

Effet d'une carence en chlorure au champ chez le cocotier hybride PB 121

S. BRACONNIER et J. d'AUZAC (1)

Résumé. — Dans un champ d'expérimentation situé à 200 km de l'océan, l'ion Cl^- apparaît comme le premier facteur limitant de la production chez le Cocotier. Il intervient également dans les phénomènes de résistance à la sécheresse : sa présence permet aux cocotiers de maintenir leurs stomates ouverts plus longtemps dans la journée, et d'attendre des potentiels hydriques très négatifs, donc de disposer d'une force d'appel d'eau suffisante pour maintenir la turgescence cellulaire. Ces deux actions permettent d'optimiser l'équilibre entre transpiration et assimilation, et de ce fait, de mieux tolérer un stress hydrique.

INTRODUCTION

L'effet positif de la nutrition en chlorure chez le palmier à huile et le cocotier a été découvert en 1971 [Ollagnier et Ochs a et b] [11], [12]. Depuis, d'autres résultats ont confirmé ces premiers travaux. On sait maintenant que l'ion Cl^- , chez le cocotier, intervient sur la croissance [von Uexkull, 1972 [19], Daniel et Manciot, 1973 [5], Oguis *et al.*, 1979 [10]], la production [Magat *et al.*, 1975 [7], Margate *et al.*, 1979 [8], De Taffin et Quencez, 1980] [16], ainsi que sur la tolérance à certaines maladies [Alfonzo et Palomar, 1979 [1], Renard *et al.*, 1984 [15], Von Uexkull, 1985] [20].

Aucune base physiologique du rôle du chlorure chez cette plante n'est rapportée. Quelques hypothèses ont cependant été émises. Ainsi von Uexkull (1985) pense que le chlorure serait impliqué dans des phénomènes d'économie de l'eau, plus particulièrement au niveau des stomates. Ollagnier *et al.* (1983) [13] interprètent les manifestations de la carence en chlorure observées sur les cocotiers en Côte d'Ivoire et en Indonésie, comme une incapacité du végétal à maintenir son potentiel hydrique à des valeurs suffisamment basses, du fait de la carence en anion monovalent.

L'objectif de ce travail est de déterminer au champ les effets d'une carence en Cl^- sur certains paramètres, afin d'apporter un premier élément de réponse quant au rôle physiologique de cet élément chez le cocotier.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Situation de l'expérience.

On a mis à profit une expérience de fumure sur cocotier, plantée par l'IRHO en moyenne Côte d'Ivoire : le point d'essai PB CC 39 [Pomier et De Taffin, 1982 [14], Ollagnier *et al.*, 1983]. Cette plantation était à l'origine un essai de fertilisation N.P.K.Mg. Cependant, sur ce site éloigné de l'océan (200 km), les apports atmosphériques de Cl^- sont faibles [Delmas et Djouka, 1983] [6]. Les conditions de mise en évidence du rôle spécifique du chlorure sont donc favorables, et il fût décidé de transformer cet essai N.P.K.Mg en essai N.Cl.K.Mg. Le dispositif est resté inchangé : c'est un essai factoriel 2^4 (4 traitements N, Cl, K et Mg, à 2 niveaux, 0 et 1).

Nature des engrais.

N : urée à 46 p. 100 N.

P : Phosphate tricalcique à 35 p. 100 P_2O_5 de 1977 à 1979 inclus.

K : chlorure de potassium à 60 p. 100 K_2O de 1977 à 1981 inclus, sulfate de potassium à 50 p. 100 K_2O à partir de 1982.

Mg : kiésérite à 33 p. 100 MgO de 1977 à 1979, kiésérite à 27 p. 100 MgO à partir de 1980.

Cl : chlorure de sodium à 40 p. 100 Cl de 1981 à 1983 inclus, chlorure de sodium à 59 p. 100 Cl à partir de 1984.

L'essai est constitué de 2 blocs de 8 parcelles. Chaque parcelle comprend 7 lignes de 7 cocotiers plantés à 9 m en triangle équilatéral.

On a choisi de travailler sur 2 groupes de 4 parcelles : 1-2-3-4 et 11-12-13-14. Pour chaque groupe, les parcelles sont voisines, ce qui atténue un effet éventuel du terrain ou de la nappe phréatique. D'après le diagnostic foliaire (Tabl. I), on constate que chez les 2 groupes, les teneurs foliaires en N, P, K, Ca, Mg, S et Na sont relativement constantes. Par contre, au niveau des teneurs en chlorure, on observe que chacun des groupes comprend une parcelle fortement carencée. Il s'agit des parcelles 4 et 14.

TABLEAU I. — Diagnostic foliaire, en janvier 1987, des cocotiers des différentes parcelles du point d'essai PB CC 39. La valeur des éléments est exprimée en % de la matière sèche. — (*Leaf analysis, in January 1987, of the coconuts in different plots of test point PB CC 39. Nutrient values are expressed as a % of dry matter*)

N° parc (Plot number)	N	P	K	Ca	Mg	S	Na	Cl
1	2,17	0,124	1,401	0,474	0,214	0,183	0,158	0,326
2	2,09	0,123	1,293	0,420	0,225	0,188	0,252	0,589
3	2,10	0,126	0,653	0,529	0,364	0,184	0,251	0,400
4	2,10	0,114	1,098	0,478	0,283	0,184	0,106	0,050
11	2,15	0,120	1,404	0,423	0,226	0,202	0,128	0,272
12	2,07	0,133	1,233	0,512	0,261	0,184	0,218	0,467
13	2,23	0,133	1,228	0,515	0,268	0,187	0,176	0,533
14	2,02	0,134	1,233	0,548	0,281	0,197	0,130	0,066

(1) Laboratoire de physiologie végétale appliquée, Université des Sciences et Techniques du Languedoc F-34060 Montpellier Cedex

L'étude a été réalisée pendant une saison particulièrement sèche, puisque la pluviométrie de décembre 1985 et janvier 1986 est nulle au point d'essai.

