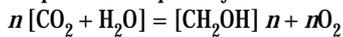


Mesure des échanges gazeux foliaires chez le cocotier

Braconnier S.

CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

La photosynthèse est la réduction du gaz carbonique de l'air en substances carbonées, grâce à l'utilisation de l'énergie lumineuse. Seuls les végétaux verts et quelques bactéries possèdent cette capacité à photosynthétiser des glucides qui constituent la matière première indispensable à la croissance et au développement des différents organes. L'équation globale simplifiée de la photosynthèse est :



Pour étudier et comprendre le fonctionnement d'une plante, la connaissance de son activité photosynthétique et de ses variations, en fonction des paramètres écologiques, est primordiale.

Chez le cocotier, par exemple, il est très important de connaître la photosynthèse d'une palme et son évolution en fonction de son rang, des conditions climatiques, de sa disponibilité en eau...

Bien que le phénomène essentiel de la photosynthèse soit l'assimilation du CO_2 , c'est le rejet concomitant d'oxygène qui a été le premier mis en évidence. Les premières techniques de mesure de la photosynthèse cherchaient donc à quantifier l'oxygène produit par la réaction.

Depuis, on a développé d'autres techniques comme l'emploi d'isotopes, et la mesure physique ou dynamique du CO_2 .

La méthode la plus employée au champ aujourd'hui consiste à détecter le CO_2 émis, au moyen d'un analyseur de gaz à infrarouge Irga (*Infra-Red Gaz Analyser*).

Sur le palmier à huile

Cette technique a été utilisée pour la première fois en 1986, sur le palmier à huile en Côte d'Ivoire (Dufrène, 1989). L'équipement comprenait un analyseur IRGA de marque ADC (Analytical Development Company Ltd) modèle LCA2, équipé d'une chambre d'assimilation ADC, de type

PLC(N) (*Parkinson Leaf Chamber for narrow material*). Plusieurs campagnes de mesures ont ensuite été réalisées avec un équipement semblable, sur palmier (Lamade, 1996) et sur cocotier (Braconnier, 1998), en Côte d'Ivoire (Dufrène et Saugier, 1993; Repellin, 1994), en Indonésie (Lamade et Setiyo, 1996) et au Bénin (Cornaïre *et al.*, 1994).

Les réglages étaient toujours les mêmes : le débit d'air envoyé dans la pince était fixé à une valeur faible de 12 l.h^{-1} et la surface concernée par la mesure était de $11,35 \text{ cm}^2$ (soit la totalité de la surface de la chambre de mesure). Ces réglages avaient pour but d'obtenir une différence importante entre la teneur en CO_2 de l'air entrant et celle de l'air sortant de la chambre. Les résultats obtenus étaient très satisfaisants.

Sur le cocotier

De nouvelles campagnes d'observations sur le cocotier ont commencé, en 1993, dans le Pacifique Sud. Cette fois, l'appareillage comprenait un analyseur IRGA ADC modèle LCA4 équipé d'une chambre ADC de type PLC4(N).

Les premières mesures ont été réalisées sur des cocotiers âgés de 6 ans, lors d'une période relativement sèche. En utilisant les mêmes réglages que précédemment, il était impossible d'obtenir une valeur stable des paramètres relatifs aux échanges gazeux. En effet, après avoir atteint une valeur maximale, l'assimilation nette (A) diminuait ensuite régulièrement avec le temps (figure 1). Une évolution très comparable était observée pour la mesure de la conductance stomatique (Gs) et la transpiration (E).

Pourtant, des mesures analogues réalisées en pépinière, sur des plantules âgées de 18 mois, conduisaient à des résultats corrects, avec des mesures de A, Gs et E stables dans le temps (figure 2). La seule différence

d'équipement entre les deux séries de mesures était la surface de la foliole introduite dans la chambre. En effet, dans le cas de l'étude sur les plantules, la faible largeur des folioles imposait de travailler sur des surfaces foliaires couvrant la moitié de la surface de la chambre, soit 6 cm^2 environ, au lieu des $11,35 \text{ cm}^2$ habituels.

Après avoir éliminé différentes hypothèses, il a semblé probable qu'il pouvait y avoir un problème de stabilité de température foliaire.

Différences Côte d'Ivoire-Vanuatu

L'analyseur LCA4 possède un logiciel intégré, effectuant instantanément le calcul de l'assimilation nette, de la conductance stomatique et de la transpiration. Pour effectuer ces calculs, il est nécessaire de configurer l'équipement en choisissant différentes options par l'intermédiaire du logiciel. Ainsi, la température foliaire peut être obtenue par :

- l'estimation à partir d'un calcul du bilan d'énergie ;
- la mesure directe (lorsque la pince est équipée d'un thermocouple) ;
- ou présélectionnée par l'utilisateur, lorsque l'appareil opère en conditions contrôlées.

