

Photosynthèse et productivité du palmier à huile en liaison avec les facteurs climatiques

E. DUFRENE (1), R. OCHS (1), B. SAUGIER (2)

Résumé. — La mesure *in situ* des échanges gazeux foliaires, au moyen d'une chambre d'assimilation et d'un analyseur à infra-rouge portable, a permis d'étudier l'assimilation nette au sein d'une « lignée témoin » (L2T × D10D) et les variations avec l'âge de la feuille. D'autre part on a pu détailler l'influence des paramètres climatiques tels que le rayonnement visible (PAR), la température (T), et le déficit de pression partielle en vapeur d'eau de l'air (VPD). Ce travail a été mené en Côte-d'Ivoire, dans des conditions d'alimentation hydrique non limitantes. On a pu mettre en évidence une forte assimilation maximale ($23,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) peu sensible aux fortes températures (jusqu'à 38°C) ce qui est remarquable pour une espèce de type C_3 . De plus on a constaté une très forte sensibilité stomatique au VPD qui se traduit par une fermeture précoce et rapide des stomates pour un seuil inférieur à 1 kPa. La forte photosynthèse maximale mesurée associée au caractère pérenne du palmier à huile permettent d'expliquer les importantes productions de matière sèche enregistrées chez cette espèce. Les résultats obtenus complétés par des données bibliographiques ont permis de réaliser un modèle simple de bilan carboné. Ce dernier fonctionne à un pas de temps journalier et suppose l'absence de contraintes hydriques ou minérales. Il simule la pénétration du rayonnement dans le couvert végétal, l'assimilation du carbone, la respiration d'entretien, la respiration de croissance et l'accroissement des différents organes végétatifs (aériens et souterrains) et reproductifs. La production de régimes ($23 \text{ t}_{\text{poids frais}} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$) simulée par le modèle pour l'année 1988 rend bien compte des productions optimales enregistrées en Côte-d'Ivoire dans les expériences d'irrigation ou dans les zones basses quand l'alimentation hydrique est bonne et les apports d'engrais réguliers. Cette production reste cependant modeste devant les résultats obtenus sur certaines stations d'Asie du sud-est ($35 \text{ t}_{\text{poids frais}} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$). En plus de l'effet du VPD susceptible de réduire l'assimilation même en l'absence de déficit hydrique du sol ; le rayonnement reçu en Côte-d'Ivoire est faible de juin à octobre et particulièrement au mois d'août ce qui entraîne un déficit systématique du bilan carboné journalier au cours de cette période. La conjugaison de ces deux facteurs défavorables est susceptible d'expliquer les différences de production maximale qui existent entre l'Afrique de l'ouest et l'Asie du sud-est.

Mots clés : palmier à huile, photosynthèse, modélisation, productivité facteurs climatiques, radiation.

INTRODUCTION

Le palmier à huile est l'une des principales sources de matière grasse du monde tropical. Grâce aux progrès de la sélection et des techniques culturales, cette espèce pérenne présente, dans des conditions écologiques favorables, un rendement supérieur aux autres oléagineux. Le fort rythme de plantation et la bonne efficacité de production ont placé le palmier à huile au second rang mondial pour la production de corps gras.

La production maximale de régimes excède 30 t ha^{-1} en Asie du sud-est mais ne dépasse pas 24 t ha^{-1} en Afrique de l'ouest. Les études agronomiques ont mis en évidence l'effet dépressif de la saison sèche sur la production. Ceci n'explique pas la différence de production qui subsiste quand on irrigue les plantations en Afrique de l'ouest.

Il existe peu d'information concernant les effets des autres facteurs climatiques sur la production et ce travail a été entrepris pour mieux comprendre les relations Climat-Physiologie-Production. On a construit un modèle qui simule la photosynthèse du couvert et la respiration des différents organes. Toutes les mesures nécessaires à son fonctionnement ont été réalisées à la station de recherche IRHO/CIRAD de La Mé, à proximité d'Abidjan (Côte-d'Ivoire); elles ont porté sur une seule lignée (L2T × D10D).

LE MODÈLE

Le but était de réaliser un modèle simple et fonctionnel du système palmeraie dans lequel on a intégré les paramètres physiologiques indispensables sans pour autant compliquer le modèle à l'extrême.

Ce modèle peut être qualifié de préliminaire (Penning Devries, 1983), il reflète les connaissances scientifiques actuelles et quantifie différentes hypothèses susceptibles d'expliquer le fonctionnement du système. Sa mise en œuvre suppose une alimentation hydrique et minérale non limitante ce qui le situe au premier niveau de production défini par De Wit *et al.* (1982). Les facteurs pris en compte sont le climat (rayonnement, température, etc.), la répartition des assimilats et les processus physiologiques (photosynthèse, respiration).

A un instant donné, le système peut être défini par un ensemble de variables dont on distingue classiquement cinq types (De Wit *et al.*, 1978). La figure 1 montre la structure interne du modèle ; les codes utilisés sont ceux proposés par Forrester (1971) cité par De Wit *et al.* (1978). La liste des variables est présentée comme suit :

Annexe 1

A	Taux d'assimilation
Ainf	Taux d'assimilation pour PAR infini
K	Coefficient d'extinction du couvert
LAI	Indice foliaire
α	Rendement quantique
T	Température de l'air
Rg	Rayonnement global
PAR	Rayonnement visible
GR	Respiration de croissance
MR	Respiration d'entretien
LG	Croissance foliaire
SG	Croissance du stipe
RG	Croissance racinaire

(1) IRHO/CIRAD, Division

(2) Université Paris-Sud, Laboratoire Ecologie des Plantes. Bat. 362 91405 Orsay Cedex, France.

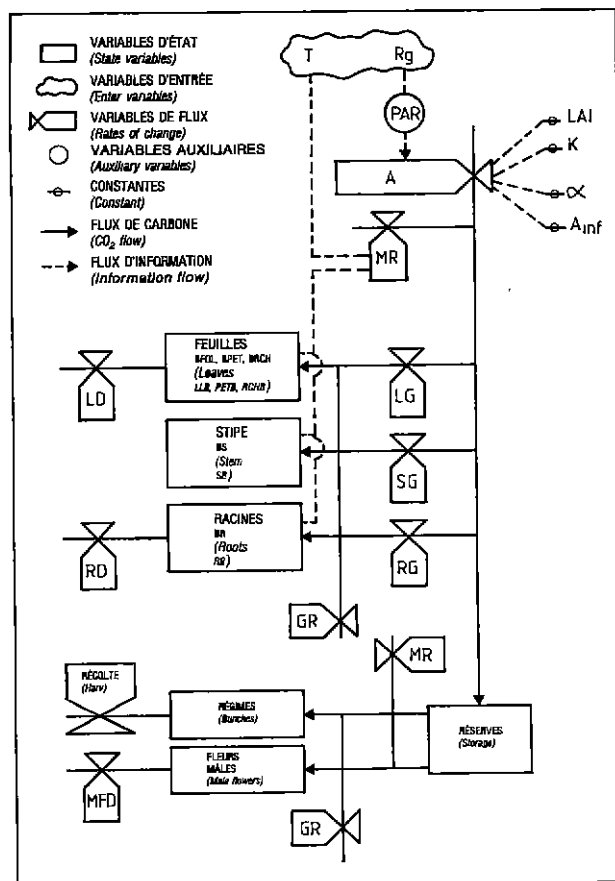


FIG. 1. — Schéma fonctionnel du modèle — (Relational diagram of the simulation model).

LLB	Biomasse de folioles
PETB	Biomasse de pétioles
RCHB	Biomasse de rachis
SB	Biomasse de stipe
RB	Biomasse de racines
BUNCHES	Biomasse de régimes
MALE	
FLOWERS	Biomasse d'inflorescences mâles
LD	Mort des feuilles
RD	Mort des racines
MFD	Mort des inflorescences mâles
HARV	Récolte des régimes

Rayonnement intercepté et assimilation du couvert

On peut considérer le couvert végétal comme fermé quand les palmiers atteignent l'âge de 6 ans. Sur notre parcelle d'étude, les palmiers sont âgés de 13 ans et forment un couvert continu dont l'indice foliaire (LAI), trouvé égal à 4,5, est supposé constant tout au long de l'année.