Conductance stomatique (G).

La mesure de G a été faite avec un poromètre Delta T modèle MK III. Compte tenu de certaines observations préliminaires des effets sur la mesure de G de l'orientation de la palme, du sectionnement de la foliole, et de la distance du point de mesure au point d'insertion de la foliole sur la palme [Braconnier, 1988] [2], on a établi un protocole de mesure. Cette dernière est prise à terre, immédiatement après sectionnement de la foliole, à 10 cm environ de son point d'insertion sur la palme. Pour chaque arbre, la palme sélectionnée pour l'étude était celle qui, orientée au nord était le plus proche du rang 14. Huit arbres par parcelle ont été choisis. On a suivi l'évolution de G heure par heure, de 10 à 15 heures. Sur le groupe étudié, à chaque heure était effectuée une rotation, au cours de laquelle la conductance des huit arbres par parcelle était mesurée. Après chaque rotation, le sens était alterné.

Sur chacun des 2 groupes, l'évolution de G a été suivie au cours de 6 journées, pendant la période sèche.

Potentiel hydrique (Ψ_w).

Ψ_w a été mesuré avec une chambre à pression de type Schollander. Le protocole de prélèvement des folioles étudiées était identique à celui utilisé lors des mesures de G.

RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

Nombre de feuilles vertes (NFV).

Un simple examen visuel des parcelles (clichés 1 à 6) permet d'identifier facilement celles carencées en chlorure. Les cocotiers de ces parcelles possèdent une couronne de feuilles réduites, et plusieurs feuilles sèches pendent le long du stipe (clichés 4 à 6).

Un comptage du nombre de feuilles vertes a été fait en début (novembre 1985) et en fin (mars 1986) de saison sèche, sur l'ensemble des parcelles du point d'essai. L'analyse statistique (Tabl. II) montre que K et Cl ont des effets positifs hautement significatifs sur ce NFV. L'étude du pourcentage

de diminution du NFV (Tabl. III) montre elle, que le potassium a un effet significatif (il abaisse ce pourcentage de 12,9 p. 100 environ), mais surtout que le chlorure a un effet hautement significatif, avec une baisse de plus de 20 p. 100.

Cl^- apparaît comme l'un des premiers facteurs de tolérance à la sécheresse, si l'on considère la persistance des feuilles vertes.

Productions.

L'étude des corrélations entre teneurs en K et productions d'une part, et entre teneurs en Cl et productions d'autre part a été faite (Fig. 1). On constate que la production est étroitement corrélée à la teneur en Cl^- ($R = 0,73^{**}$), alors qu'il n'existe aucune corrélation significative entre production et teneur en K.

Cl^- apparaît bien, dans cette expérimentation, comme le premier facteur limitant de la production.

Conductance stomatique.

Des travaux précédents ayant montré l'importance de l'ion Cl^- dans le mouvement stomatique des palmacées [Braconnier et d'Auzac, 1985 [3]; Braconnier, 1988; Braconnier et d'Auzac, 1989] [4]. L'influence de la carence en Cl^- sur ce paramètre a été étudiée au champ. La mesure des conductances (Fig. 2A et B) montre que dès 10 heures, les valeurs diminuent. Cependant, il faut noter qu'à partir de 12 h pour le groupe 1-2-3-4, et 13 h pour 11-12-13-14, la conductance des cocotiers carencés en Cl^- (parcelle 4 et 14) est significativement plus faible que celle des autres arbres.

Ainsi, la carence en Cl^- entraîne la fermeture précoce des stomates au cours de la journée, en saison sèche. Cela présente l'avantage de diminuer les pertes d'eau par transpiration, mais cela conduit également au désavantage que constitue la réduction de la photosynthèse, donc la production de matière sèche. Or, l'équilibre entre transpiration et photosynthèse est justement le facteur que doit optimiser une plante pour bien tolérer la sécheresse. Maximov en 1931 [9] notait déjà que : « les plantes ne peuvent pas arrêter leurs pertes d'eau sans diminuer leur capacité photosynthétique. Elles doivent payer la conservation de l'eau par la faim en carbone, et l'assimilation du carbone par une perte d'eau plus grande ». En cas de stress hydrique, la plante risque de mourir de faim (CO_2) ou de soif (H_2O).

