelle dans les plantations industrielles. Enfin, le développement racinaire joue également un rôle important dans l'accroissement du volume d'eau disponible pour la plante. Deux croisements L10T * DSD et L13T*D8D associent un bon développement racinaire à un niveau satisfaisant de résistance (faible mortalité, forte productivité). L'étude des profils hydriques a montré une meilleure exploitation de l'eau dans les 100 premiers centimètres chez ces deux croisements tolérants (CORNAIRE, 1992).

3.2.2. Gestion de l'eau au niveau de la plante

De CARVALHO (1991) puis CORNAIRE (1992) ont montré qu'en période de stress hydrique, les croisements sensibles gardent leurs stomates plus longtemps ouverts. Mais, la faible conductance des croisements sensibles pendant les fortes périodes de déficit de saturation de vapeur d'eau dans l'air, ne permet pas de généraliser le mécanisme de fermeture des stomates comme seule réponse de l'adaptation des plantes à la sécheresse,

CORNAIRE (1992) a mis en évidence au champ, une diminution de la teneur relative en eau chez certains croisements sensibles. Mais, cette relation avec le potentiel hydrique n'est pas encore démontrée.

3.2.3. Activité photosynthétique et gestion des assimilats

ADJAHOUSSOU (1983) a mis en évidence des différences d'activité photosynthétique entre certains croisements. De même, DUFRENE (1989) a montré une relation entre conductance stomatique et photosynthèse pour expliquer les différences de comportement des croisements. Mais dans l'état actuel des connaissances, on ne peut pas conclure sur une relation nette entre l'activité photosynthétique et la résistance au champ. Pour TURNER *et al.* (1980), les réserves glucidiques permettent à la plante de maintenir l'hydratation de ses cellules par un ajustement de la pression osmotique. En outre, l'accumulation de ces réserves permet de pallier dans un premier temps, à la perturbation de l'activité photosynthétique. Chez le palmier à huile, on observe en condition de stress, une diminution des sucres solubles du stipe probablement pour assurer le métabolisme de l'arbre ; puis une augmentation de cette teneur par hydrolyse de l'amidon (CORNAIRE, 1990). Mais, cette mobilisation des réserves doit être associée à l'état de charge des couronnes pour expliquer par exemple les faibles teneurs en sucres et en amidon chez les arbres hauts producteurs L21*D10D. ADJAHOUSSOU *et al.* (1992) ont également mis en évidence le même phénomène d'hydrolyse de l'amidon et l'enrichissement en sucres sur feuilles de plantules chez les croisements tolérants.

3.2.4. Résistance cellulaire

La résistance membranaire à la déshydratation est un mécanisme de recours lorsque la plante a épuisé tous les mécanismes dits « périphériques » pour éviter une sécheresse prolongée. Plusieurs auteurs ont en effet montré une relation entre les propriétés physiques et chimiques des systèmes membranaires et les conditions extérieures (FERRARI - ILIOU *et al.*, 1984 ; PHAM THI *et al.*, 1990 ; MONTEIRO de PAULA *et al.*, 1990 et 1993).

Chez les plantes pérennes, les études sur le phénomène sont assez récentes. CORNAIRE (1992) a pu montrer une relation entre dégâts membranaires et sensibilité à la sécheresse sur jeunes plantules chez des dont la sensibilité au champ était connue. Cette corrélation semble plus marquée avec les teneurs en lipides totaux et plus particulièrement pour les acides gras poly insaturés. Toutefois, les données recueillies par l'expérimentation n'ont pas permis de confirmer cette différence entre croisement au champ. ROY-MACAULEY *et al.* (1992) ont mis en évidence la sensibilité à la sécheresse de l'activité protéolytique des différents compartiments cellulaires. Ces résultats ont été confirmés par CORNAIRE (1992) qui a montré une augmentation des protéines foliaires sur L2T*D11 SD, croisement sensible, alors que leur teneur n'est pas modifiée chez L2T*D11 OD, croisement moyennement tolérant.