Le rayonnement visible (PAR) est mesuré, simultanément au sommet et sous le couvert (Fig. 2), au moyen de deux cellules au silicium (MACAM) connectées à une centrale de données (CAMPBELL). La proportion de rayonnement visible transmis varie avec la position du capteur au sol du fait de l'hétérogénéité du couvert, liée à la symétrie de plantation (143 a ha⁻¹ plantés en triangle). Le rayonnement transmis varie de 16,1 % à 1,2 mètre du stipe jusqu'à 17,5 % à 4,7 mètres avec une moyenne de 16,7 ± 3,8 sur 98 journées (une position par journée).

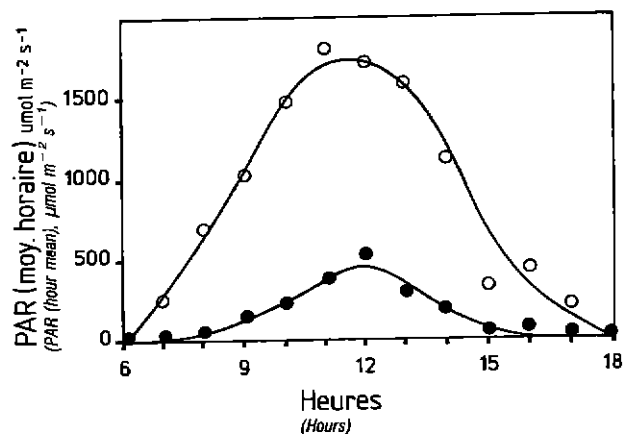


FIG. 2. — PAR au sommet (○) et à l'intérieur (●) du couvert — (Photosynthetically Active Radiation (PAR) at the top (○) and inside (●) the canopy).

On a utilisé le modèle classique proposé par Monsi *et al.* (1953) qui décrit l'extinction du rayonnement dans le couvert :

$$[I] \quad I_t = I_0 e^{-k \text{LAI}} \quad \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

où I_t est le PAR transmis, I_0 le PAR incident, LAI l'indice foliaire et K le coefficient d'extinction du rayonnement dans le couvert.

Le coefficient d'extinction journalier moyen sur 98 journées est de $0,401 \pm 0,010$. Cette valeur est faible par rapport aux résultats cités dans la littérature, Goudriaan (1977) donne une valeur moyenne de K égale à 0,7 pour différents couverts végétaux. Cependant le coefficient mesuré est supérieur aux résultats de Squire (1984) en Malaisie ($K = 0,31$) ainsi qu'à ceux de Breure (1987) ($K = 0,32$, LAI = 6,0) et de Gerritsma (1988) ($K = 0,33$, LAI = 6,4) en Papouasie Nouvelle-Guinée. Ce faible coefficient K apparaît donc comme une caractéristique du palmier à huile dont le feuillage n'est certainement pas réparti au hasard mais présente une structure en agrégats. Cette dernière trouve son origine dans le faible nombre de points de croissance foliaire, en effet il n'existe qu'un seul méristème par palmier.

La photosynthèse foliaire a été mesurée *in situ* à l'aide d'un analyseur portable (IRGA) et d'une chambre d'assimilation (ADC) (1). La réponse photosynthèse-éclairage est peu variable d'un individu à l'autre (Fig. 3) et peut être ajustée selon une hyperbole équilatère :

$$2 \quad A = (\alpha I_0 A_{\text{inf}}) / (\alpha I_0 + A_{\text{inf}}) \quad \mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

où α est le rendement quantique apparent (mol mol⁻¹), I_0 le PAR reçu par la feuille ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) et A_{inf} la photosynthèse pour un rayonnement infini ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

α varie peu avec le rang foliaire, il est pris comme la moyenne des efficacités pour 8 arbres ($\alpha = 0,053 \text{ mol mol}^{-1}$). A_{inf} est calculé de façon à obtenir une assimilation de $23,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A_{max}) pour un rayonnement visible incident de $2\,000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, soit $A_{\text{inf}} = 30,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

L'assimilation maximale décroît lentement avec l'âge de la feuille jusqu'au rang 20, puis plus fortement au-delà (Dufrene, 1989) Cependant les feuilles de rang supérieur à 20 occupent une position basse dans le couvert végétal aussi ne

(1) ADC Analytical Development Company Hoddesdon, Herts, 11 K.

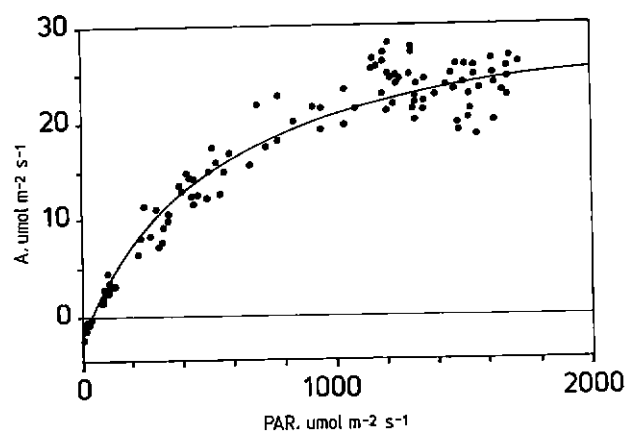


FIG 3 — Taux d'assimilation du CO₂ (A) en fonction du PAR incident dans les jeunes feuilles de huit arbres — (Rate of CO₂ uptake (A) versus incident photosynthetically Active Radiation (PAR) in young leaves of eight trees)

reçoivent-elles pas un rayonnement saturant. C'est pourquoi nous avons retenu la valeur de 23,7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ qui correspond aux feuilles de rang 8 et 9 et représente une bonne moyenne des feuilles exposées au plein soleil.

A partir des équations 1 et 2 on peut calculer l'assimilation du couvert :

$$3 \quad A = (A_{\text{int}}/K) \text{Ln} [(\alpha K I_0 + A_{\text{int}})/(\alpha K I_0 e^{-K \text{LAI}} + A_{\text{int}})]$$

en $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Le rayonnement global extraterrestre horaire (qui arrive au-dessus de l'atmosphère) est calculé au moyen des formules données par Brock (1981). Connaissant le rayonnement global journalier au sol et supposant une transmission atmosphérique constante au cours de la journée, on en déduit un rayonnement global horaire au sol. Ce dernier est transformé en PAR, en supposant 47 % de rayonnement visible et que 1 W m^{-2} correspond à 4,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ dans le visible.

Le PAR calculé de cette façon est très proche du PAR mesuré, et les photosynthèses journalières obtenues par ces deux méthodes sont identiques (Dufrene, 1989). La relation obtenue entre le PAR journalier et l'assimilation journalière est quasi-linéaire dans la gamme de rayonnements observés.

En 1988 à La Mé, le rayonnement global journalier a varié de 3 à 22 $\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$ avec une moyenne annuelle de 14,2 $\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$. Ce chiffre est faible comparé aux valeurs citées par Ludlow (1985) qui sont comprises entre 17 $\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$ en Australie et au Salvador et 29 $\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$ en Californie. Les données dont nous disposons pour la Malaisie (1969-78), sont elles aussi largement supérieures avec 19,6 $\text{MJ m}^{-2} \text{j}^{-1}$ en moyenne. On peut constater sur la figure 4 l'écart qui sépare la Malaisie et la Côte-d'Ivoire. Facteur aggravant pour la Côte-d'Ivoire, c'est au cours d'une période bien alimentée en eau (juin à septembre) que le rayonnement est le plus limitant.

Biomasse et croissance des organes

Les masses sèches des organes végétatifs de palmiers de 13 ans sont présentées dans le tableau I. Les résultats obtenus sur les parties aériennes sont légèrement inférieurs à ceux de Joffre (1984) qui trouve 37,5 $\text{t}_{\text{ms}} \text{ha}^{-1}$ sur des palmiers de 9 ans et 54,6 $\text{t}_{\text{ms}} \text{ha}^{-1}$ sur des palmiers de 15 ans à Dabou (Côte-d'Ivoire).