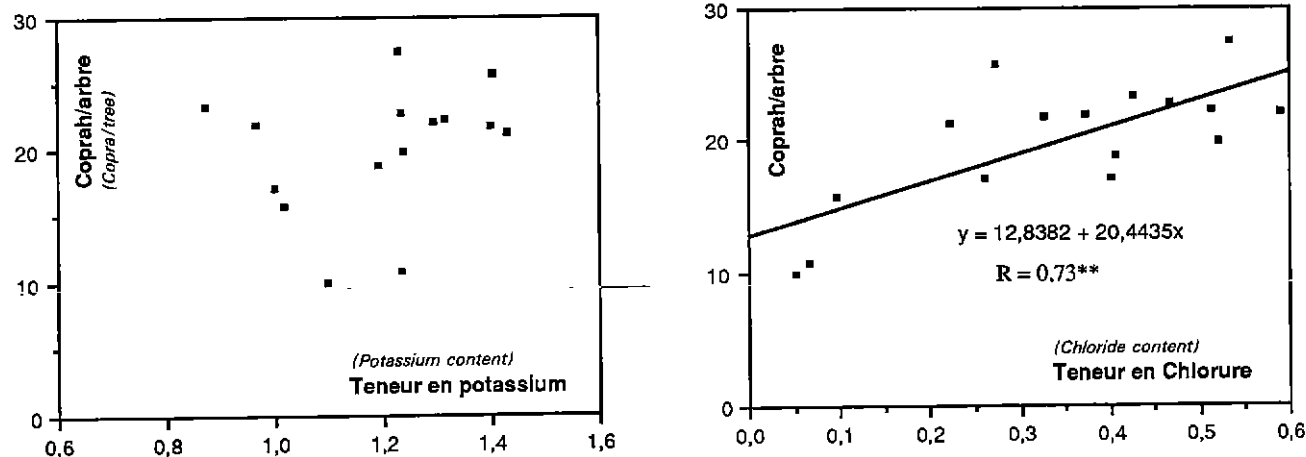


FIG. 1. — Corrélation entre la teneur en K^+ et Cl^- foliaire et la production du cocotier sur le point d'essai PB CC 39 (kg coprah/arbre en 1986) — (Correlation between K^+ and Cl^- leaf contents and coconut production at test point PB CC 39 - kg copra/tree in 1986).

TABLEAU II. — Effet de l'apport de N, K, Mg, Cl sur le nombre de feuilles vertes (NFV). — (Effect of N, K, Mg and Cl applications on the number of green leaves - NGL)

Traitement (Treatment) NFV (NGL)	+ N	+ K	+ Mg	+ Cl
- Fumure (Fertilization)	35,962 (100 %)	34,563 (100 %)	36,425 (100 %)	34,500 (100 %)
+ Fumure (Fertilization)	36,100 (100,4 %)	37,500 (108,5 %)	35,637 (97,84 %)	37,563 (108,9 %)
F calculé (Calculated F)	0,05	21,30**	1,55	23,16**
Probabilité de F (probability of F)	0,82	0,00	0,24	0,00

TABLEAU III. — Effet de l'apport de N, K, Mg, Cl sur le pourcentage de la diminution du NFV pendant la saison sèche. — (Effect of N, K, Mg and Cl applications on the reduction in the NGL during the dry season)

Traitement (Treatment) % baisse NFV (% drop in NGL)	N	K	Mg	Cl
- Fumure (Fertilization)	17,375 (100 %)	18,075 (100 %)	16,988 (100 %)	18,838 (100 %)
+ Fumure (Fertilization)	16,450 (94,68 %)	15,750 (87,14 %)	16,838 (99,12 %)	14,988 (79,56 %)
F calculé (Calculated F)	0,88	5,56*	0,02	15,25**
Probabilité de F (Probability of F)	0,38	0,04	0,85	0,00

Apparemment, la fermeture précoce des stomates est ici un handicap. En effet, les cocotiers chez lesquels elle se produit paraissent davantage souffrir de la sécheresse que les autres : leur nombre de feuilles vertes, ainsi que leur production sont diminués.

Potentiel hydrique (Ψ_w).

L'étude des Ψ_w sur ces mêmes arbres (Fig. 3A et B) montre que les cocotiers non carencés en Cl^- (parcelles 1-2-3 et 11-12-13) ont des potentiels négatifs sensiblement de même valeur, et leur évolution entre 10 et 15 heures est comparable. Par contre, les potentiels hydriques des arbres carencés en Cl^- (parcelle 4 et 14) sont nettement supérieurs aux autres. A chaque heure la différence est significative. Cela signifie que les cocotiers carencés ont une force d'appel d'eau diminuée.

Si l'on garde à l'esprit la relation $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_t$ (où Ψ_s est le potentiel osmotique et Ψ_t le potentiel de turgescence, les valeurs fortement négatives du Ψ_w des arbres non carencés peuvent s'expliquer de deux façons :

1. une diminution de Ψ_t . En effet, à partir de 12 heures

pour le groupe 1-2-3-4, et 13 heures pour 11-12-13-14, l'ouverture stomatique des arbres non carencés en Cl^- est supérieure à celle des cocotiers carencés ; ce qui peut entraîner des pertes d'eau par transpiration plus importantes chez les arbres + Cl^- . On devrait donc observer, chez ces derniers, une baisse de turgescence. Or, aucun symptôme de perte de turgescence n'est observé chez ces cocotiers. Ce sont au contraire ceux qui ont le plus de feuilles vertes, et le moins de feuilles sèches. Cette explication ne peut donc pas à elle seule justifier l'écart de potentiel hydrique existant entre les cocotiers + et - Cl^- .

2. une diminution du Ψ_s résultant de l'accumulation active de solutés (osmorégulation). Cette baisse du Ψ_s , l'amenant à des valeurs encore plus négatives, permettrait d'augmenter la force de succion de l'eau, et de maintenir la turgescence des tissus. Cette hypothèse semble plus proche de la réalité. Elle est confortée par des résultats obtenus lors d'une expérimentation en serre [Braconnier, 1988 ; Braconnier et d'Auzac, 1989], où une baisse du Ψ_s plus importante chez les plants non carencés en Cl^- a été observée. La persistance de la turgescence des tissus est capitale, puisqu'elle permet le maintien des processus de croissance et de