Lors de la première série de mesures, les températures étaient estimées par le bilan d'énergie ; ce paramètre semblait stable car les valeurs calculées par le logiciel ne variaient que de quelques dixièmes de degré (figure 3). Cependant, au cours de nouvelles séries d'observations, il est apparu que ces variations sont en fait plus importantes : en fin de mesure, rien qu'au toucher, il était possible de constater que la température des tissus introduits dans la chambre était singulièrement supérieure à celle du reste de la foliole, alors que les valeurs calculées par l'appareil restaient stables.

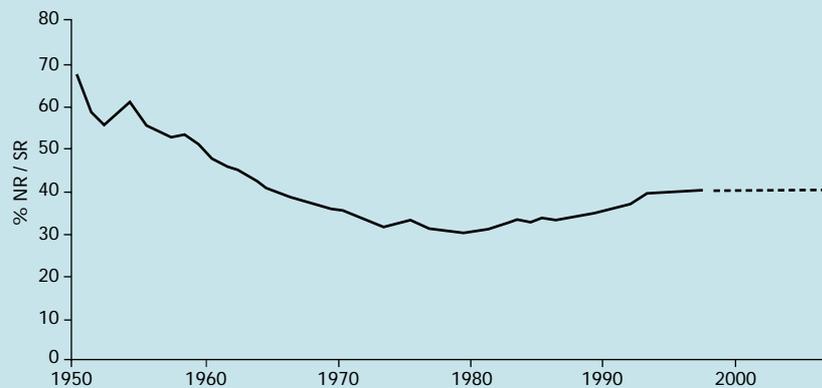


Figure 1. Variation de l'assimilation (A), de la conductance stomatique (Gs) et de la transpiration (E) en fonction du temps. (Cocotiers âgés de 6 ans, débit de l'air = 12 l.h⁻¹, surface introduite dans la chambre = 11,35 cm²).
Variations in assimilation (A), stomatal conductance (Gs) and transpiration (E) over time.
(Six-year-old coconut palms, air flow = 12 l.h⁻¹, area placed in chamber = 11.35 cm²).
 Variación de la asimilación (A), de la conductancia estomática (Gs) y de la transpiración (E) respecto al tiempo. (Cocoteros con 6 años de edad, capacidad del aire = 12 l.h⁻¹, superficie introducida en la cámara = 11,35 cm²).

Cet échauffement des tissus peut s'expliquer par le rayonnement lumineux très intense qui règne dans le Pacifique. En Côte d'Ivoire, les valeurs maximales de PAR¹ ne dépassent pas 1 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Repellin, 1994), alors qu'au Vanuatu, les valeurs sont souvent supérieures à 2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Braconnier, 1998). Ainsi, les tissus insérés dans la chambre absorbent beaucoup plus d'énergie au Vanuatu qu'en Côte d'Ivoire. Et comme le débit d'air dans la chambre est relativement faible, il ne parvient pas à dissiper cette énergie. Il en résulte une

augmentation de la température des tissus exposés.

Cette surchauffe des tissus ne s'était pas produite lors des mesures sur plantules âgées de 18 mois, certainement parce que la surface introduite dans la pince était alors réduite à la moitié de la surface normale et absorbait donc beaucoup moins d'énergie ; la ventilation de la chambre devait suffire à maintenir une température stable des tissus.

Nouvelle procédure

Le protocole de mesure a été modifié de façon à diminuer les risques de surchauffe. Le débit d'air envoyé dans la chambre de

mesure a été doublé (de 12 à 24 l.h⁻¹) et la surface exposée réduite de moitié (de 11,35 à environ 6 cm²). De plus, comme les résultats précédents mettaient en cause l'estimation de la température par le bilan d'énergie, la pince a été équipée d'un thermocouple, de façon à mesurer la température de la foliole de manière plus précise.

Une nouvelle série de mesures a été réalisée sur des cocotiers adultes. Dans ces conditions, les mesures d'assimilation, de conductance stomatique, de transpiration et de température foliaire atteignaient des valeurs qui restaient stables au cours du temps (figure 4). Cette configuration de