IV TECHNIQUES DE MESURES AGROPHYSIOLOGIQUES

4.1. Etat hydrique de la plante

4.1.i. Contenu *Relatif en Eau* (CRE)

Ce paramètre renseigne sur l'état hydrique des cellules. Il caractérise l'état des tissus par rapport à la pleine turgescence. C'est donc le rapport de la teneur en eau de l'échantillon prélevé, sur la teneur en eau maximale lorsqu'elles sont en pleine turgescence (WEATHERLEY, 1950) :

$$\text{CRE (\%)} = ((\text{PF} - \text{PS}) / (\text{PT} - \text{PS})) * 100$$

PF = poids de matière fraîche

PS = poids de matière sèche

PT = poids de pleine turgescence

L'échantillon mesuré peut être une feuille entière ou un disque foliaire prélevé à l'emporte pièce. Il est introduit rapidement dans une fiole tarée et fermée hermétiquement puis le tout est pesé à l'aide d'une balance de précision, pour avoir le poids frais (PF). L'hydratation maximale des tissus est obtenue après un séjour (dont la longueur varie selon les plantes) dans de l'eau distillée et à l'obscurité (de façon à bloquer le métabolisme). Puis, l'échantillon est séché rapidement pour éliminer l'eau superflue et pesée pour avoir le poids à pleine turgescence. Enfin, l'échantillon est mis à sécher à l'étuve pendant 24 heures à 85°C, puis pesé pour avoir le poids sec (PS).

4.1.2. Potentiel hydrique (Ψ_h)

Le CRE seul ne permet pas d'apprécier l'état de l'eau dans la plante, en particulier, son aptitude à passer d'un milieu à un autre. Le potentiel hydrique foliaire (Ψ_h) renseigne sur l'état de l'eau dans la plante. Autrement dit, l'état de liaison de l'eau dans les cellules et l'énergie qu'il faudrait pour l'en extraire et la porter à l'état libre. Il correspond en fait à la somme algébrique des potentiels osmotiques et de turgescence (ROY, 1980) :

$$\Psi_h = \Psi_t + \Psi_{os}$$

avec Ψ_h et $\Psi_{os} < 0$ et $\Psi_t \geq 0$

Trois techniques permettent de le mesurer :

☞ **La chambre à pression** : exemple modèle *PWSC 3005*

L'appareil comprend une chambre de mesure reliée à une bombonne de gaz sous pression (azote ou air comprimé) et d'un manomètre. Au moment où on sectionne un organe du végétal (feuille entière, morceau de feuille ou rameau feuillé, etc.), il y a retrait de la sève qui est sous tension dans le xylème (rupture de la colonne d'eau, suppression des résistances au transfert...). La technique mesure donc la force qu'il faut appliquer pour extraire cette eau de la section. Cette pression pour amener le potentiel du tissu à zéro (potentiel de l'eau à l'état libre), est égal au signe près, à la valeur du potentiel hydrique de la feuille avant sa mise sous pression. La feuille sectionnée est rapidement insérée dans un manchon étanche et placé dans la chambre de mesure avec la section vers l'extérieur. L'affleurement de la sève au niveau des vaisseaux s'observe à l'aide d'une loupe ou en déposant du papier filtre sur la section (suivre alors l'imbibition du papier).

☞ **La presse hydraulique** : exemple modèle *CAMPBELL J14 Inst.*

La technique repose sur le même principe que la chambre à pression. Dans ce cas, la pression est exercée par une membrane souple qui comprime la feuille contre une plaque en plexiglas transparent. La montée en pression se fait à l'aide d'une pompe hydraulique manuelle. La lecture se fait sur un manomètre.

Le psychromètre à thermocouple : exemple modèle WESCOR PR 55

Le principe repose sur le fait qu'un échantillon végétal placé dans une chambre hermétiquement close générera une humidité relative qui est en équilibre avec son potentiel hydrique, au moment de son installation dans la chambre.

L'échantillon placé dans la chambre est laissé pendant 3 à 4 heures à température ambiante, pour avoir les conditions d'équilibre de température et de pression de vapeur. Un microvoltmètre intégré mesure la différence de potentiel (ddp) générée. Le potentiel hydrique est obtenu en utilisant la droite d'étalonnage de la chambre psychrométrique par la relation (LANG, 1967) :

$$\Psi_h = a * ddp + b$$

Où a et b constantes d'étalonnage.

L'étalonnage des psychromètres est réalisé à partir des solutions de NaCl de molalité connue. Un papier filtre imbibé de NaCl est placé dans la chambre de mesure et après 3 heures d'équilibre de température et de vapeur, on lit la ddp correspondante.