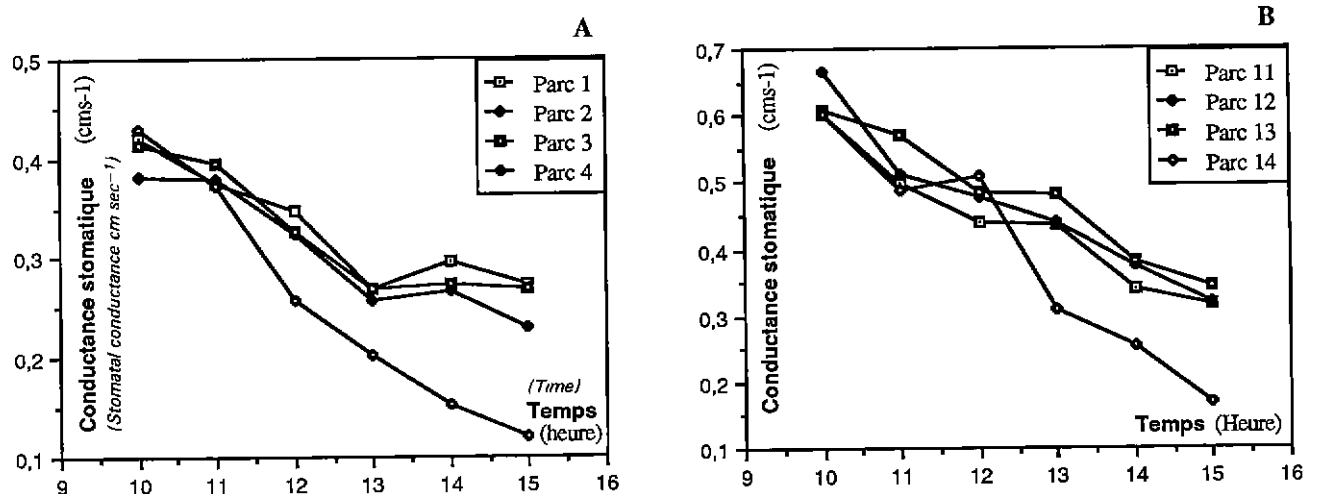


FIG. 2 — Variations de la conductance stomatique (G) en fonction de l'heure du jour, sur les parcelles 1,2,3,4 (A) et 11,12,13,14 (B). — (Variations in stomatal conductance (G) depending on the time of day, on plots 1,2,3,4 (A) and 11,12,13,14 (B))

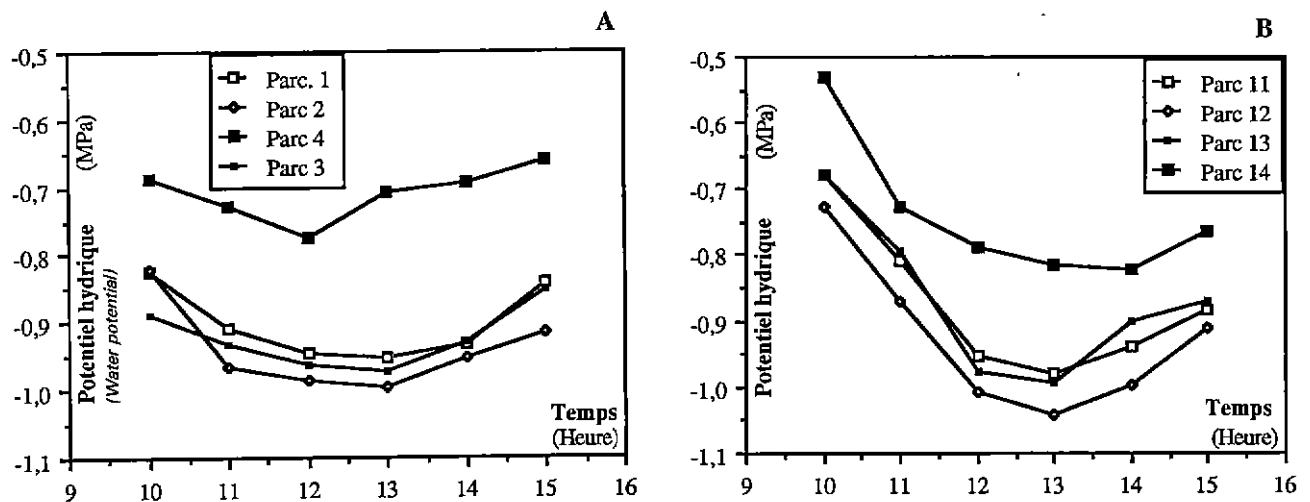


FIG. 3. — Variation du potentiel hydrique (w) en fonction de l'heure du jour sur les parcelles 1,2,3,4 (A) et 11,12,13,14 (B). — (Variation in water potential (w) depending on the time of day in plots 1,2,3,4 (A) and 11,12,13,14 (B)).

production en cas de stress hydrique [Turner et Jomes, 1980 [18]; Turner, 1986] [17].

CONCLUSION

Cette expérimentation a confirmé au champ le caractère indispensable du chlorure chez le cocotier. L'ion Cl⁻ apparaît comme le premier facteur limitant de la production. On relève en effet une corrélation étroite entre la production et la teneur foliaire en Cl⁻.

En période sèche, le chlorure intervient au moins à deux niveaux : (1) il permet au stomates de rester ouverts plus longtemps pendant la journée ; (2) il permet au cocotier d'atteindre des potentiels hydriques plus négatifs, donc de

disposer d'une force d'appel d'eau suffisante pour maintenir la turgescence des tissus.