¹ Photosynthetically active radiation

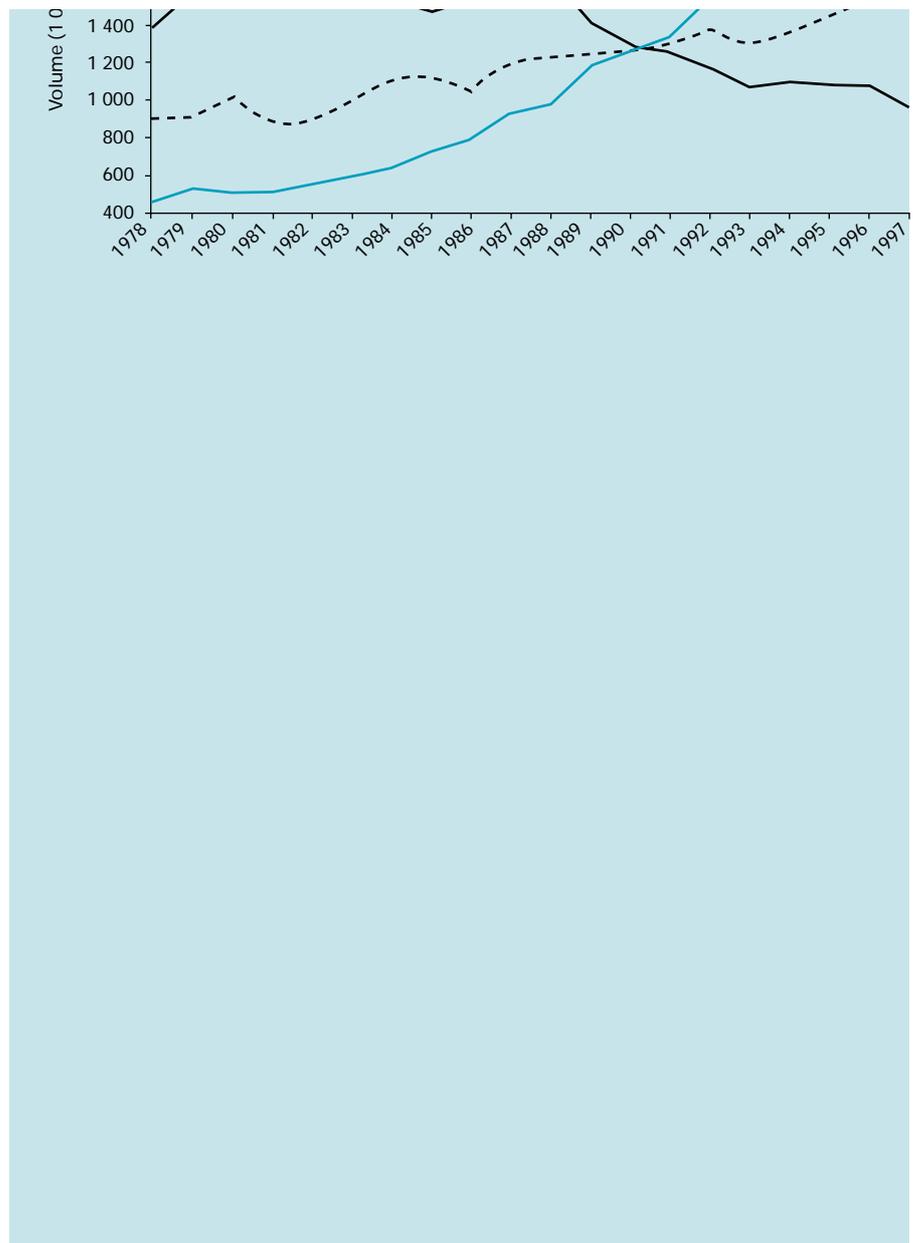


Figure 2. Variations de l'assimilation (A), de la conductance stomatique (Gs) et de la transpiration (E) en fonction du temps. (Cocotiers âgés de 18 mois, débit de l'air = 12 l.h⁻¹, surface introduite dans la chambre = 6 cm²).
Variations in assimilation (A), stomatal conductance (Gs) and transpiration (E) over time. (18-month-old coconut palms, air flow = 12 l.h⁻¹, area placed in chamber = 6 cm²).
 Variaciones de la asimilación (A), de la conductancia estomática (Gs) y de la transpiración (E) respecto al tiempo. (Cocoteros con 18 meses de edad, capacidad del aire = 12 l.h⁻¹, superficie introducida en la cámara = 6 cm²).

l'analyseur a été adoptée pour toutes les mesures ultérieures.

Il est important de signaler que, dans ces conditions, la première mesure correcte de l'assimilation est obtenue au bout d'une minute environ, alors que pour la conductance et la transpiration, il faut attendre une minute et demie pour atteindre l'équilibre à l'intérieur de la chambre (figure 4).

Ces problèmes de mesure liés à la surchauffe des tissus étant résolus, la meilleure façon de procéder pour étudier les échanges gazeux foliaires chez le cocotier a été recherchée.

La taille des arbres pose fréquemment un problème majeur car il n'est pas com-

mode d'effectuer les mesures *in situ*, dans la couronne de feuilles, à plusieurs mètres de hauteur. La possibilité de prendre la mesure au sol, immédiatement après excision des folioles, a donc été étudiée.

L'évolution des échanges gazeux foliaires, sur cocotiers adultes, après excision des folioles, a été suivie. Les résultats montrent qu'après excision, la photosynthèse reste stable pendant les deux premières minutes, puis diminue régulièrement (figure 5). Ces observations ont été faites alors que l'alimentation en eau n'était pas limitante, en début de journée et en perturbant le moins possible l'environnement lumineux de la foliole. On peut donc

considérer que ce délai de deux minutes est un maximum, car il a été obtenu dans des conditions idéales pour éviter une réaction des stomates.