4.1.3. Potentiel osmotique (Ψ_{os}) : exemple osmomètre WESCOR 5500

Le principe est basé sur le changement d'énergie libre des molécules d'un solvant lorsque des solutés s'y ajoutent. Cela se produit par suite d'une modification des propriétés fondamentales (pression de vapeur, le point de congélation et le point d'ébullition) du solvant. Par référence aux propriétés de l'eau pure, la pression de vapeur et le point de congélation s'abaissent alors que le point d'ébullition s'élève. L'appareil mesure donc la pression de vapeur grâce à un thermocouple hygrométrique.

La méthode consiste à prélever un morceau de feuille et à l'introduire directement dans une seringue hypodermique. Au laboratoire, la seringue est mise à congeler dans l'azote liquide pour provoquer la rupture des structures cellulaires. Après décongélation à température ambiante, le suc vacuolaire ainsi libéré est recueilli dans une micro pipette et porté à la chambre de mesure à 37°C. La valeur de l'osmolalité (mmol/Kg^{-1}) est lue directement sur l'appareil préalablement étalonné avec des solutions de NaCl de concentrations connues.

Remarques :

- Le psychromètre **WESCOR PR 5.5** utilisé pour la détermination du potentiel hydrique permet aussi la mesure du potentiel osmotique. Dans ce cas, après la mesure de Ψ_h , le potentiel osmotique est obtenu en congelant dans l'azote liquide, l'ensemble chambre-foliole.
- La détermination des potentiels hydrique et osmotique permet de calculer le potentiel de turgescence par la relation :

$$\Psi_t = \Psi_h - \Psi_{os}$$

4.2. Echanges gazeux (Transpiration (E), Photosynthèse (P) et Conductance stomatique (Gs))

4.2.1. Système intégré de mesure

L'étude des échanges gazeux (H_2O , CO_2) et des paramètres qui les affectent est aujourd'hui possible grâce à un système intégré de mesure. C'est un appareil de type LCA-3 connecté à une chambre PLC-3 fabriqué par la firme ADC (peut aussi se faire avec les appareils PP système, Licor, CID).

Le système opère en circuit ouvert. Une canne permet de prélever de l'air à une hauteur de 4 mètres via un tube relié à la chambre. La variation de la teneur en CO_2 et vapeur d'eau entre l'entrée et la sortie d'air dans la chambre est mesurée par un détecteur infra-rouge. L'appareil fonctionne avec une batterie de 12 V et est complètement autonome. Il doit être en stabilité thermique et hygrométrique avec les conditions ambiantes avant son utilisation. L'appareil calcule à la fois la transpiration (capteurs d'humidité *Vaisala*), la température de l'air dans la chambre et de la feuille (thermocouple ou par bilan d'énergie) et l'assimilation nette de CO_2 (détermination des variations de fractions molaires).

Un processeur permet à partir de ces valeurs, la mesure de la conductance stomatique et le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR) et la quantité de CO₂ dans la cavité sous-stomatique. Les absorbants d'humidité et de CO₂ sont changés avant chaque mesure. L'ensemble des valeurs est enregistré sur l'appareil et restituées sur imprimante au laboratoire.

4.2. Résistance stomatique et transpiration (exemple poromètre LICOR LI 1600)

La régulation stomatique joue un rôle essentiel dans le contrôle des pertes d'eau et de la fixation du CO₂. Le poromètre permet de mesurer ces paramètres et est étalonné de façon à convertir les résultats obtenus en résistance des feuilles à la diffusion de vapeur d'eau et de CO₂. L'appareil détermine les pertes d'eau des feuilles placées dans une cuvette, en mesurant le flux d'air sec nécessaire pour maintenir à une valeur constante, l'humidité relative dans cette cuvette. L'humidité relative de l'air est prise comme point 0. Un volume d'air sec équivalent au flux transpiratoire de la feuille est injecté dans la cuvette. La résistance stomatique (inverse de la conductance) est calculée directement à partir des valeurs de l'humidité relative, des températures de l'air et de la feuille et du flux d'air sec mesurés par l'appareil.

4.3. Développement du couvert végétal

4.3.1. Surface foliaire (exemple planimètre DELTA-T MK2)

Le planimètre comprend une caméra vidéo couplée à un système de mesure qui scanne ligne par ligne, l'image donnée par la caméra. Son principe est basé sur l'analyse automatique (photographie et enregistrement) de la surface des feuilles saisies et aplanies par un convoyeur et présentées à la caméra. Le convoyeur permet une mesure en continu d'échantillons nombreux et les mesures (en cm²) sont transmises à l'enregistreur qui assure la sommation avec les précédentes.