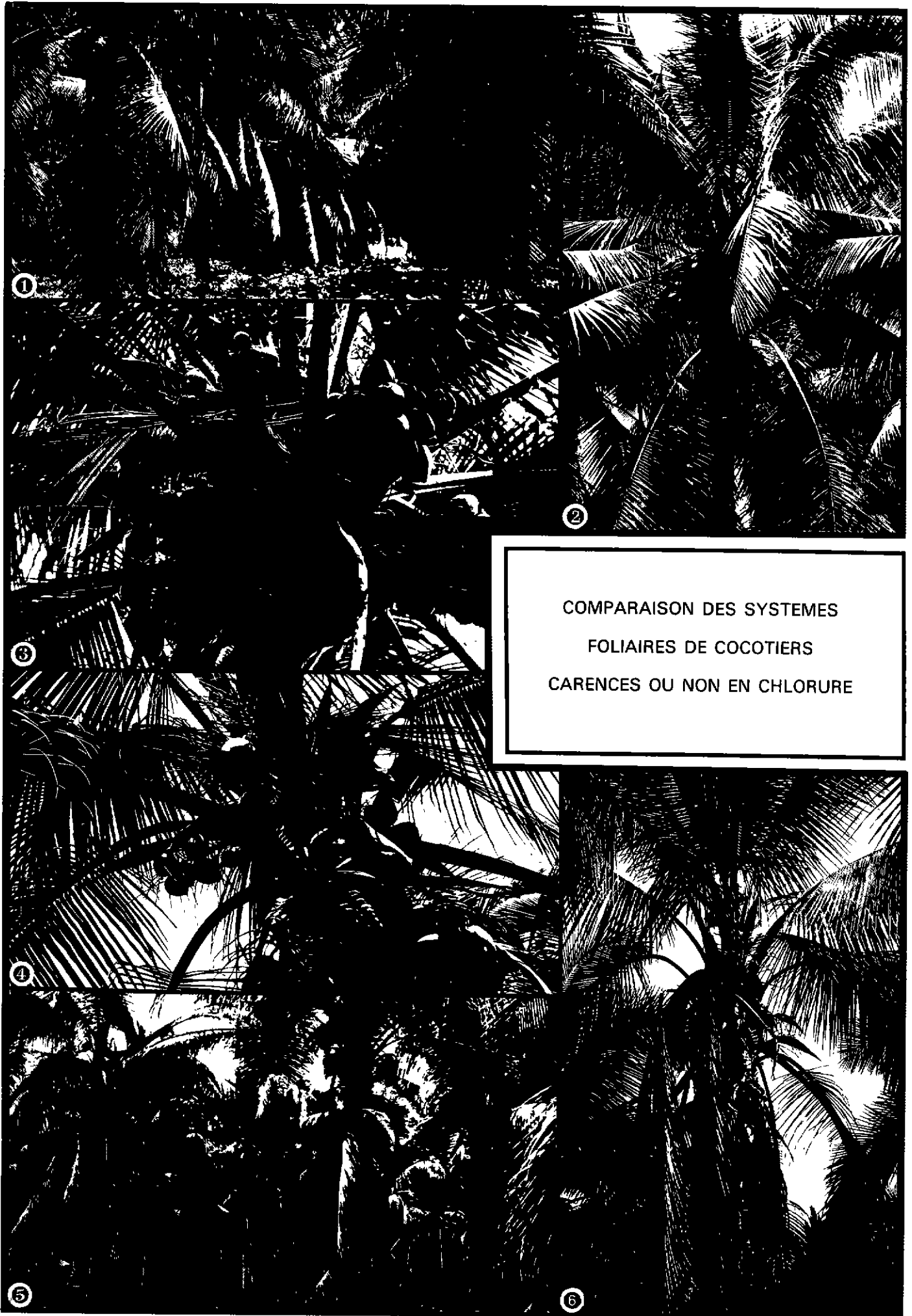
Ces deux actions permettent en fait d'optimiser l'équilibre entre transpiration et assimilation. En effet, même si une ouverture stomatique plus longue peut aggraver les pertes d'eau des cocotiers non carencés, celles-ci sont compensées par une force d'appel d'eau plus intense. Le cocotier non carencé en Cl⁻ peut donc maintenir une photosynthèse plus longtemps dans la journée, sans pour autant souffrir d'un manque d'eau. Son adaptation à une contrainte hydrique est meilleure. Cela explique que lors de nos mesures, les cocotiers non carencés en Cl⁻ semblaient mieux supporter la sécheresse que les cocotiers carencés.

Le chlorure apparaît chez le cocotier, comme un des

Légendes de la page 471.

Comparaison de systèmes foliaires de cocotier carencés ou non en chlorure (Comparison of foliage on chloride deficient and non-deficient coconuts).

1. Cocotier de la parcelle 1 (+ Cl). — (Coconuts in plot 1 [+ Cl]).
2. Cocotiers de la parcelle 4 (- Cl). — (Coconuts in plot 4 [- Cl]).
3. Couronne foliaire d'un cocotier de la parcelle 12 (+ Cl) — (Crown of a coconut in plot 12 [+ Cl]).
4. Couronne foliaire d'un cocotier de la parcelle 14 (- Cl) — (Crown of a coconut in plot 14 [- Cl]).
5. Cocotier de la parcelle 13 (+ Cl). — (Coconut in plot 13 [+ Cl]).
6. Cocotier de la parcelle 14 (- Cl). — (Coconut in plot 14 [- Cl]).



①

②

③

④

⑤

⑥

COMPARAISON DES SYSTEMES
FOLIAIRES DE COCOTIERS
CARENCES OU NON EN CHLORURE

premiers facteurs de tolérance à la sécheresse. Plusieurs questions se posent maintenant, notamment comment l'ion Cl^- intervient d'une part dans le mécanisme intime de la régulation stomatique, d'autre part dans l'osmorégulation, et enfin éventuellement dans l'activité photosynthétique. Faut-il considérer que l'ion Cl^- (et éventuellement Na^+) constitue lui-même un osmoticum permettant de maintenir le Ψ_s suffisamment bas lors des périodes de sécheresse, afin de conserver une puissance d'appel d'eau suffisante pour la plante ? Le cocotier que l'on ne peut pas ranger vraiment parmi les plantes xérophytiques possède néanmoins une

certaine résistance à la sécheresse. Sa richesse relative en Cl^- lui confère un faible caractère halophytique, et tant que la nature exacte des osmoticums s'accumulant en cas de stress hydrique n'aura pas été déterminée, on ne saura dire si le cocotier est plus un halophyte qu'un glycophyte.