Pour pouvoir quantifier la photosynthèse au sol sur foliole excisée, la mesure doit être obtenue en moins de deux minutes. Or, d'après les résultats présentés plus haut, le temps nécessaire pour obtenir une première valeur représentative de A est d'une minute environ. Dans le meilleur des cas, il reste donc un laps de temps maximal d'une minute pour récupérer la foliole après excision, l'introduire dans la pince et la laisser

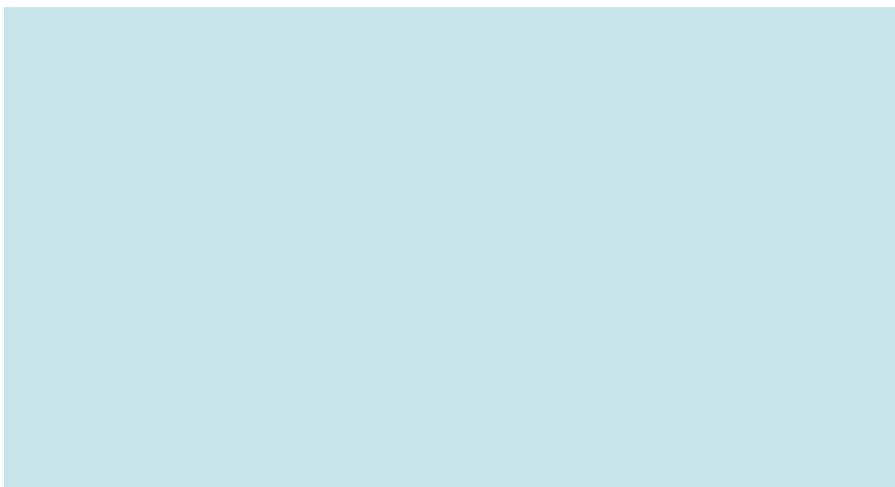


Figure 3. Evolution de la température foliaire (T_f) (estimée par le bilan d'énergie) en fonction du temps.
(Cocotiers âgés de 6 ans, débit de l'air = 12 l.h^{-1} , surface introduite dans la chambre = $11,35 \text{ cm}^2$).
Changes in leaflet temperature (T_f) (estimated via the energy balance) over time.
(Six-year-old coconut palms, air flow = 12 l.h^{-1} , area placed in chamber = 11.35 cm^2).
Evolución de la temperatura foliar (T_f) (estimada por el balance de energía) respecto al tiempo.
(Cocoteros con 6 años de edad, capacidad del aire = 12 l.h^{-1} , superficie introducida en la cámara = $11,35 \text{ cm}^2$).