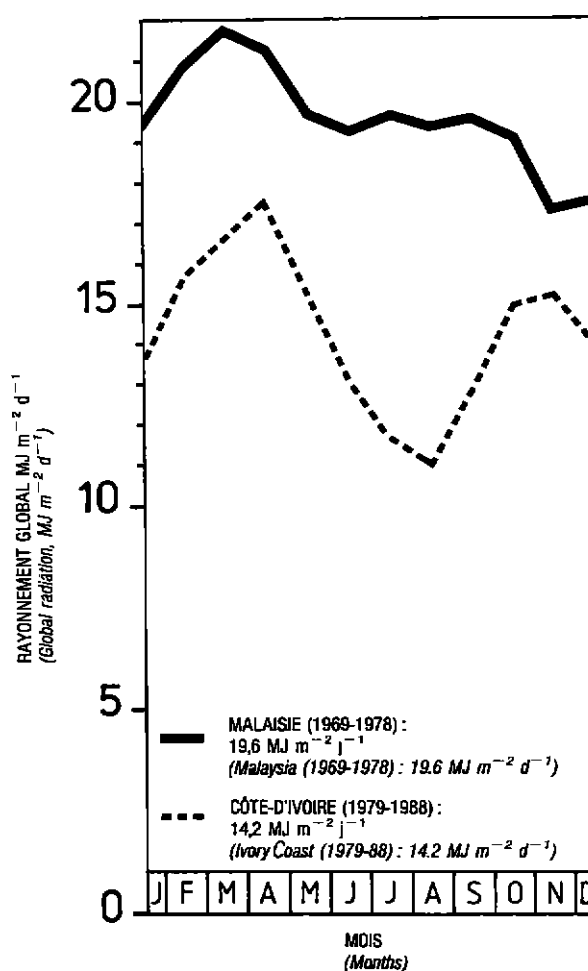


FIG 4 — Comparaison du rayonnement mensuel global en Côte-d'Ivoire et en Malaisie — (Comparison between mean monthly global radiation in Ivory Coast and Malaysia).

Ces biomasses aériennes sont inférieures à celles que l'on peut rencontrer en Asie du sud-est. Tout d'abord en raison de la plus forte croissance du stipe dans ces régions et d'une croissance foliaire plus importante en surface et en biomasse. Gray (1969) a mesuré 63,3 $\text{t}_{\text{ms}} \text{ha}^{-1}$ en Malaisie.

Le rythme d'émission foliaire calculé en moyenne sur l'année est d'une feuille tous les 17 jours (≈ 22 feuilles an^{-1}) pour la lignée L2T \times D10D dans les conditions de La Mé. Ceci correspond à 3,3 $\text{g ms}^{-2} \text{j}^{-1}$, ou encore 12,1 $\text{t}_{\text{ms}} \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ ce qui est légèrement supérieur aux 10,0 $\text{t}_{\text{ms}} \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ mesurées par Hirsch (1980) sur palmiers de 11 ans à La Mé.

Le rythme d'émission foliaire est sensiblement le même en Indonésie (21 à 22 feuilles an^{-1}), en Malaisie (23 feuilles an^{-1} , Gray, 1969, Chang *et al.*, 1988) et en Nouvelle Guinée (23 feuilles an^{-1} , Breure, 1987). En revanche la surface et la biomasse de chaque feuille est sensiblement différente, d'où une production de matière sèche plus importante comprise entre 20 $\text{t}_{\text{ms}} \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ (Corley *et al.*, 1971) et 23 $\text{t}_{\text{ms}} \text{ha}^{-1} \text{an}^{-1}$ (Breure, 1987), soit 5,5 à 6,3 $\text{g}_{\text{ms}} \text{m}^{-2} \text{j}^{-1}$.

La croissance en hauteur du stipe a été étudiée en détail sur la lignée L2T \times D10D (Jacquemard, 1979, Jacquemard et Baudouin, 1987). Elle varie de 0,48 m an^{-1} à La Mé jusqu'à 0,62 m an^{-1} en Asie du sud-est. Si l'on suppose la densité (184 $\text{kg}_{\text{ms}} \text{m}^{-3}$) constante et la section (0,126 $\text{m}^2 \text{a}^{-1}$

TABLEAU I. — Matière sèche végétative chez le palmier à huile à 13 ans — (*Vegetative dry matter in 13 years old oil palm*)

Organes (<i>Organs</i>)	Feuilles (<i>Leaves</i>)			Stipe (<i>Trunks</i>)	Racines (<i>Roots</i>)			Total (<i>Total</i>)
	Folioles (<i>Leaflets</i>)	Pétioles (<i>Petioles</i>)	Rachis (<i>Rachis</i>)		I	II	III + IV	
$t_{ms} \text{ ha}^{-1}$ ($t_{dm} \text{ ha}^{-1}$)	4,95	8,97	6,05		8,33	11,36	11,79	
		19,97		14,68		31,48		66,13
% du poids sec total (% of total dry weight)	7,5	13,6	9,1		12,6	17,2	17,8	
		30,2		22,2		47,6		100

à La Mé) proportionnelle à la croissance, on peut calculer la biomasse produite qui est de $1,59 t_{ms} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ à La Mé et de $3,41 t_{ms} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ en Asie du sud-est. Hirsch (1980) avait calculé une croissance beaucoup plus élevée qu'il estime à $3,8 t_{ms} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ en Côte-d'Ivoire.

La croissance des organes souterrains est sans doute un des paramètres parmi les plus difficiles à appréhender. Les techniques, difficiles à mettre en œuvre sur le terrain, sont lourdes et peu fiables aussi n'a-t-on pas tenté de mesurer ce paramètre. On peut déduire des travaux de Ruer (1968) qui ont porté sur les variations de biomasse dans les 60 premiers centimètres de sol, des taux de renouvellement annuel de 15 % pour les racines primaires (RI), 31 % pour les secondaires (RII) et 57 % pour les racines fines, tertiaires et quaternaires (RIII et RIV). Si l'on applique ces taux aux biomasses racinaires que l'on a mesurées en Côte-d'Ivoire (Tabl. I) cela donne une croissance racinaire totale de $11,5 t_{ms} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ soit $3,15 g_{ms} m^{-2} j^{-1}$.

La croissance des inflorescences n'est pas simulée dans la version actuelle du modèle. Les assimilats en excès, une fois l'entretien et la croissance des parties végétatives satisfaites, sont alloués à un compartiment réserves. Les réserves présentes à la fin de l'année sont transformées en inflorescences en supposant qu'il faut 2,42 g de glucides pour produire 1 g de matière sèche d'inflorescences (mâles et femelles confondus). Ce rapport prend en compte les respirations d'entretien et de croissance.

Respiration

Penning de Vries (1972, 1975) a développé une analyse théorique sur l'usage des assimilats dans une plante. Connaissant la composition chimique des éléments présents et en croissance, il s'appuie sur des connaissances biochimiques qui lui permettent de calculer le coût de transport et d'entretien d'une part et le coût de croissance d'autre part pour les différents organes.

Dans le modèle on a utilisé cette approche déjà développée par De Wit *et al.* (1978) dans le modèle BACROS.

Le coefficient respiratoire d'entretien (MR) de chacun des organes est calculé à partir de la formule suivante :

4 $MR = \text{TURN} \times \text{PROT} \times [N] + \text{GI} \times [Mx]$ en $g_{CH2O} g_{ms}^{-1}$
où [N] est la teneur en Azote ($g g_{ms}^{-1}$), [Mx] la teneur en minéraux ($g g_{ms}^{-1}$), PROT le coefficient de transformation

de l'Azote en protéine (6,25), GI le coefficient qui prend en compte le coût de maintien des gradients ioniques et Turn le coefficient qui prend en compte le renouvellement des protéines libres (0,1) et des membranes (1,0).

Les coefficients obtenus pour les différents organes sont présentés dans le tableau II ; ils s'appliquent à une température de 25 °C. Le coefficient pour les inflorescences après floraison est pris égal à $0,0022 g_{CH2O} g_{ms}^{-1} j^{-1}$ (Kraalingen, 1985).

TABLEAU II. — Teneurs en azote ([N]) et en minéraux ([Mx]) sur poids sec, et caractéristiques de conversion (TURN, GI) pour la respiration d'entretien (MR). D'après De Wit *et al.* (1978) — (*Nitrogen ([N]) and mineral ([Mx]) dry weight ratio, and conversion characteristics (TURN, GI) for maintenance respiration (MR) in De Wit et al., 1978*).

Organes (<i>Organs</i>)	[N]	[Mx]	TURN	GI	MR $g_{CH2O} g_{ms}^{-1}$
Racines (<i>Roots</i>) (2)	0,008	0,005	0,036	0,07	0,0022
Folioles (<i>Leaflets</i>) (2)	0,025	0,038	0,036	0,07	0,0083
Pétioles (<i>Petioles</i>) (1)	0,004	0,018	0,036	0,07	0,0022
Rachis (<i>Rachis</i>) (1)	0,003	0,016	0,036	0,07	0,0018
Stipe (<i>Trunks</i>)	—	—	—	—	0,005 (2)
Inflorescences jeunes (<i>Young flowers</i>)	—	—	—	—	0,0121 (2)

(1) D'après Gray, 1969 — (*In Gray, 1969*).