Remerciements. — Nous tenons à remercier l'Institut de Recherche pour les Huiles et Oléagineux, qui a financé ces travaux constituant une partie des recherches d'une thèse de Doctorat, ainsi que la station cocotier Marc Delorme (IRHO Côte d'Ivoire), pour l'aide logistique qu'elle a mise à notre disposition.

BIBLIOGRAPHIE

- [1] ALONAO J. C., PALOMAR M. K. (1980). — Effect of seawater and seaweed salt on coconut gray leaf spot disease *Phil. J. Coco Stud.*, **5**, p. 27-31.
- [2] BRACONNIER S. (1988). — *Physiologie de la nutrition en chlorure chez le palmier à huile et le cocotier*. Thèse de Doctorat, université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier II, 207 p.
- [3] BRACONNIER S., d'AUZAC J. (1985). — Etude anatomique et mise en évidence cytologique des mouvements de potassium et de chlore associés à l'ouverture des stomates de palmier à huile et de cocotier. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 301, Série III, 9, p. 457-462.
- [4] BRACONNIER S., d'AUZAC J. (1989). — Role of chloride in water stressed coconut. *Plant Physiol. Biochem.*, à paraître.
- [5] DANIEL C., MANCIOT R. (1973). — La nutrition en chlore des jeunes cocotiers aux Nouvelles Hébrides. *Oléagineux*, **28**, N° 2, p. 71-72.
- [6] DELMAS R., DJOUKA A. (1983). — Etude des apports de chlore aux sols de Basse Côte d'Ivoire. *Oléagineux*, **38**, N° 7, p. 429-437.
- [7] MAGAT S. S., CADIGAL V. L., HABANA J. A. (1975). — Yield improvement of Coconut in elevated area of Davao (Philippines) by KCl fertilization. *Oléagineux*, **30**, N° 10, p. 413-418.
- [8] MARGATE R. Z., MAGAT S. S., ALFORJA L. M., HABANA J. A. (1979). — A long-term KCl fertilization study of bearing Coconuts in an inland-upland area of Davao (Philippines) (Bilingue angl.-fr.). *Oléagineux*, **34**, N° 5, p. 235-240.
- [9] MAXIMOV N. A. (1931). — The physiological significance of the xromorphic structure of plants. *J. Ecol.*, **19**, p. 273-282.
- [10] OGUI S. L. G., MAGAT S. S., MARGATE R. Z. (1979). — The effect of chlorine sources and ammonium sulfate on the growth of Coconut seedlings. *Phil. J. Coco Stud.*, **IV**, p. 25-29.
- [11] OLLAGNIER M., OCHS R. (1971a). — Le chlore, nouvel élément essentiel dans la nutrition du Palmier à huile (Bilingue Fr.-angl.) *Oléagineux*, **26**, N° 1, p. 1-15.
- [12] OLLAGNIER M., OCHS R. (1971b). — La nutrition en chlore du palmier à huile et du cocotier (Bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, **26**, N° 6, p. 367-372.
- [13] OLLAGNIER M., OCHS R., POMIER M., DE TAFFIN G. (1983). — Action du chlore sur le cocotier hybride PB-121 en Côte d'Ivoire et en Indonésie Développement, tolérance à la sécheresse production (Bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, **38**, N° 5, p. 309-321.
- [14] POMIER M., DE TAFFIN G. (1982). — Tolérance à la sécheresse de quelques hybrides de cocotiers (Bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, **37**, N° 2, p. 55-62.
- [15] RENARD J. L., BRAHMANA D., ROGNON F. (1984). — Comportement du cocotier hybride Nan Jaune × Grand Ouest Africain vis-à-vis du Stem Bleeding en Indonésie. Mise en évidence du rôle du chlore dans l'expression des symptômes (Bilingue fr.-angl.). *Oléagineux*, **39**, N° 6, p. 311-319.
- [16] DE TAFFIN G., QUENCEZ P. (1980). — Aspect de la nutrition anionique chez le palmier à huile et le cocotier Problème du chlore (Bilingue fr.-angl.) *Oléagineux*, **35**, N° 12, p. 539-544.
- [17] TURNER N. C. (1986). — Adaptation to water deficit: a changing perspective. *Aust. J. Plant. Physiol.*, **13**, p. 175-190.
- [18] 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 ed., Wiley and Sons, p. 87-103.
- [19] VON UEXKULL H. R. (1972). — Response of coconut to (potassium) chloride in the Philippines (Bilingue angl.-Fr.) *Oléagineux*, **27**, N° 1, p. 13-19.
- [20] VON UEXKULL H. R. (1985). — Chlorine in the nutrition of palm trees (Bilingue angl.-fr.). *Oléagineux*, **40**, N° 2, p. 67-74.

SUMMARY

Effect of a chlorine deficiency in the field on coconut hybrid PB 121.

S. BRACONNIER and J. d'AUZAC, *Oléagineux*, **44**, 1989, N° 10, p. 467-474.

In an experimental trial located 200 km from the ocean, the Cl^- ion appears to be the major factor limiting coconut production. It is also involved in drought resistance phenomena; its presence enables coconuts to keep their stomata open longer during the day and to attain highly negative water potentials, hence to benefit from a sufficient water drawing capacity to maintain cell turgidity. These two actions enable optimization of the balance between transpiration and assimilation, thereby leading to better water stress tolerance.

RESUMEN

Efecto de una carencia de cloruro en el campo en el cocotero híbrido PB 121.

S. BRACONNIER y J. d'AUZAC, *Oléagineux*, 1989, **44**, N° 1°, p. 467-474.

En un campo experimental ubicado a 200 km del océano, el ión Cl^- aparece como la primera limitación en el cocotero. También interviene en los fenómenos de resistencia a la sequía: su presencia permite que los cocoteros mantengan sus estomas abiertos por más tiempo durante el día, y alcancen potenciales hídricos muy negativos, por lo que se dispone de una fuerza de aspiración de agua suficiente para mantener la turgencia de las células. Estas dos acciones permiten optimizar el equilibrio entre la transpiración y la asimilación, haciendo que la planta tolere mejor un stress por falta de agua.