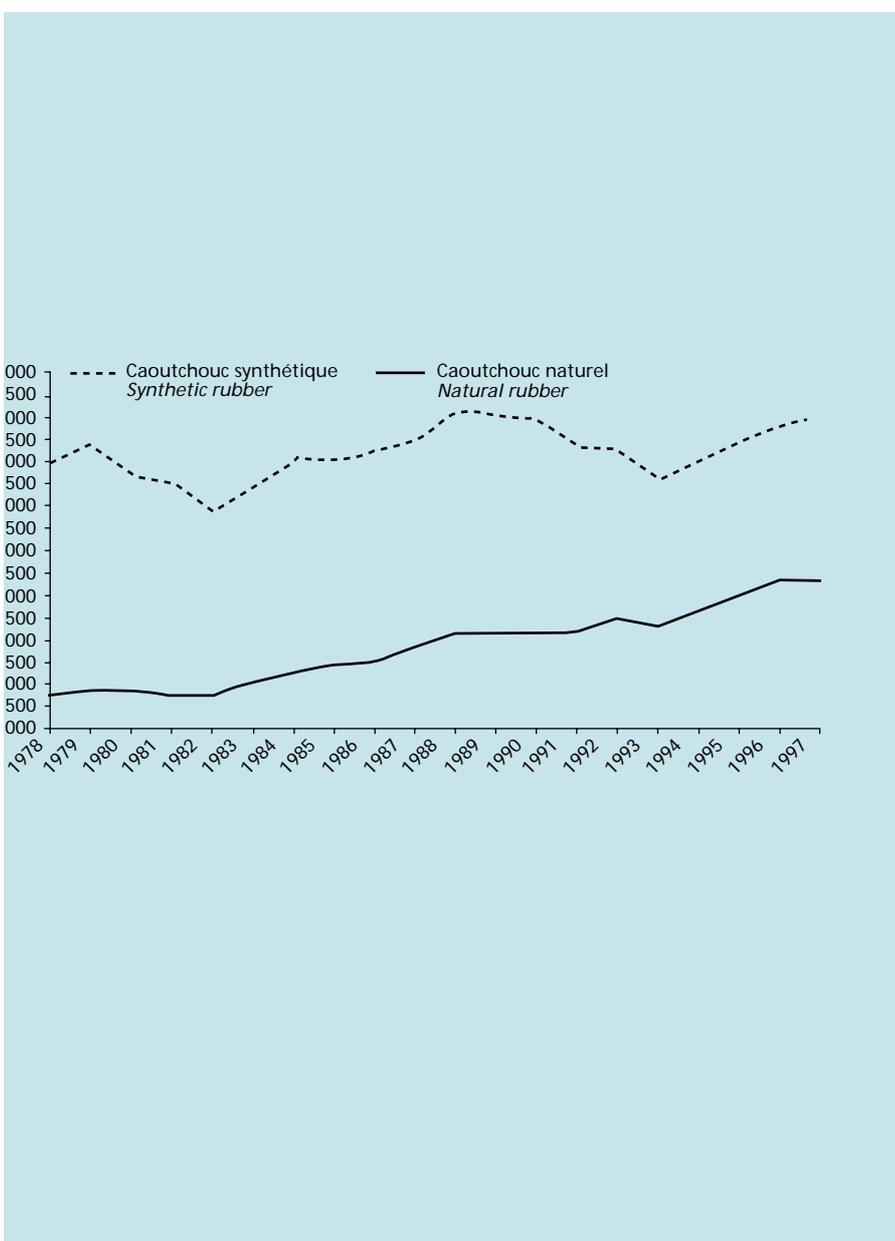


Figure 4. Variations de l'assimilation (A), de la conductance stomatique (G_s), de la transpiration (E) et de la température foliaire (T_f) en fonction du temps.
(Cocotiers âgés de 6 ans, débit de l'air = 24 l.h^{-1} , surface introduite dans la chambre = 6 cm^2).
Variations in assimilation (A), stomatal conductance (G_s), transpiration (E) and leaflet temperature (T_f) over time.
(Six-year-old coconut palms, air flow = 24 l.h^{-1} , area placed in chamber = 6 cm^2).
Variación de la asimilación (A), de la conductancia estomática (G_s), de la transpiración (E) y de la temperatura foliar (T_f) con relación al tiempo.
(Cocoteros con 6 años de edad, capacidad del aire = 24 l.h^{-1} , superficie introducida en la cámara = 6 cm^2).