(2) Mesures réalisées à La Mé (*Measured in La Mé*)

Le coefficient respiratoire de croissance de chacun des organes est calculé à partir de leur composition biochimique et du coût de synthèse de chacun des composés biochimiques (Tabl. III).

$$\begin{aligned} \text{GRLL} &= 1,37 g_{CH2O} g_{ms}^{-1} \\ \text{GRT} &= 1,45 g_{CH2O} g_{ms}^{-1} \\ \text{GRR} &= 1,45 g_{CH2O} g_{ms}^{-1} \\ \text{GRB} &= 1,89 g_{CH2O} g_{ms}^{-1} \end{aligned}$$

TABLEAU III. — Teneur (en %) et coût de synthèse (GR) pour chaque composé, d'après Kraalingen (1985) — (Percentage composition and cost of synthesis (GR) for each compound - Kraalingen, 1985)

Organes (Organs)	Glucides % ms (Carbo- hydrates % dm)	Lipides % ms (Lipids % dm)	Lignines % ms (Lignin % dm)	Acides organiques % ms (Organic acids % dm)	Composés d'azote organiques % ms (Organic N-compounds % dm)	Minéraux % ms (Mineral % dm)
Folioles (Leaflets)	75	5	5	5	6	4
Stipe (Trunks)	68	2	20	2	4	4
Racines (Roots)	71	2	20	2	3	2
Régimes (Bunches)	41	48	4	2	3	2
ξ_{ms}^{-1} ξ_{CH2O}	0,761	0,304	0,435	1,017	0,503	1

TABLEAU IV. — Respiration annuelle par rapport à l'assimilation du couvert — (Yearly respiration part with respect to canopy assimilation)

Assimilation totale (Total assimilation) (100)					
Respiration totale (Total respiration) (67)					
Parties végétatives (Vegetative parts) (55)				Parties reproductives (Reproductive parts) (12)	
Croissance (Growth) (9,6)			Entretien (Maintenance) (45,4)		
Stipe (Trunk) (0,9)	Feuilles (Leaf) (3,8)	Racines (Root) (4,9)	Stipe (Trunk) (2,9)	Feuilles (Leaf) (18,0)	Racines (Root) (24,5)

Les coefficients pour les pétioles (GRPET), rachis (GRRCH) et inflorescences avant floraison (GRINF) sont pris égaux à 1,45. Les régimes ont un coût de synthèse sensiblement supérieur aux autres organes en raison de leur forte teneur en lipides (48 % du poids sec) riches en énergie.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

Principaux puits pour le carbone

Le modèle a permis de simuler l'entrée des assimilats et leur utilisation pour les conditions de l'année 1988 à La Mé en Côte-d'Ivoire.

On a représenté dans le tableau IV la part de la respiration et sa répartition entre les différents organes. La respiration totale représente 67 % de l'assimilation nette ce qui semble élevé par rapport aux chiffres de 20 % à 50 % généralement obtenus (Ruguet, 1981). On constate la part prépondérante

comme puits de carbone de l'entretien racinaire et foliaire. D'autre part, le stipe a peu d'impact sur la respiration totale et la faible respiration d'entretien qui représente moins de 1 % des assimilats permet de comprendre le maintien d'une bonne production chez les palmiers âgés qui présentent un stipe important.

La matière sèche formée annuellement représente 34 % des entrées de carbone dans le système. On a représenté sur la figure 5 la répartition des assimilats entre les organes. Les principaux puits sont les feuilles et les racines, la partie allouée aux organes reproducteurs représente la différence entre les entrées de carbone d'une part, les respirations de croissance et d'entretien des organes végétatifs d'autre part.

La production de régime pour l'année 1988 a été estimée à 23,0 t ha⁻¹ (poids frais) ce qui correspond aux productions obtenues en Côte-d'Ivoire en l'absence de déficit hydrique dans les essais d'irrigation ou avec une nappe phréatique permanente comme les fonds de vallée.

TABLEAU V. — Test de sensibilité du modèle pour plusieurs paramètres — (*Sensibility test for several factors in model*)

Paramètres testés (+ 10 %) (<i>Factors (+ 10 %)</i>)	Valeurs initiales (<i>Initial values</i>)	Augmentation (en %) (<i>Increase in %</i>)			
		Assimilation totale (<i>Total assimilation</i>)	Glucides sur matière sèche (<i>Carbohydrate in dry matter</i>)	Production de régimes (<i>Bunch Production</i>)	
Photosynthèse (<i>Photosynthesis</i>)					
Rendement quantique (<i>Quantum yield</i>)	(α)	0,053 mol mol ⁻¹	+ 7,4	+ 9,9	+ 35,7
Assimilation maximale (<i>Maximum Assimilation</i>)	(A_{max})	30,7 μ mol m ⁻² s ⁻¹	+ 2,2	+ 2,8	+ 10,4
Couvert (<i>Canopy</i>)					
Coefficient d'extinction (<i>Extinction coefficient</i>)	(K)	0,401	+ 1,6	+ 2,3	+ 7,8
Nombre de feuilles (<i>Leaf number</i>)	(LN)	35	+ 3,9	+ 2,8	+ 10,4
Surface foliaire moyenne (<i>Mean leaf surface</i>)	(LS)	9,0 m ²	+ 3,9	+ 4,3	+ 3,0
Biomasse foliaire spécifique (<i>Specific leaf biomass</i>)	(SLB)	106 g m ⁻²	0	- 1,1	- 15,7
Renouvellement des feuilles (<i>Leaf turnover</i>)	(LTO)	22 (feuille arbre ⁻¹ an ⁻¹ - leaf tree ⁻¹ year ⁻¹)	0	+ 1,1	- 7,4
Stipe (<i>Trunks</i>)					
Biomasse du stipe (<i>Trunk biomass</i>)	(SB)	103 kg _{dm} (arbre ⁻¹ - tree ⁻¹)	0	- 0,6	- 1,3
Rayon du stipe (<i>Trunk radius</i>)	(SRAD)	0,2 m	0	- 0,6	- 5,2
Croissance du stipe (<i>Trunk growth</i>)	(SG)	0,48 m (an ⁻¹ - year ⁻¹)	0	≈ 0	- 0,9
Racines (<i>Roots</i>)					
Biomasse — racines primaires (<i>Primary root biomass</i>)	(RBI)	58 kg _{dm} (arbre ⁻¹ - tree ⁻¹)	0	- 0,9	- 3,9
Biomasse — racines secondaires (<i>Secondary root biomass</i>)	(RBII)	79,5 kg _{dm} (arbre ⁻¹ - tree ⁻¹)	0	- 1,1	- 7,0
Biomasse — racines absorbantes (<i>Absorptive root biomass</i>)	(RBABS)	82,5 kg _{dm} (arbre ⁻¹ - tree ⁻¹)	0	- 0,6	- 7,8
Biomasse racinaire totale (<i>Total root biomass</i>)	(RB)	220 kg _{dm} (arbre ⁻¹ - tree ⁻¹)	0	- 3,7	- 18,7
Renouvellement des racines (<i>Roots turnover</i>)	(RTO)	80,5 kg _{dm} (arbre ⁻¹ - tree ⁻¹)	0	+ 1,4	- 6,1
Respiration d'entretien (<i>Maintenance respiration</i>)					
Stipe (<i>Trunks</i>)	(SMR)	21,3 kg _{CH₂O} (arbre ⁻¹ an ⁻¹ - tree ⁻¹ year ⁻¹)	0	- 0,6	- 1,3
Feuilles (<i>Leaves</i>)	(LMR)	132,4	0	- 2,3	- 8,3
Racines (<i>Roots</i>)	(RMR)	180,2	0	- 3,4	- 11,3
Respiration de croissance (<i>Growth respiration</i>)					
Stipe (<i>Trunks</i>)	(SGR)	6,6 kg _{CH₂O} (arbre ⁻¹ an ⁻¹ tree ⁻¹ year ⁻¹)	0	- 0,3	≈ 0
Feuilles (<i>Leaves</i>)	(LGR)	28,0	0	- 0,6	- 1,7
Racines (<i>Roots</i>)	(RGR)	36,0	0	- 0,9	- 2,2
Respiration reproductive (<i>Reproductive respiration</i>)					
	(RR)	88,3 kg _{CH₂O} (arbre ⁻¹ an ⁻¹ - tree ⁻¹ year ⁻¹)	0	≈ 0	≈ 0