Effect of a chloride deficiency in the field on coconut hybrid PB 121

S. BRACONNIER and J. d'AUZAC (1)

INTRODUCTION

The positive effect of chloride nutrition in oil palm and coconut was discovered in 1971 [Ollagnier and Ochs a and b] [11], [12]. Since then, other results have confirmed this initial work. It is now known that the Cl^- ion affects coconut growth [von Uexkull, 1972 [19], Daniel and Manciot, 1973 [5]; Oguis *et al.*, 1979] [10], production [Magat *et al.*, 1975 [7]; Margate *et al.*, 1979 [8], de Taffin and Quencez, 1980] [16] and its tolerance of certain diseases [Alonzo and Palomar, 1979 [1]; Renard *et al.*, 1984 [15]; von Uexkull, 1985] [20].

No physiological basis has been reported for the role of chloride in this plant. Nonetheless, a few hypotheses have been put forward. Thus von Uexkull (1985) believes that chloride is involved in water saving phenomena, especially at stomatal level. Ollagnier *et al.* (1983) interpret the occurrence of chloride deficiencies, observed on coconuts in Côte d'Ivoire and Indonesia, as the inability of the plant to keep its water potential at sufficiently low values, due to a monovalent anion deficiency.

The aim of this article is to determine the effects of Cl^- deficiency on certain parameters in the field, so as to provide a preliminary answer as regards the physiological role of this nutrient in coconut.

MATERIAL AND METHODS

Experiment conditions.

A coconut fertilizer experiment, planted by IRHO in middle Côte d'Ivoire was used: test point PB CC 39 [Pomier and de Taffin, 1982 [14], Ollagnier *et al.*, 1983]. This planting was originally an N, P, K, Mg fertilization trial. However, on this site, far from the ocean (200 km), atmospheric Cl^- is low [Delmas and Djouka, 1983] [6]. Conditions are therefore favourable for detecting the specific role of chloride and it was decided to convert this N, P, K, Mg trial into an N, Cl, K, Mg trial. The experimental design remained the same: 2^4 factorial trial (4 treatments: N, Cl, K and Mg and two levels: 0 and 1).

Type of fertilizers.

N: urea at 46 % N.

P: triacalcium phosphate at 35 p. cent P_2O_5 from 1977 to 1979 inclusive

K: potassium chloride at 60 p. cent K_2O from 1977 to 1981 inclusive, potassium sulphate at 50 % K_2O from 1982 onwards.

Mg: kieserite at 33 p. cent MgO from 1977 to 1979. Kieserite at 27 % MgO from 1980 onwards.

Cl: sodium chloride at 40 p. cent Cl from 1981 to 1983 inclusive. Sodium chloride at 59 p. cent Cl from 1984 onwards.

The trial consists of 2 blocks of 8 plots. Each plot contains 7 rows of 7 coconuts planted in a 9 m equilateral triangle.

It was decided to work with 2 groups of 4 plots: 1-2-3-4 and 11-12-13-14. For each group, the plots are adjacent, which lessens any land or water table effects. A leaf analysis (Table I) reveals that in both groups, N, P, K, Ca, Mg, S and Na contents are relatively constant. However, it was observed that each of the groups contains a plot highly deficient in chloride - plots 4 and 14.

The study was made during a particularly dry season, since rainfall in December 1985 and January 1986 was nil at the test point.

Stomatal conductance (G).

G was measured using a Delta T MK III porometer. Taking into account certain preliminary observations of the effects on G measurement of frond orientation, leaflet sectioning and the distance from the point of measurement to the point of leaflet attachment to the

frond [Braconnier, 1988] [2], a measurement protocol was drawn up. The measurement is taken on the ground, immediately after the leaflet has been severed, approximately 10 cm from its point of attachment to the frond. For each tree, the frond selected for study was a North-oriented frond closest to rank 14. Eight trees were chosen per plot.

The evolution of G was monitored hour by hour from 10:00 AM to 3:00 PM. The group studied underwent rotation every hour, during which the conductance of the eight trees per plot was measured. The direction was reversed after each rotation.

On each of the 2 groups, G evolution was monitored for 6 days during the dry season.

Water potential (Ψ_w).

Ψ_w was measured with a Schollander type pressure chamber. The sampling protocol for the leaflets studied was identical to that used for G measurement.

EXPERIMENT RESULTS

Number of green leaves (NGL).

A simple visual examination of plots (photos 1 to 6) enables easy identification of those with chloride deficiency. The coconuts in these plots have crowns with a reduced number of leaves, and several dry leaves hang down the stems (photos 4 to 6).

The number of green leaves was counted at the beginning (November 1985) and the end (March 1986) of the dry season in all the test point plots. A statistical analysis (Table II) shows that K and Cl have highly significant positive effects on the NGL. A study of the percentage reduction in the NGL (Table III) shows that potassium has a significant effect (it lowers this percentage by approximately 12.9 %), but especially that chloride has a highly significant effect, with a drop of over 20 %.

Cl^- appears to be one of the major drought tolerance factors, if the persistence of green leaves is anything to go by.

Production.

A study was made of correlations between K contents and production on the one hand, and Cl contents and production on the other (Fig 1). It was seen that production was closely correlated with Cl^- contents ($R = 0.73^{**}$), whereas there is no significant correlation between production and K contents.

In this experiment, Cl^- does indeed seem to be the major factor limiting production.

Stomatal conduction.