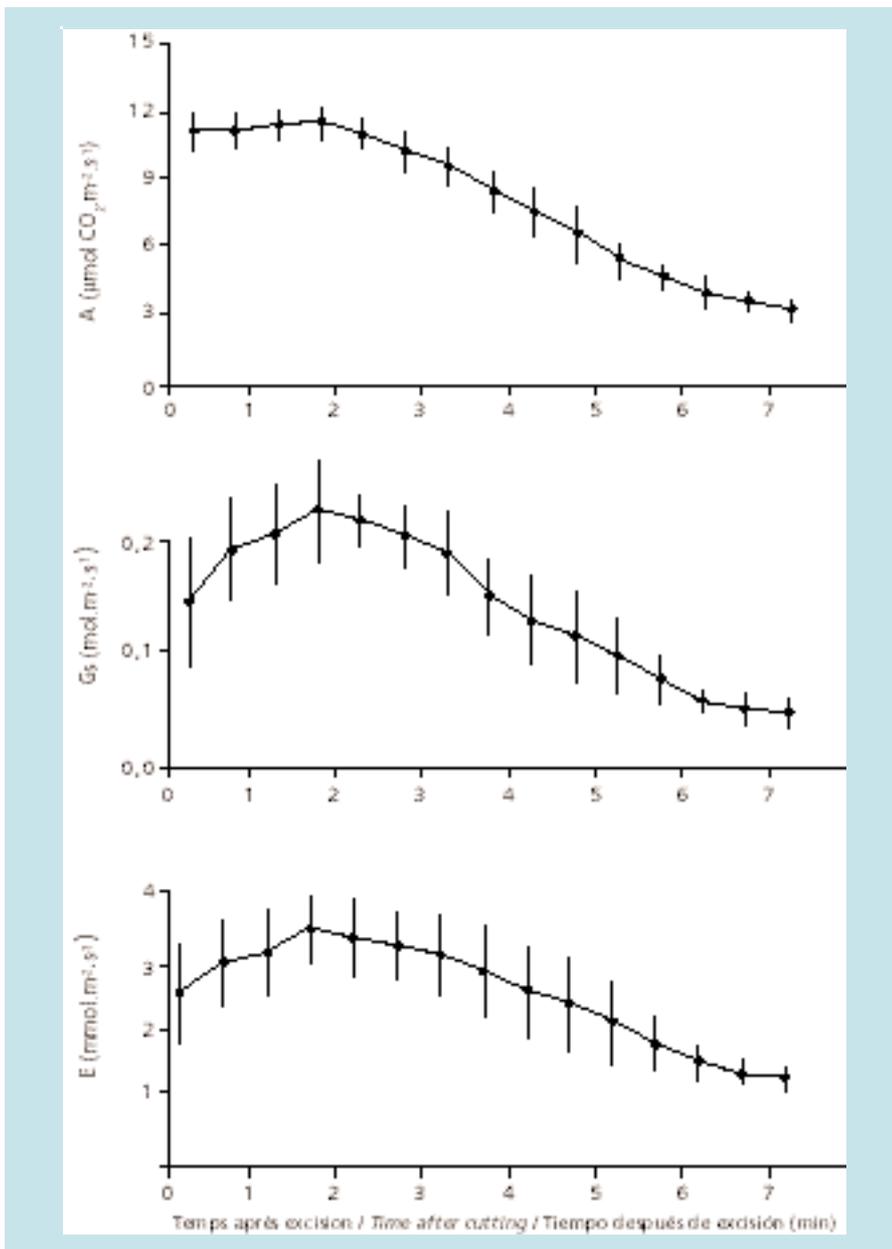


Figure 5. Variation de l'assimilation (A), de la conductance stomatique (Gs) et de la transpiration (E) après excision de la foliole. (Cocotiers âgés de 6 ans, débit = 24 l.h⁻¹, surface introduite dans la chambre = 6 cm²).
Variations in assimilation (A), stomatal conductance (Gs) and transpiration (E) after cutting the leaflet. (Six-year-old coconut palms, air flow = 24 l.h⁻¹, area placed in chamber = 6 cm²).
 Variación de la asimilación (A), de la conductancia estomática (Gs) y de la transpiración (E) después de excisión del foliolo. (Cocoteros con 6 años de edad, capacidad = 24 l.h⁻¹, superficie introducida en la cámara = 6 cm²).

s'équilibrer avec ses nouvelles conditions climatiques, notamment l'ensoleillement. Ce délai nous semble un peu trop court et, en tout état de cause, il est préférable d'effectuer les mesures d'assimilation *in situ* plutôt que de travailler sur folioles excisées. De même, les valeurs de la conductance stomatique et de la transpiration, mesurées après excision, ne restent pas stables : immédiatement après, elles augmentent légèrement, pour diminuer ensuite régulièrement (figure 5). Là encore, il n'est pas envisageable de mesurer ces paramètres au sol, sur folioles excisées.

Conclusion

Avec ce type d'équipement, le travail dans la couronne, sans excision des folioles, reste, pour le moment, la seule technique fiable pour mesurer les échanges gazeux foliaires du cocotier.

L'autoanalyseur portable ADC, modèle LCA4, relié à une chambre de mesure PLC4(N), est donc un équipement adapté pour l'étude des échanges gazeux sur cocotier (photo 1). Cette méthode permet l'obtention de mesures fiables des paramètres, à condition de respecter les recommandations suivantes, surtout lorsque l'on

travaille sous des rayonnements de forte intensité :

- le débit d'air envoyé dans la chambre de mesure doit être assez élevé, de l'ordre de 24 l environ ;
- la partie de la foliole introduite dans la pince doit occuper la moitié de la surface totale de la fenêtre de la chambre, soit 6 cm² environ ;
- la mesure doit être faite *in situ* (photo 2). L'excision de la foliole pour une mesure au sol n'est pas envisageable ;
- le délai d'obtention de la mesure après avoir introduit la foliole doit être d'environ une minute et demie. ■

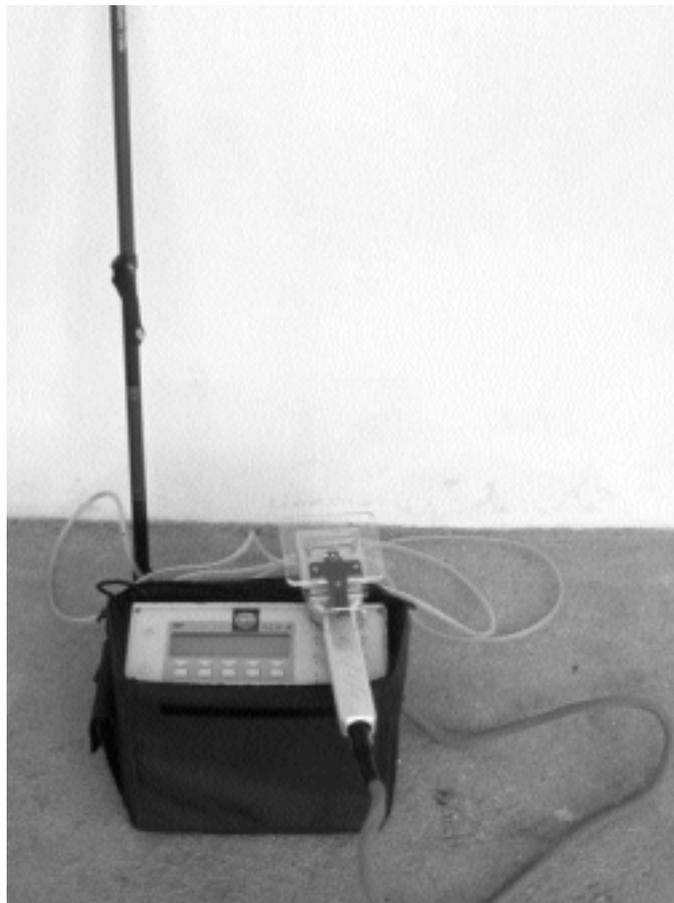


Photo 1.
L'autoanalyseur portable ADC, modèle LCA4, relié à une chambre de mesure PLC4(N).
ADC LCA4 autoanalyser, linked to a PLC4(N) measuring chamber.
El autoanalizador portátil ADC, modelo LCA4, conectado con una cámara de medición PLC4(N).