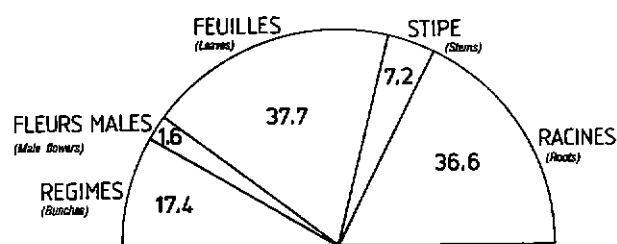


FIG 5 — Production annuelle de glucides sur poids sec pour différents organes — (Yearly carbohydrate production incorporated in dry matter for different organs in %)

Test de sensibilité

La sensibilité du modèle a été testée pour 22 paramètres. Chacun des paramètres a été augmenté de 10 % et on peut observer dans le tableau V les résultats sur la production de régimes (poids frais), la production de matière sèche et l'assimilation du couvert.

Sur 22 paramètres testés, 11 d'entre eux provoquent une variation de production supérieure à 5 % et 6 une variation supérieure à 10 %. Ce sont les paramètres photosynthétiques (α et A^{inf}), la biomasse racinaire (RB), la masse surfacique foliaire (SLB), la respiration d'entretien racinaire (RMR) et le nombre de feuilles par arbre (LN).

Les paramètres photosynthétiques sont probablement estimés correctement compte tenu des nombreuses mesures réalisées sur le terrain et de la bonne homogénéité des réponses photosynthèse-éclairage obtenues. Le nombre de

feuilles par palmier et la masse surfacique foliaire sont des paramètres relativement aisés à obtenir et ils ont été mesurés avec soin. Pour la biomasse racinaire nous ne disposons que de 3 répétitions (sur 5 mètres de profondeur), aussi compte tenu de l'importance de cette dernière, les mesures méritent d'être vérifiées et complétées.

En général, la mesure de la respiration d'entretien racinaire présente de très grandes difficultés, celles-ci sont encore accentuées par la taille du palmier à huile. Les deux approches les plus intéressantes sont la mesure sur plantule en culture hydroponique ou sur substrat « inerte » et la mesure au champ de la respiration d'une colonne de sol. Dans le premier cas, il sera difficile d'extrapoler les résultats sur des arbres adultes au champ et dans le second cas on aura des difficultés pour séparer la respiration des racines de celle des organismes et micro-organismes du sol. Toutefois la comparaison de ces deux méthodes pourrait permettre une approche de la respiration d'entretien racinaire.

Les paramètres secondaires (« entre 5 % et 10 % ») sont relativement aisés à mesurer (LMR, K, LTO, SRAD) à l'exception toutefois de la vitesse de renouvellement racinaire (RTO) qui reste très problématique à étudier, en particulier le « turnover » des fines racines qui est souvent trop rapide pour la périodicité des mesures.

Tentative d'extrapolation du modèle aux conditions d'Asie du sud-est

Si l'on échange dans le modèle, les données de rayonnement mesurées à La Mé (Côte-d'Ivoire) par celles de Banting (Malaisie) (Fig. 4) sans rien modifier d'autre, on constate un accroissement de 29 % pour l'assimilation, 38 % pour la matière sèche formée et 135 % pour la production de

TABLEAU VI. — Variations des productions en fonction des paramètres climatiques et biométriques — (Variation in production with climatic and biometric factors)

Rayonnement journalier (Daily Radiation)	Biométrie (Biometry)	Assimilation totale $t_{CH_{20}} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Total assimilation $t_{CH_{20}} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$)	Glucides sur matière sèche $t_{CH_{20}} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Carbohydrate incorporated in dry matter $t_{CH_{20}} \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$)	Production de régimes poids frais $t \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$ (Bunch production fresh weight $t \text{ ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$)
La Mé Côte-d'Ivoire (La Mé Ivory Coast)	La Mé Côte-d'Ivoire (La Mé Côte-d'Ivoire)	105,2	35,3	23,0
Banting Malaisie (Banting Malaysia)	La Mé Côte-d'Ivoire (La Mé Côte-d'Ivoire)	135,3	48,9	54,1
Banting Malaisie (Banting Malaysia)	Asie du Sud-Est $K = 0,401$ (south-east Asia $K = 0,401$)	146,6	41,5	37,3
Banting Malaisie (Banting Malaysia)	Asie du Sud-Est $K = 0,32$ (south-east Asia $K = 0,32$)	141,9	39,9	32,4

régimes (poids frais). Ceci démontre l'importance du rayonnement en tant que facteur limitant en Côte-d'Ivoire. Cependant la production simulée de cette façon (Tabl. VI) excède largement les rendements observés dans le sud-est asiatique, en effet d'autres facteurs agissent sur les composantes de la production.

Afin d'approcher les conditions du sud-est asiatique, les paramètres biométriques du modèle ont été modifiés comme suit :

- le nombre de feuilles par arbre passe de 35 à 37 ;
- la surface foliaire moyenne passe de 9 à 10,5 m² ;
- la taille des palmiers passe de 4,44 m à 5,92 m ;
- la croissance annuelle passe de 0,48 m à 0,62 m ,
- la section moyenne du stipe passe de 0.126 m² à 0,209 m² ;
- la masse de racine est estimée comme proportionnelle à la masse d'organes aériens dans le même rapport qu'à La Mé (RB = 0,93 × AERB).

Les autres paramètres restent inchangés. On a effectué un second essai en réduisant le coefficient d'extinction du rayonnement dans le couvert (K) de 0,401 à 0,32 (Tabl. VI).

A l'exception du « root/shoot ratio », toutes les modifications apportées correspondent aux données bibliographiques de Gray (1969), Corley *et al.* (1971), Jacquemard (1979) et Breure (1987).