4.3.2. Couverture du sol (exemple modèle LICOR LAI - 2000)

La structure d'un couvert végétal (abondance et distribution) détermine la pénétration du rayonnement solaire incident, la température de l'air, l'évapotranspiration, l'interception de la pluie et la température du sol. L'appareil permet une mesure rapide et non destructive de l'indice foliaire (LAI), c'est-à-dire, la surface du feuillage par unité de sol. En fait, le principe est basé sur l'évaluation de la fraction vide d'un couvert végétal. Cette fraction forme avec le soleil en projection vertical, des taches claires qui sont en fait des surfaces que la radiation lumineuse atteint directement sans être interceptée par le couvert végétal. La mesure de la quantité de lumière non interceptée est effectuée par cinq lentilles (type *fish eye*) circulaire, opérant sous des angles de visée de plus en plus réduits. L'appareil mesure plusieurs paramètres comme le D.I.F.N (radiation non interceptée ou fraction de ciel visible sous le couvert) et le M.T.A (angle moyen de la culture par rapport à la verticale). Le taux de couverture du sol est obtenu par la relation :

$$\text{Taux de couverture (\%)} = 100 - \text{DIFN}$$

4.3.3. Température du couvert (exemple téléthermomètre infrarouge modèle Telatemp AG 42)

Il existe une relation entre la température d'une feuille et sa transpiration, tout comme entre un couvert végétal et son évapotranspiration. Pour une culture en condition de stress, ses stomates se ferment et la transpiration diminue, Son feuillage sera donc plus chaud qu'une plante bien alimentée en eau. La mesure de la température foliaire renseigne donc sur l'état de stress d'une culture.

Le téléthermomètre possède un thermomètre à capteurs infrarouges. La mesure repose sur le fait que tout corps qui reçoit de la lumière émet des rayonnements dans des longueurs d'onde différentes en fonction de sa température. L'appareil mesure à la fois la température du couvert (Tc), et la différence de température entre le couvert et l'air (Tc - Ta). il est tenu incliné de 30° au-dessus du couvert et ne doit pas viser le sol nu. Les mesures doivent se faire aux alentours du midi solaire (12h-13h), période de la journée la plus représentative des variations de température et de différentiel de température avec l'air ambiant.

Remarque : L'utilisation du téléthermomètre combinée avec celle d'un psychromètre ventilé (mesure de l'humidité relative de l'air et calcul du déficit de pression de vapeur d'eau DPV) permet de déterminer l'Indice de Stress Hydrique (CWSI = Crop Water Stress Index). Ceci est possible du fait de la bonne relation entre le différentiel de température entre l'air et le couvert et le DPV.

$$T_c - T_a = a * DPV + b$$

$$\mathbf{CWSI = (T_c - T_a - P2) / (P1 - P2)}$$

P 1 = différence de température maximale entre Tc -- Ta

P2 = différence de température minimale entre Tc -- Ta

CWSI compris entre 0 et 1 (0 = absence de stress ; 1 = stress extrême)

CQNCLUSION

Plusieurs techniques ont été étudiées qui permettent au palmier à huile de supporter des déficits hydriques plus ou moins sévères (irrigation, dispositifs anti-érosif, réduction de la compétition avec les adventifs, réduction de la densité de plantation, allègement des couronnes...). Mais les résultats restent mitigés à cause des contraintes techniques et économiques. Une meilleure connaissance du fonctionnement de l'arbre à tous ses stades de développement en condition d'alimentation hydrique limitante reste à établir. La caractérisation physiologique des croisements, géniteurs et clones devrait permettre en relation avec la sélection, la création de matériel végétal mieux adapté aux différentes formes de sécheresse. Ces études devraient se faire également sur une large gamme de matériel génétique et associer les travaux aussi bien au champ qu'au stade plantule, un vue de la mise en place de tests aussi précoces que possibles. En définitif, le meilleur croisement d'un croisement vis-à-vis de la sécheresse sera celui qui tout en présentant un taux de mortalité plus faible, réduit moins sa production que d'autres, en condition d'alimentation hydrique limitante.