As previous work had already shown the importance of the Cl^- ion in the stomatal movement of palms [Braconnier and d'Auzac, 1985 [3]; Braconnier, 1988; Braconnier and d'Auzac, 1989] [4], the effect of Cl^- deficiency on this parameter was studied in the field. Conductance measurements (Fig 2 A and B) show that values fall from 10:00 AM onwards. However, it should be noted that from noon for the 1-2-3-4 group and from 1:00 PM for the 11-12-13-14 group, the conductance of Cl^- deficient coconuts (plots 4 and 14) is significantly lower than that of the other trees.

Hence, Cl^- deficiency leads to early stomatal closing during the day in the dry season. This offers the advantage of reducing water losses by transpiration, but also leads to the disadvantage of reduced photosynthesis, hence lower dry matter production. The balance between transpiration and photosynthesis is the very factor a plant has to optimize in order to be drought tolerant. Maximov, in 1931 [9], was already stating that « plants cannot stem their water losses without reducing their photosynthesis capacity. They pay for their

(1) Laboratoire de physiologie végétale appliquée — Université des Sciences et Techniques du Languedoc, F-34060 Montpellier Cedex (France)

water conservation with carbon shortages and for carbon assimilation with greater water loss ». In the case of water stress, the plant risks dying of hunger (CO_2) or thirst (H_2O).

Apparently, early stomatal closing is a handicap here. Indeed, coconuts in which this occurs seem to suffer more from drought than others; their number of green leaves and their yields are reduced.

Water potential (Ψ_w).

A study of Ψ_w on the same trees (Fig. 3 A and B) shows that coconuts not deficient in Cl^- (plots 1-2-3 and 11-12-13) have negative potentials of substantially the same value and their evolution between 10:00 AM and 3:00 PM is comparable. However, the water potential of Cl^- deficient trees (plots 4 and 14) is clearly greater than the others. At any time of day, the difference is significant. This means that deficient coconuts have a reduced water drawing capacity.

Bearing in mind the relation $\Psi_w = \Psi_s + \Psi_t$ (where Ψ_s is osmotic potential and Ψ_t turgidity potential), the highly negative Ψ_w values of non-deficient trees can be explained in two ways:

1) a reduction in Ψ_t . Indeed, from noon onwards for group 1-2-3-4 and from 1.00 PM onwards for group 11-12-13-14, the stomatal opening of non Cl^- deficient trees is greater than that of deficient coconuts; this can lead to greater water losses due to transpiration in + Cl^- trees. Hence in the latter, there should be a drop in turgidity, but no turgidity loss symptoms are in fact seen in these coconuts. On the contrary, they are the ones with the greenest leaves and the smallest number of dry leaves. This explanation alone cannot therefore justify the difference that exists in water potential between + and - Cl^- coconuts.

2) a reduction in Ψ_s , resulting from the active accumulation of solutes (osmoregulation). This drop in Ψ_s , bringing it down to even more negative values, would appear to enable an increase in water suction and thereby maintain tissue turgidity. This hypothesis seems to be closer to reality. It is backed up by the results obtained during greenhouse experiments [Braconnier, 1988; Braconnier and d'Auzac, 1989], where a greater drop in Ψ_s was observed in non Cl^- deficient plants. The persistence of tissue turgidity is of capital importance, since it ensures continuation of the growth and production processes in the event of water stress [Turner and Jones, 1980 [18]; Turner, 1986 [17]].

CONCLUSION

This experiment confirms in the field the essential nature of chloride in coconut. The Cl^- ion appears to be the major factor limiting production. There is a close correlation between production and leaf Cl^- contents.

In dry periods, chlorine is involved on at least two levels.

1. It enables the stomata to remain open longer during the day.
2. It enables the coconut to achieve more negative water potentials, thereby ensuring a sufficient water drawing capacity to maintain tissue turgidity.

These two actions provide for optimization of the balance between transpiration and assimilation. Even though longer stomatal opening can exacerbate water losses in non-deficient coconuts, these losses are compensated for by a more intense water drawing capacity. A non Cl^- deficient coconut can therefore maintain photosynthesis for longer during the day, without suffering from lack of water. Its adaptation to water constraints is better. This explains why, during our measurements, the non Cl^- deficient coconuts seemed to withstand drought better than deficient coconuts.

In coconut, chloride appears to be one of the major drought tolerance factors. Several questions now come to mind, especially as to how the Cl^- ion acts upon the stomatal regulation mechanism and in osmoregulation and, finally, its possible effect on photosynthetic activity. Should the Cl^- ion (and possibly Na^+) be considered to constitute an osmotic regulator capable of maintaining Ψ_s at sufficiently low levels during drought periods, to maintain an adequate water drawing capacity for the plant? The coconut, which cannot really be classed as a xerophytic plant, nonetheless has a certain resistance to drought. Its relative richness in Cl^- gives it a relatively low halophytic character, and so long as the exact nature of the osmotica that accumulate in cases of water stress has not been determined, it cannot be known whether the coconut is more of a halophyte than a glycophyte.

Acknowledgements. — *We wish to thank the Institut des Recherches pour les Huiles et Oléagineux (IRHO), who funded this work which forms part of the research for a Doctorate thesis, along with the Marc Delorme coconut research station (IRHO, Côte d'Ivoire) for the logistical assistance provided.*

INDEX DES ANNONCEURS

BANQUE NATIONALE DE PARIS.....	couv. p. 3
BLOHORN	couv. p. 4
CAP-KEK	IV
CIBA-GEIGY	V
HERSTAL (Ateliers de Construction de)	p. 508
KUHNLE, KOPP & KAUSCH (KKK).....	II

La Mécanique MODERNE.....	p. 488
OLIER (Sté Nouvelle des Ets).....	couv. p. 2
RENTEC	IV
SODECLI	p. 508
SPEICHIM	VI
WECKER (Usine de).....	III