On constate que la production calculée (Tabl. VI) correspond bien aux productions maximales observées dans le sud-est asiatique (Malaisie, Indonésie, Papouasie Nouvelle-Guinée). Ce résultat confirme l'intérêt du modèle pour mieux comprendre les effets climatiques sur la production et donc séparer ces derniers des effets génétiques. Une étude multilocale des interactions entre les facteurs physiologiques et biométriques, et les paramètres climatiques devrait permettre d'affiner l'ensemble de nos connaissances et pourrait déboucher sur une prédiction du potentiel de production pour une zone climatique donnée.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] BREURE C. J. (1987). — Factors associated with the allocation of carbohydrates to bunch dry matter production in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Harrisons Fleming Adv. Serv. Limited, London & Damu oil palm Res. Station, Papua New Guinea. ed., 259 p.
- [2] BROCK T. D. (1981). — Calculating solar radiation for ecological studies. *Ecological Modelling*, 14 : 1-19.
- [3] CORLEY R. H. V., HARDON J. J. and TAN G. Y. (1971). — Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). (I) Estimation of growth parameters and application in breeding. *Euphytica*, 20 : 307-315.
- [4] DUFRENE E. (1989). — Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse de Docteur en Sciences, spécialité écologie végétale. Université Paris-Sud Orsay, 154 p.
- [5] GERRITSMA W. (1988). — Light interception, leaf photosynthesis and sink-source relations in oil palm. Rapport Dept. Th. Prod. Ecology, Dept. Trop. Crop Sci., Agric. Univ., Wageningen Netherlands, 74 p.
- [6] GOUDRIAAN J. (1977). — Crop micrometeorology: a simulation study. *In Ser. Simulation Monographs*, PUDOC ed., 257 p.
- [7] GRAY B. S. (1969). — A study of the influence of genetic, agronomic and environmental factors on the growth, flowering and bunch production of the oil palm on the west coast of West Malaysia. Ph. D. Thesis, University of Aberdeen, England, 900 p.
- [8] HIRSCH P. J. (1980). — Relations entre l'appareil végétatif et la production chez le palmier à huile en Côte-d'Ivoire (F.A.) *Oléagineux*, 35 (5) : 233-239.
- [9] JACQUEMARD J. C. (1979). — Contribution à l'étude de la croissance du stipe d'*Elaeis guineensis* (Jacq.) Etude du croisement L2T × D10D *Oléagineux*, 34 (11) : 492-497.
- [10] 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.
- [11] JAFFRE T. (1984). — Evolution de la biomasse épigée et du stock de carbone d'une culture pérenne le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Rapport ORSTOM, Abidjan Côte-d'Ivoire, 9 p.
- [12] KRAALINGEN D. V. (1985). — Simulation of oil palm growth and yield. Report a six-months course at the Department of Theoretical Production Ecology, Wageningen, Netherlands 106 p.
- [13] LUDLOW M. M. (1985). — Photosynthesis and dry matter production in C3 and C4 pasture plants. with special emphasis on tropical C3 legume and C4 grasses. *Review. Aust. J. Plant Physiol.*, 12 (6) : 557-572.
- [14] MONSI M. and SAEKI T. (1953). — Über den Lichtfaktor in den Pflanzengessell Schäften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jpn. J. Bot.*, 14 : 22-52.
- [15] PENNING de VRIES F. W. T. (1972). — Respiration and growth. *In REES, COCKSHULL, HAND and HURD ed., Crop Processes in Controlled Environments*. Academic Press, London, 327-347.
- [16] PENNING de VRIES F. W. T. (1975). — The cost of maintenance processes in plant cells. *Ann. Bot.*, 39 : 77-92.
- [17] PENNING de VRIES F. W. T. (1983). — Modelling of growth and production. *In Encyclopedia of Plant Physiology, New Series Physiological Plant Ecology IV*, ed Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New York, 117-150.
- [18] RUER P. (1968). — Contribution à l'étude du système racinaire du palmier à huile Thèse Doct. Ing. IRHO, Fac. Sciences Paris, 20 graph., 21 tabl., 117 p.
- [19] RUGET F. (1981). — Respiration de croissance et respiration d'entretien : méthodes de mesure, comparaison des résultats. *Agronomie*, 1 (7) : 601-610.
- [20] SQUIRE G. R. (1984). — Light interception, productivity and yield of oil palm. Internal Report Palm Oil Res., Inst Malaysia, PORIM Technology, 73 p.
- [21] WIT de C. T., GOUDRIAAN J., LAAR van H., PENNING de VRIES F. W. T., RABBINGE R., KEULEN van H., LOUWERSE W., SIBMA L. and JONGE de C. (1978). — Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. *Ser. Simulation Monographs*, PUDOC ed., Wageningen, 141 p.
- [22] WIT de C. T. et PENNING de VRIES F. W. T. (1982). — La synthèse et la simulation des systèmes de production primaire, p. 23-26. *In PENNING de VRIES F. W. T. et DJITEYE M. A. ed., La productivité des écosystèmes sahéliens*, Agric. Res. Rep. 918, Wageningen, 525 p.

SUMMARY

Oil palm photosynthesis and productivity linked to climatic factors.

E. DUFRENE, R. OCHS and B. SAUGIER, *Oléagineux*, 1990, 45, n° 8-9, p. 345-355.

In situ measurement of leaf gas exchanges, using portable assimilation chambers and infra-red analysis equipment, enables the study of net assimilation within the control progeny (L2T × D10D) and variations according to leaf age. It was also possible to reveal the influence of climatic factors such as : visible light (PAR), temperature (T) and water vapour partial pressure deficit in the air (VPD).

This work was carried out in Côte-d'Ivoire, under non-restrictive water supply conditions. We were able to reveal high maximum assimilation ($23.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), little affected by high temperatures (up to 38°C), which is remarkable for a C_3 -type species. Moreover, we also noticed very high stomatal sensitivity to VPD, which leads to rapid and early stomatal closing at levels below 1 kPa.

The high maximum photosynthesis measured, along with the fact that oil palm is a perennial, provides an explanation for the significant dry matter yield observed in this species.

The results obtained, completed by bibliographical data, enabled us to develop a simple carbon balance model. This operates on a daily basis and supposes the absence of water or mineral constraints. It simulates light penetration of the canopy, carbon assimilation, maintenance respiration, growth respiration and the development of the various vegetative (aerial and underground) and reproductive organs.

Bunch production (23 t fresh weight/ha/year), simulated by the 1988 model, conveys well the optimal yields recorded in Côte-d'Ivoire in irrigation experiments or in low areas with a good water supply and regular fertilizer applications. These yields are, however, moderate compared with those obtained on certain stations in southeast Asia (35 t fresh weight/ha/year).

As well as the effect of VPD, which tends to reduce assimilation, even when there is no soil water deficit, sunlight figures for Côte-d'Ivoire are low from June to October, and particularly in August, which automatically leads to a deficit in the daily carbon balance during this period. These two unfavourable factors combined may explain the variations in maximal yield between west Africa and southeast Asia.

RESUMEN

Fotosíntesis y productividad de la palma africana en relación con los factores climáticos.

E. DUFRENE, R. OCHS y B. SAUGIER, *Oléagineux*, 1990, 45, n° 8-9, p. 345-355.

La medición *in situ* de los intercambios gaseosos de las hojas, mediante una cámara de asimilación y un analizador de infrarrojos transportables, permitió estudiar la asimilación neta dentro de la « línea testigo » (L2T × D10D) y sus variaciones con la edad de la hoja. Por otra parte, se ha logrado estudiar con todos los pormenores la influencia de los parámetros climáticos tales como : la radiación visible (PAR), la temperatura (T) y el déficit de presión parcial de vapor de agua del aire (VPD).

Este trabajo se realizó en Côte-d'Ivoire, dentro de condiciones no limitantes de abastecimiento de agua. Se logró evidenciar una fuerte asimilación máxima ($23,7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) poco sensible a las temperaturas altas (hasta 38°C), lo cual es notable en el caso de una especie de tipo C_3 . Además, se anotó que los estomas eran muy sensibles al VPD, lo cual produce el cierre precoz y rápido de los estomas para un umbral menor de 1 kPa.

La importante fotosíntesis máxima que se midió, asociada con el carácter perenne de la palma africana, permite explicar las importantes producciones de materia seca reportadas para esta especie.

Los resultados se completaron con datos bibliográficos, lo cual condujo a realizar un modelo sencillo de balance de carbono ; éste funciona con período diario, y supone la falta de limitaciones hídricas o minerales. Simula la penetración de la radiación en la cobertura vegetal, la asimilación del carbono, la respiración de mantenimiento, la respiración de crecimiento y el crecimiento de los varios órganos vegetativos (aéreos y subterráneos) y reproductores.

La producción de racimos (23 t de peso fresco $\text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$) simulada por el modelo para el año 1988 da a conocer efectivamente las producciones óptimas registradas en Côte-d'Ivoire en los experimentos de riego o en las zonas bajas dentro de condiciones favorables de alimentación de agua, y con aportes de fertilizantes regulares. Ahora bien, esta producción sigue siendo modesta frente a los resultados logrados en algunas estaciones del Sureste asiático (35 t de peso fresco $\text{ha}^{-1} \text{año}^{-1}$).

Además del efecto del VPD capaz de disminuir a asimilación, hasta a falta de déficit hídrico del suelo, la radiación recibida en Côte-d'Ivoire está reducida de junio a octubre, en especial en agosto, lo cual trae un déficit sistemático del balance de carbono diario durante este período. La conjunción de estos dos factores desfavorables es capaz de explicar las diferencias de producción máxima que existen entre el África occidental y el Sureste asiático.

Oil palm photosynthesis and productivity linked to climatic factors

E. DUFRENE (1), R. OCHS (2), B. SAUGIER (2)

Key words: oil palm, photosynthesis, modelisation, productivity climatic factors, radiation.

INTRODUCTION

The oil palm is one of the main sources of fats in the tropical world. With the progress made in selection and crop techniques, this perennial species gives higher yields than other oil crops under favourable ecological conditions. The high planting rate and efficient production have placed the oil palm second in rank for world fats and oils production.

Maximum bunch production exceeds 30 t ha^{-1} fresh weight in southeast Asia, but does not surpass 24 t ha^{-1} in west Africa. Agronomic studies have revealed the depressive effect of the dry season on production. This does not, however, explain the difference that remains when plantations are irrigated in west Africa.

There is little information available about the effects of other climatic factors on production and this work was undertaken to acquire a better understanding of Climate-Physiology-Production relationships. A model simulating crop cover photosynthesis and respiration of the different organs was created. All the measurements required for it to function were carried out at the IRHO/CIRAD La Mé Station, near Abidjan (Côte-d'Ivoire); they involve a single progeny (L2T × D10D).