BIBLIOGRAPHIE

- ADJAHOUSSOU, D.F. (1983). Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) Thèse d'état. Université Paris VII, 203p.
- ANNEROSE, D.J.M. (1990). Recherches sur les mécanismes d'adaptation à la sécheresse. Application au cas de l'arachide (*Arachis hypogaea* L.) cultivé au Sénégal. Thèse. Université de Paris VII, 282p.
- ANNEROSE, D.J.M. (1991). Caractérisation de la sécheresse agronomique en zone semi-aride. II. Evaluation des formes de sécheresse agronomique de l'arachide au Sénégal par simulation du bilan hydrique de la culture. *Oléagineux*, **46** (2), pp61-65.
- BERNARD, B., DANIEL, C. (1971). Economie de l'eau en jeunes palmeraies sélectionnées du Dahomey. Castration et *sol* nu. *Oléagineux*, **26**, p 4.
- CALIMAN, J.P (1992). Oil palm and water deficit, production, adapted cropping techniques. *Oléagineux*, **47**, p5.
- CALIMAN, J.P., De KOCHKO, J.P. (1987). A few crop techniques and special improvements on oil palm plantations to limit erosion and water runoff. *Oléagineux*, **42**, p3.
- CHAILLARD, H., DANIEL, C., HOJETO, V. et OCHS, R. (1983). Oil palm and coconut irrigation ; a 900 ha «experiment» in the Benin People's Republic. *Oléagineux*, **38**, p 10.
- CORNAIRE B. (1990). Rapport périodique d'avancement des travaux n°2. CEC Contract TS2A-0238 – M (CD). (Non publié)
- CORNAIRE B. (1992). Rapport périodique d'avancement des travaux n°5. CEC Contract TS2A-0238 – M (CD). (Non publié)
- CORNAIRE, B., DANIEL, C., ZUILY-FODIL, Y. et LAMADE (1994). Le comportement du palmier à huile sous stress hydrique. Données du problème, premiers résultats et voie de recherches. *Oléagineux*, **49**, pp 1-12.
- DANIEL, C., De TAFFIN, G. (1974). Conduite des jeunes palmiers en zones sèches au Dahomey. *Oléagineux*, **28**, p 5.
- De TAFFIN, G., DANIEL, C. (1976). First results from a trial of slow irrigation on Oil Palm. *Oléagineux*, **31**, p10.
- DUFRENE, E. (1989). Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile. Thèse de Doctorat. Orsay : Université de Paris-Sud.
- GARDNER, R.W. (1973). Internal water status and plant responses in relation to external water regime. In «Plant response to climatic factors». *Proceeding of Uppsala symposium*. UNESCO, pp221-225.
- GOLLAN, T., TURNER, N.C. et SHULZE, E.D. (1985). The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. III. In the sclerophyllous woody species *Nerium Oleander*. *Oecologia*, **65**, pp 356-362.
- HALL, A.E. (1981). Adaptation of annual plants to drought in relation to improvements in cultivar. *Hortscience*, **16**(1), pp 37-38.
- IHNCKLEY, T.M. et CEULEMANS, R. (1989). Current focuses in woody plant water relation and drought resistance. In «Forest tree physiology». pp 317-324. DREYER E. et coll. (eds). Elsevier, Paris/INRA. *Ann. Sci. For.* **46** (suppl.), pp 317-324.
- HOUSSOU, M. (1985). Amélioration du palmier à huile (*Elaeis guineensis* J.) en zone peu humide. Résultats récents obtenus au Bénin. Thèse de Doctorat. Université de Paris-Sud
- HOUSSOU, M., CORNAIRE, B., OMORE, A. et ADJE, I. (1992). Sélection pour la résistance à la sécheresse du palmier à huile, Montpellier : ISOPB.
- KHALFAOUI, J.L. et ANNEROSE, D.J.M. (1987). Création variétale d'arachide adaptée aux contraintes pluviométriques des zones semi-arides. In «Actes du symposium : Agrométéorologie de l'arachide» ICRIAT, OMN, F.A.O., Août 1988, Niamey, pp127- 134