S. Braconnier



Photo 2.
Mesure dans la couronne du cocotier.
Taking measurements in a coconut palm leaf crown.
Medición en la corona del cocotero.

S. Braconnier

Remerciements

Nous remercions le Centre agronomique de recherche et de formation du Vanuatu où ont été effectuées la plupart des observations et mesures.

Bibliographie / References / Bibliografía

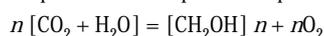
- BRACONNIER S., 1998. Premiers résultats sur les échanges gazeux foliaires chez le cocotier. Un système de culture en association avec le cocotier. Modèle de fonctionnement et d'analyse économique. *In* : Compte rendu du séminaire du 5 au 9 décembre 1994, Vanuatu. Vanuatu, Centre agronomique de recherche et de formation du Vanuatu, p. 25-38 (document interne).
- CORNAIRE B., DANIEL C., ZUILY-FODIL Y., LAMADE E., 1994. Le comportement du palmier à huile sous stress hydrique. Données du problème, premiers résultats et voies de recherches. *Oléagineux* 49 (1) : 1-12.
- DUFRENE E., 1989. Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse de doctorat, université Paris XI, Orsay, France, 156 p.
- DUFRENE E., SAUGIER B., 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit and leaf age. *Functional Ecology* 7 : 97-104.
- LAMADE E., 1996. Palmier à huile : mesures de la photosynthèse et de la respiration. *Plant. Rech. Dév.* 3 (1) : 23-29.
- LAMADE E., SETIYO E., 1996. Variation in maximum photosynthesis of oil palm in Indonesia : comparison of three morphologically contrasting clones. *Plant. Rech. Dév.* 3 : 429-438.
- REPELLIN A., 1994. Influence du déficit hydrique sur la physiologie des palmes de diverses variétés de cocotier (*Cocos nucifera* L.) : évolution des paramètres hydriques, des échanges gazeux et de la composition lipidique des membranes. Thèse de doctorat, université Paris VII Denis Diderot, Paris, France, 242 p.

Measuring leaf gas exchanges in coconut

Braconnier S.

CIRAD-CP, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

Photosynthesis is the reduction of the carbon dioxide in the air to form carbon-based substances, fuelled by light energy. Only green plants and some bacteria have this ability to photosynthesize carbohydrates, which are the essential raw material for the growth and development of their different organs. The simplified overall equation for photosynthesis is:



To study and understand plant functioning, it is essential to identify the plant's photosynthesis capacity and its variations in line with ecological factors.

In coconut, for instance, it is extremely important to know the photosynthesis capacity of a frond and the variations according to rank, climatic conditions, water availability, etc.

Although the underlying phenomenon in photosynthesis is CO_2 assimilation, it was the accompanying oxygen emission that was first detected. The first photosynthesis measurement techniques thus aimed to quantify the oxygen produced by the reaction.

Since then, other techniques have been developed, such as the use of isotopes and physical or dynamic CO_2 measurement.

The method most widely used in the field nowadays consists in detecting emitted CO_2 using an infra-red gas analyser (IRGA).

Oil palm

This technique was first used in 1986, on oil palms in Côte d'Ivoire (Dufrène, 1989). The equipment comprised an ADC (Analytical Development Company Ltd.) LCA2 IRGA fitted with an ADC PLC(N) (Parkinson Leaf Chamber for Narrow material). Several sets of measurements were subsequently taken with similar equipment, on oil palm (Lamade, 1996) and coconut (Braconnier, 1998), in Côte d'Ivoire (Dufrène and Saugier, 1993; Repellin, 1994), Indonesia (Lamade and Setiyo, 1996) and Benin (Cornaire *et al.*, 1994).

The settings were identical: the air flow into the chamber was low — 12 l.h^{-1} — and the area measured 11.35 cm^2 (i.e. covering the whole of the measuring chamber). These settings were intended to ensure a significant difference between the CO_2 of the air on entering and on leaving the chamber. The results obtained were highly satisfactory.

Coconut

Further observations on coconut were begun in the South Pacific in 1993. This time, an ADC LCA4 IRGA fitted with an ADC PLC4(N) chamber was used.

The first measurements were made on six-year-old coconut palms, during a relatively dry period. With the same settings as before, it proved impossible to obtain a stable value for the parameters relating to gas exchanges. In effect, after reaching a maximum, nett assimilation (A) subsequently decreased steadily as time went on (figure 1). A highly comparable trend was observed for stomatal conduction (Gs) and transpiration (E).