(1) IRHO/CIRAD, Agronomy Division, B.P. 3035, 34032 Montpellier Cedex 1, France

(2) University of Paris Sud, Plant Ecology Laboratory, Bt 362, 91505 Orsay Cedex, France.

THE MODEL

The aim was to produce a simple, functional model of the oil palm plantation system into which the essential physiological parameters are integrated, though without excessively complicating the model.

This model can be described as a preliminary model (Penning de Vries, 1983); it reflects current scientific knowledge and quantifies different hypotheses likely to explain system functioning. Its utilization assumes that water and mineral supplies are not a limiting factor, which places it at the first level of production defined by De Wit *et al.* (1982). The factors taken into account are climate (radiation, temperature, etc.), assimilate distribution and physiological processes (photosynthesis, respiration).

At a given moment, the system can be defined by a set of variables, five types of which are conventionally identified (De Wit *et al.*, 1978). Figure 1 shows the internal structure of the model; the codes used are those proposed by Forrester (1971) quoted by De Wit *et al.* (1978). The list of variables is given as follows.

ANNEX 1

A	Assimilation rate
A _{inf}	Assimilation rate for an infinite PAR
K	Canopy extinction coefficient
LAI	Leaf Area Index
α	Quantum yield
T	air Temperature
R _g	global Radiation
PAR	Photosynthetically Active Radiation
GR	Growth Respiration
MR	Maintenance Respiration
LG	Leaf Growth
TG	Trunk Growth
RG	Root Growth
LLB	Leaflet Biomass
PETB	Petiole Biomass
RCHB	Rachis Biomass
TB	Trunk Biomass
RB	Root Biomass
BUNCHES	BUNCH biomass
MALE FLOWERS	MALE FLOWER BIOMASS
LD	Leaf Death
RD	Root Death
MFD	Male Flower Death
HARV	Bunch HARVEST

Intercepted radiation and canopy assimilation

The canopy can be considered to be closed when the oil palms reach 6 years old. Our study plot contains 13 year old palms forming continuous cover, the leaf area index (LAI) of which is equal to 4.5 and is assumed to be constant throughout the year.

Visible radiation (PAR) is measured simultaneously above and beneath the canopy (Fig. 2), using two silicon cells (MACAM) connected to a data unit (CAMPBELL). The proportion of visible radiation transmitted varies according to the position of the sensor on the ground, due to canopy heterogeneity linked to planting symmetry (143 trees ha⁻¹ planted in a triangle). Transmitted radiation varies from 16.1% 1.2 metres from the stem to 17.5% 4.7 metres away, with a mean of 16.7% ± 3.8 over 98 days (one position per day).

The conventional model proposed by Monsi *et al.* (1953) was used, which describes radiation extinction in the canopy:

$$1 \quad I_t = I_0 e^{-K \text{LAI}} \quad \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

where I_t is the transmitted PAR, I_0 incident PAR, LAI the leaf area index and K the coefficient of radiation extinction in the canopy

The mean daily radiation extinction coefficient over 98 days is 0.401 ± 0.010. This value is low compared to the results quoted in the literature; Goudriaan (1977) gives a mean K value equal to 0.7 for different types of plant cover. However, the coefficient measured is higher than the results given by Squire (1984) in Malaysia (K = 0.31), by Breure (1987) (K = 0.32, LAI = 6.0) and Gerritsma (1988) (K = 0.33, LAI = 6.4) in Papua New Guinea. This low K coefficient therefore appears to be a characteristic of the oil palm, whose foliage is certainly not randomly distributed but presents an aggregate type structure. The origin of this structure lies in the small number of leaf growth points, indeed there is only one meristem per oil palm.

Leaf photosynthesis was measured *in situ* using a portable analyzer (IRGA) and an assimilation chamber (ADC)⁽¹⁾. The photosynthesis-lighting response varies little from one individual to the next (Fig. 3) and can be adjusted according to an equilateral hyperbola:

$$2 \quad A = (\alpha I_0 A_{inf}) / (\alpha I_0 + A_{inf}) \quad \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

where α is the apparent quantum yield (mol mol⁻¹), I_0 the PAR received per leaf ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) and A_{inf} photosynthesis for infinite radiation ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

α varies little with leaf rank and is taken as mean efficiency of 8 trees ($\alpha = 0.053 \text{ mol mol}^{-1}$). A_{inf} is calculated so as to obtain assimilation of 23.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A_{max}) for incident visible radiation of 2,000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, i.e. $A_{inf} = 30.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Maximum assimilation decreases slowly with leaf age up to rank 20, then more rapidly thereafter (Dufrene, 1989). However, leaves higher than rank 20 occupy a low position in the plant cover, so they do not receive saturating radiation. This is why we have adopted the value of 23.7 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, which corresponds to leaves of ranks 8 and 9 and represents a good mean of the leaves exposed to full sunlight.

Using equations 1 and 2, canopy assimilation can be calculated:

$$3 \quad A = (A_{inf}/K) \text{Ln}[(\alpha K I_0 + A_{inf}) / (\alpha K I_0 e^{-K \text{LAI}} + A_{inf})] \text{ in } \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$$

Global hourly extraterrestrial radiation (which arrives above the atmosphere) is calculated by formulae given by Brock (1981). Once global daily radiation at ground level is known, and assuming that atmospheric transmission is constant throughout the day, global hourly radiation at ground level can be deduced; this latter value is converted into PAR, assuming 47% visible radiation and that 1 W m⁻² corresponds to 4.5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the visible radiation.

The PAR value calculated in this way is very close to the PAR measured and the daily photosynthesis results obtained by these two methods are identical (Dufrene, 1989). The relationship obtained between daily PAR and daily assimilation is virtually linear within the radiation ranges observed.

In 1988 at La Mé, global daily radiation varied from 3 to 22 MJ m⁻² d⁻¹ with an annual mean of 14.2 MJ m⁻² d⁻¹. This figure is low compared to the values quoted by Ludlow (1985), which lie between 17 MJ m⁻² d⁻¹ in Australia and El Salvador and 29 MJ m⁻² d⁻¹ in California. The data we have for Malaysia (1969-78) are also much higher with 19.6 MJ m⁻² d⁻¹ on average. The difference separating Malaysia and Côte-d'Ivoire can be seen in figure 4. An exacerbating factor in Côte-d'Ivoire is that it is during a period with good water supply (June to September) that radiation is most limiting.

Biomass and organ growth

The vegetative dry matter content in 13 year old oil palm growth organs is given in table 1. The results obtained for aerial parts are slightly lower than those obtained by Jaffre (1984), who found 37.5 t_{dm} ha⁻¹ on 9 year-old oil palms and 54.6 t_{dm} ha⁻¹ on 15 year-old oil palms at Dabou (Côte-d'Ivoire).

The aerial biomasses are lower than those sometimes encountered in southeast Asia. This is due, first of all, to greater stem growth in these regions and greater foliage growth in both area and biomass terms. Gray (1969) measured 63.3 t_{dm} ha⁻¹ in Malaysia.

The average leaf emission rate calculated over 1 year is one leaf every 17 days (≈ 22 leaves year⁻¹) for progeny L2T × D10D under La Mé conditions. This corresponds to 3.3 g_{dm} m⁻² d⁻¹, or 12.1 t_{dm} ha⁻¹ year⁻¹, which is slightly higher than the 10.0 t_{dm} ha⁻¹ year⁻¹ measured by Hirsch (1980) on 11 year-old oil palms at La Mé.

The leaf emission rate is substantially the same in Indonesia (21 to 22 leaves year⁻¹), Malaysia (23 leaves year⁻¹, Gray, 1969, Chang *et al.*, 1988) and New Guinea (23 leaves year⁻¹, Breure, 1987). On the other hand, the area and the biomass of each leaf is substantially different, giving rise to higher dry matter production ranging from 20 t_{dm} ha⁻¹ year⁻¹ (Corley *et al.*, 1971) to 23 t_{dm} ha⁻¹ year⁻¹ (Breure, 1987), i.e. 5.5 to 6.3 g_{dm} m⁻² d⁻¹.