- IEVITI, J. (1972). Responses of plants to environmental stresses. New-York Academic Press, 687 p.
- IEVITI, J., SULLIVAN, C.Y. et KRULL, E. (1960). Some problems in drought resistance. *Bull. Res. Coun. Israël*, 80, pp173-180.
- MAILLARD, G., DANIEL, C. et OCHS, R. (1974). Analyse des effets de la sécheresse sur le palmier à huile. *Oléagineux*, 29, pp 8-9.
- MAY, L I-I. et MILTHORPE, F.L. (1962). Drought resistance of crop plants. *Field Crop Abstr.*, 15, pp 171-179.
- MONTEIRO De PAULA, F., PHAM THI, A.T., VIEIRA Da SILVA, J.-B., JUSTIN, A.M., DEMANDRE, C et MAZLIACK, P. (1990). Effect of water stress on the species composition of polar lipids from *Vigna unguiculata* L. leaves. *Plant Sciences*, 66, pp 185-193.
- MONTEIRO De PAULA, F., PHAM THI, A.T., ZUILY-FODIL, Y., FERRARI-ILIOU, R., VIEIRA Da SILVA, J.-B. et MAZLIACK, P. (1993). Effect of water stress on the biosynthesis and degradation of polyunsaturated lipid molecular species in leaves of *Vigna unguiculata* L. *Plant physiology and Biochemistry*, 31(5), pp707-715
- PASSIOURA J. B. (1982). The role of root system characteristics in the drought resistance of crop plants. In «Drought resistance in crop with emphasis on rice». Los Banos (Phillipines) : IRRI, pp 71-82
- PHAM THI A.T. (1984). Action de la sécheresse sur les lipides foliaires des feuilles de cotonnier (*Gossypium hirsutum* L.). *Bull. Soc. Bot. FR.*, 131, p 89-97.
- PHAM THI A.T., J. Da VIERA SILVA, MAZLIACK P. (1990). The role of membrane lipids in plant resistance to water stress. *Bulletin de la Société de Botanique Française*, 137, pp 99-114.
- R AMUSSON E.M. (1987). The prediction of drought : a meteorological perspective. *Endeavour New Series*, vol 11, pp175-182.
- ROY-MACAULEY H., ZUILY-FODIL, Y., KIDRIC, M., PHAM THI, A.T. et VIEIRA DA SILVA J.-B. (1992). Effect of water stress on proteolytic activities of cell compartments of *Phaseolus* and *Vigna* leaves from sensitive and resistance plants. *Physiol. Plant.*, 85, pp 90-96.
- TURNER, N. C. (1986). Adaptation to water deficits : A changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13, pp 175-190.
- TURNER, N.C. (1979). Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants. In «Stress physiology of crop plants». MUSSEL H. et R.C. STAPLES (eds), Wiley interscience, New-York. Pp 343-372.
- TURNER, N.C., SCHULZE, E.D. et GOLAN, T. (1985) ; The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficit and soil water content. II. In the meso phytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 65, pp348-355.
- TURNER, N.C., 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 and P.J KRAMER eds., Wiley and Sons, pp 87-103.
- VIEIRA DA SILVA, J.B., NAYLOR, A.W. et KRAMER, P.J. (1974). Some ultrastructural and enzymatic effects of water stress in cotton (*Gossypium hirsutum* L.) leaves. *Proc. Nation. Acad. Sci. Usa*, pp3243-3247.

64. Percentage requested from the Community

The percentage of the total cost requested by each participant from the European Community for this project. The percentage, which can be requested from the European Community, depends on the funding model used by the organisations, the type of project and the country of the participant.

Organisations using the full cost model or the full cost, flat overhead rate model can request up to 50% of the total eligible costs for research projects and up to 35% of the total eligible costs for demonstration projects.

Organisations using the additional cost model can request at 100% of the total additional eligible costs for the project, irrespective of whether it is a research or demonstration project.

As a rule, EC contributions can only be requested by participants from Member States and Associated States. For participants from countries, which do not qualify for EC Contribution, the percentage for EC contribution is set to zero (0).

For cases where participants from other countries may receive EC Contribution, please refer to the relevant Guide for Proposers for details on which countries can receive EC contribution.

For specific programme INCO see Annex 4 of Appendix 1.

Please keep in mind that the percentage may need to be adjusted in individual cases to comply with the Community Framework for State Aid for R&D (O.J. C 45, 17.2.1996) and with article 8 of the WTO Agreement on subsidies and countervailing measures (O.J. L 336, 23.12.1994).

This implies that other public funding for the proposed project, already obtained or which will be requested from other public funding sources, added to the financing requested from the Community Research Programme, does not exceed the ceilings provided in the aforementioned texts

65. Requested contribution from the Community

The contribution requested from the Community in euro, calculated as the product of the multiplication of the total estimated eligible costs by the percentage requested.

66. Total

The sum of each cost category from the rows above including row 50, total co-ordinator costs, but not row 48 and 49.