However, similar measurements on 18-month-old seedlings in the nursery provided satisfactory results, with stable A, Gs and E measurements over time (figure 2). The only difference between the two sets of measurements was the area of the leaflet placed in the chamber. In effect, in the seedling study, the narrowness of the leaflets meant that the leaflet area covered just half the area of the chamber, i.e. roughly 6 cm^2 , rather than the usual 11.35 cm^2 .

After dismissing various hypotheses, it looked likely that there was a problem of leaflet temperature stability.

Differences between Côte d'Ivoire and Vanuatu

The LCA4 analyser has an inbuilt software that instantly calculates nett assimilation, stomatal conductance and transpiration. To carry out these calculations, the equipment has to be set by choosing different options in the software. For instance, leaflet temperature can be determined by:

- estimation based on calculating the energy balance;
- direct measurement (if the clamp is fitted with a thermocouple);
- or preselected by the user, if used under controlled conditions.

In the first set of measurements, the temperature was estimated using the energy balance; the parameter appeared to be stable, as the values calculated by the software varied by just a few tenths of a degree (figure 3). However, in subsequent sets of measurements, it appeared that the variations became more significant: on completion, merely by touching,

it was clear that the tissues placed in the chamber were much warmer than the rest of the leaflet, whereas the values calculated by the apparatus remained stable.

This heating of the tissues can be put down to the very intense light radiation that prevails in the Pacific. In Côte d'Ivoire, maximum PAR¹ values do not exceed $1\,800 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Repellin, 1994), whereas in Vanuatu, they are often over $2\,000 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Braconnier, 1998). The tissues placed in the chamber thus absorbed much more heat in Vanuatu than in Côte d'Ivoire, and as the air flow in the chamber was relatively low, it was not sufficient to dissipate the heat. This resulted in an increase in the temperature of the exposed tissues.

The tissues of the 18-month-old seedlings did not overheat, no doubt because the area placed in the chamber was half the normal size, hence it absorbed much less heat; chamber ventilation was thus sufficient to ensure stable tissue temperature.

New procedure

The measurement protocol was modified to reduce the risks of overheating. The air flow into the chamber was doubled (from 12 to 24 l.h^{-1}) and the exposed area halved (from 11.35 to roughly 6 cm^2). Moreover, as the previous results had cast doubt on the reliability of measuring the temperature based on the energy balance, the clamp was fitted with a thermocouple so as to measure leaflet temperature more accurately.

A new set of measurements was made on adult coconut palms. Under these conditions, the assimilation, stomatal conductance, transpiration and leaflet temperature measurements reached values that remained stable over time (figure 4). This analyser configuration was retained for all subsequent measurements.

It is important to point out that under this conditions, the first satisfactory assimilation measurement is obtained after around a minute, whereas for conductance and transpiration, it takes a minute and a half for an equilibrium to be reached inside the chamber (figure 4).

Once the problems linked to tissue overheating had been solved, we moved on to

¹ Photosynthetically Active Radiation

look into the best way of studying leaf gas exchanges in coconut.

Palm size is often a major problem, as it is not easy to take measurements *in situ*, in the leaf crown, several metres above the ground. We therefore looked into the possibility of taking measurements at ground level, immediately after cutting the leaflets.

We monitored leaf gas exchanges in adult palms after cutting the leaflets. The results showed that after cutting, photosynthesis remained stable for the first two minutes and then fell steadily (figure 5). These observations were made under non-limiting water supply conditions, early in the day, taking care to disrupt leaflet lighting conditions as little as possible. We can thus consider that this two-minute time lapse is a maximum, as the conditions were ideal for avoiding a stomatal reaction.

To quantify photosynthesis at ground level on cut leaflets, measurements have to be taken in under two minutes. However, if the results quoted above are anything to go by, it takes around a minute to obtain the first reliable A

value. At best, this leaves a minute in which to recover the leaflet after cutting, insert it into the chamber and leave it to reach an equilibrium under its new climatic conditions, particularly sunshine. This seems rather too short, and in any event, it is best to measure assimilation *in situ* rather than working with cut leaflets. Concerning stomatal conductance and transpiration, values measured after cutting are not stable: they increase slightly immediately afterwards, before falling steadily (figure 5). Again, these parameters cannot be measured on the ground on cut leaflets.

Conclusion

With this type of equipment, working in the crown, without cutting the leaflets, is still the only reliable way of measuring coconut leaf gas exchanges.

So, the ADC LCA4 autoanalyser, linked up to a PLC4(N) measuring chamber, is an appropriate device for measuring gas exchanges in coconut (photo 1). The method ensures reliable measurements, provided the following recommendations are followed, particularly

when working under very intense radiation conditions:

- the air flow into the measuring chamber has to be quite high: around 24 l;
- the part of the leaflet inserted into the chamber should cover around half the total area of the chamber window, i.e. around 6 cm²;
- measurements should be made *in situ* (photo 2). It is not a good idea to cut off the leaflet for measurement on the ground;
- it should take around a minute and a half to obtain the measurement after placing the leaflet in the chamber. ■

Acknowledgements

We should like to thank the Vanuatu Agricultural Research and Training Centre, where most of the observations and measurements were carried out.