Stem vertical growth was studied in detail on progeny L2T × D10D (Jacquemard, 1979, Jacquemard and Baudouin, 1987). It varies from 0.48 m year⁻¹ at La Mé to 0.62 m year⁻¹ in southeast Asia. If density (184 kg_{dm} m⁻³) is taken to be constant and the cross-section (0.126 m² tree⁻¹ at La Mé) proportional to growth, it is possible to calculate the biomass produced, which is 1.59 t_{dm} ha⁻¹ year⁻¹ at La Mé and 3.41 t_{dm} ha⁻¹ year⁻¹ in

(1) ADC, Analytical Development Company, Hoddesdon, Herts. UK.

southeast Asia. Hirsch (1980) had calculated a much higher vertical growth rate, which he estimated at $3.8 t_{dm} ha^{-1} year^{-1}$ in Côte-d'Ivoire.

The growth of underground organs is undoubtedly one of the most difficult parameters to perceive. The techniques involved are difficult to use in the field, complex and not particularly reliable. We did not, therefore, attempt to measure this parameter. It is possible to deduce from work undertaken by Ruer (1968), which concentrated on biomass variations in the first 60 cm of soil, that there is a 15 % annual turnover for primary roots (RI), 31 % for secondary roots (RII) and 57 % for thin tertiary and quaternary roots (RIII and RIV). If these rates are applied to the root biomasses measured in Côte-d'Ivoire (Table I), total root growth of $11.5 t_{dm} ha^{-1} year^{-1}$ is obtained, i.e. $3.15 g_{dm} m^{-2} d^{-1}$.

Inflorescence growth is not simulated in the current version of the model. Once the maintenance and growth of vegetative parts has been satisfied, the excess assimilates are moved to a reserves compartment. The reserves available at the end of the year are converted into inflorescences, assuming that it takes 2.42 g of carbohydrate to produce 1 g of inflorescence dry matter (male and female inflorescences combined). This ratio takes into account maintenance and growth respiration.

Respiration

Penning de Vries (1972, 1975) developed a theoretical analysis of the use of assimilates in plants. With knowledge of the chemical composition of the existing and growing elements, he calls upon biochemical knowledge that enables him to calculate the cost of transport and maintenance, on the one hand, and of growth for the different organs.

In our model, we used this approach which had already been developed by De Wit *et al.* (1978) in the BACROS model.

The maintenance respiration coefficient (MR) for each of the organs is calculated using the following formula :

$$4 \quad MR = TURN \times PROT \times [N] + GI \times [Mx] \text{ in } g_{CH2O} g_{dm}^{-1}$$

where [N] is the nitrogen content ($g g_{dm}^{-1}$), [Mx] the mineral content ($g g_{dm}^{-1}$), PROT the coefficient for the conversion of nitrogen into protein (6.25), GI the coefficient that takes into account the cost of maintaining ionic gradients and TURN the coefficient that takes into account free protein (0.1) and membrane (1.0) renewal.

The coefficients obtained for the different organs are given in table 2 ; they apply to a temperature of 25 °C and change with temperature (twice for an increase of 10 °C). The coefficient for inflorescences after flowering is equal to $0.0022 g_{CH2O} g_{dm}^{-1} d^{-1}$ (Kraalingen, 1985).

The growth respiration coefficient for each of the organs is calculated from their biochemical composition and the cost of synthesis for each of the biochemical components (table III).

$$\begin{aligned} GRLL &= 1.37 g_{CH2O} g_{dm}^{-1} \\ GRT &= 1.45 g_{CH2O} g_{dm}^{-1} \\ GRR &= 1.45 g_{CH2O} g_{dm}^{-1} \\ GRB &= 1.89 g_{CH2O} g_{dm}^{-1} \end{aligned}$$

The coefficients for the petioles (GRPET), rachis (GRRCH) and inflorescences before flowering (GRINF) are taken to be equal to 1.45. The cost of synthesis for bunches is substantially higher than for the other organs, due to their high energy-rich lipid contents (48 % of dry matter).

RESULTS AND DISCUSSION

Main carbon sinks

The model enabled simulation of assimilate entry and their utilization for the prevailing conditions in 1988 at La Mé in Côte-d'Ivoire.

Table IV shows the respiration part and its distribution between the different organs. Total respiration represents 67 % of net assimilation, which seems high when compared to the figures of 20 % to 50 % usually obtained (Ruguet, 1981). The major part is seen to be carbon sinks for root and leaf maintenance. In addition, the stem has little impact on total respiration, and the low maintenance respiration, under 1 % of total assimilates, explains how good production is maintained in old oil palms with a considerable stem.

The dry matter formed annually represents 34 % of carbon entry into the system. Figure 5 shows assimilate distribution between the different organs. The main sinks are the leaves and the roots ; the proportion allocated to the reproductive organs is the difference between the carbon entries and vegetative organ growth and maintenance respiration.

Bunch production for 1988 was estimated at 23.0 t fresh weight ha^{-1} (fresh weight is twice the dry weight), which corresponds to yields obtained in Côte-d'Ivoire in the absence of a water deficit in irrigation trials or with a permanent water table, such as in bottomlands.

Sensitivity test

Model sensitivity was tested for 22 parameters. Each of the parameters was increased by 10 % and table 5 shows the results on bunch production (fresh weight), dry matter production and canopy assimilation.

Of the 22 parameters tested, 11 of them cause over a 5 % variation in production and 6 over a 10 % variation. These are the photosynthesis parameters (α and A_{100}), root biomass (RB), specific leaf biomass (SLB), root maintenance respiration (RMR) and number of leaves per tree (LN).

The photosynthesis parameters are probably correctly estimated, given the numerous measurements made in the field and the good uniformity of the photosynthesis-lighting responses obtained. The number of leaves per oil palm and the specific leaf biomass are relatively easy parameters to obtain and they were measured with care. For root biomass, we only have 3 replications (over a depth of 5 metres), hence given the importance of this parameter, the measurements should be checked and completed.

In general, measurement of root maintenance respiration is fraught with difficulties, which are further exacerbated by the size of the oil palm. The two most interesting approaches are to take measurements on plantlets grown hydroponically or on an inert substrate, and to measure respiration in a column of soil in the field. In the first case, it will be difficult to extrapolate the results to adult trees in the field and in the second case, it will be difficult to separate root respiration from that of organisms and micro-organisms in the soil. Nonetheless, a comparison of these two methods could provide a suitable approach for measuring root maintenance respiration.

The secondary parameters (between 5 % and 10 %) are relatively easy to measure (LMR, K, LTO, TRAD), apart from the root turnover (RTO), which remains very problematical to study, especially the turnover of fine roots which is often too quick for the interval between measurements.

Attempt to extrapolate the model to southeast asian conditions

If the radiation data in the model measured at La Mé (Côte-d'Ivoire) are replaced by those from Banting (Malaysia) (increase of 28 %), without modifying anything else, an increase of 29 % is observed for assimilation, 38 % for the dry matter formed and 135 % for bunch production (fresh weight). This shows the importance of radiation as a limiting factor in Côte-d'Ivoire. Nonetheless, the production simulated in this way (Table VI) greatly exceeds the yields observed in southeast Asia ; in fact, other factors are acting upon the production components.

In order to approximate to southeast asian conditions, the biometric parameters of the model were modified as follows :

- number of leaves per tree increased from 35 to 37,
- mean leaf area increased from 9 to 10.5 m²,
- oil palm height increased from 4.44 m to 5.92 m,
- annual growth increased from 0.48 m to 0.62 m,
- mean stem cross-section increased from 0.126 m² to 0.209 m²,
- root biomass is estimated to be proportional to that of aerial organs, in the same ratio as at La Mé (RB = 0.93 × AERB).

The other parameters remain unaltered. A second trial was conducted, reducing the coefficient of radiation extinction in the canopy (K) from 0.401 to 0.32 (Table VI).

Apart from the root/shoot ratio, all the modifications made corresponded to bibliographical data provided by Gray (1969), Corley *et al.* (1971), Jacquemard (1979) and Breure (1987).

An assimilation increase is seen linked with a higher leaf area index (LAI = 5.5), at the same time as a dry matter production decrease owing to the fact that the vegetative biomass is higher. This higher biomass increases vegetative maintenance respiration more than canopy assimilation. Calculated production (Table VI) corresponds well to the maximum yields observed in southeast asia (Malaysia, Indonesia, Papua New Guinea). This result confirms the interest of the model for acquiring a better understanding of how climate affects production and thereby separating climatic effects from genetic effects. A multi-site study of interactions between physiological and biometric factors and climatic parameters should make for a more precise understanding and could lead to production potential forecasting for a given climatic zone.