

# Le comportement du palmier à huile sous stress hydrique. Données du problème, premiers résultats et voies de recherche

## *Oil palm performance under water stress. Background to the problem, first results and research approaches*

B. CORNAIRE<sup>(1)</sup>, C. DANIEL<sup>(2)</sup>, Y. ZUILY-FODIL<sup>(3)</sup>, E. LAMADE<sup>(2)</sup>

**Résumé.**— Les rendements du palmier à huile sont étroitement liés à son alimentation en eau qui peut même, si elle est par trop déficiente, mettre en cause la survie des arbres. Les moyens d'évitement ou d'atténuation des effets de la sécheresse, conduite des palmeraies en sol nu ou sous irrigation, allègement des couronnes, trouvent rapidement leurs limites tant sur le plan technique que économique. La mise en évidence de différences de comportement des arbres au champ selon leurs origines génétiques et les types de croisements, et ce en partie indépendamment de leurs potentiels de production, permet d'envisager avec confiance la voie génétique pour procéder successivement à l'identification des croisements et des géniteurs à bon comportement, à la détermination des caractéristiques phénologiques et physiologiques liées à ces comportements, enfin à l'orientation en conséquence des plans de sélection tant pour le programme général d'amélioration génétique du palmier que pour la production de semences ou, et, de *in vitro*-plants. Les premières études ont rapidement confirmé que le caractère recherché de "bon comportement vis à vis de la sécheresse" devait être dû à la conjonction de plusieurs caractéristiques phénologiques ou physiologiques. Ceci impose la connaissance la plus large possible des phénomènes liés à la souffrance et à la résistance de la plante au stress hydrique. A ce jour, l'étude des caractéristiques hydriques et de leur régulation n'a pas donné de résultats très marqués si ce n'est une tendance chez les croisements résistants à conserver en saison sèche des conductances stomatiques plus faibles. D'après certaines observations, il semblerait que les croisements résistants disposent de réserves hydrocarbonées plus importantes qu'ils pourraient, par ailleurs, mobiliser plus facilement en période de stress. Ces observations ne sont pas indépendantes de celles concernant le potentiel photosynthétique souvent plus élevé sur matériel tolérant. Le potentiel photosynthétique et le mode de répartition des assimilats pourraient expliquer qu'il existe des croisements qui ne suivent pas la relation inverse observée entre développement du système racinaire et niveaux de production ; il est, par ailleurs, reconnu que la tolérance à la sécheresse est fonction du développement racinaire. Dans l'état actuel d'avancement des recherches, il semblerait que les caractéristiques membranaires, des cellules et des organites cellulaires, joueraient un rôle prépondérant dans les phénomènes de résistance à la sécheresse. Cette voie passe par l'étude des compositions de ces membranes, en particulier pour les acides gras. Les premiers résultats sur palmier paraissent confirmer ceux obtenus sur le cocotier. La synthèse des travaux de ces dernières années permet d'appréhender quelques caractéristiques nécessairement présentes chez les arbres d'un croisement pour qu'il ait des chances de bien se comporter en conditions de sécheresse. Les travaux devront encore s'affiner pour tenter de repérer croisements et individus au stade plantules afin de disposer de tests, dits "précoces", de caractérisation du matériel végétal.

**Mots clés.** — Palmier à huile, effets du stress hydrique, matériel végétal, résistance cellulaire, réserves glucidiques, activité photosynthétique

**Abstract.**—Oil palm yields are closely linked to water supply, which can, if too deficient, threaten tree survival. The ways of preventing or reducing the effects of drought - bare soil or irrigated oil palm plantations, crown lightening - rapidly reach their limits on both a technical and economic level. The detection of differences in tree performance in the field according to genetic origin and cross type, partly independent of their production potential, means that the genetic approach is a good prospect for successively identifying crosses and parents that perform well, determining the phenological and physiological characteristics linked to performance and steering breeding programmes accordingly, both for the general oil palm genetic improvement programme and for seed and/or ramet production. The first studies rapidly confirmed that the sought-after character of "good performance with respect to drought" had to be due to a combination of several phenological or physiological characteristics. This requires as extensive a knowledge as possible of the phenomena linked to plant suffering and drought resistance. To date, the study of water characteristics and their regulation has not given any definite results, except for a tendency in resistant crosses to maintain lower stomatal conductance levels during the dry season. According to certain observations, it would seem that resistant crosses have more extensive carbohydrate reserves that they can mobilize more easily in times of stress. These observations are not unrelated to those concerning photosynthetic potential, which is often higher in tolerant material. Photosynthetic potential and carbon allocation patterns could explain why there are crosses that do not fit in with the inverse relationship observed between root system development and production levels, furthermore, it is generally acknowledged that drought tolerance is a function of root system development. As research stands at present, it would seem that the membrane characteristics of cells and cellular organites play a predominant role in drought resistance phenomena. This approach involves studying membrane composition, particularly fatty acids. The first results on oil palm seem to confirm those obtained on coconut. A look at the work carried out in recent years reveals a few characteristics that are essential in trees from a given cross if they are to have a good chance of performing well under drought conditions. This work will have to be fine-tuned still further with a view to identifying individuals at the seedling stage and developing so called "early" tests for characterizing planting material.

**Key words.** — Oil palm, water stress effects, planting material, cell resistance, carbohydrate stocks, photosynthetic potential

(1) Station de recherche de Pobé (Benin)

(2) CIRAD-CP - BP 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France)

(3) Laboratoire d'Ecologie générale et appliquée, Paris VII (France)

(1) Pobé Research station (Benin)

(2) CIRAD-CP - BP 5035 - 34032 Montpellier Cedex (France)

(3) General and applied Ecology laboratory, university of Paris VII (France)

## INTRODUCTION

Il est bien démontré que l'alimentation en eau est le premier facteur limitant du rendement du palmier à huile. De ce point de vue, il existe dans le monde de nombreuses situations de culture dans lesquelles l'optimum n'est pas atteint avec, comme conséquence directe, une réduction des rendements en régimes et en huile. Au delà de ces situations, somme toutes classiques, il existe en particulier en Afrique (Nigéria, Bénin, Togo, Ghana, Côte-d'Ivoire) des zones de culture caractérisées par des déficits hydriques intenses. Le Bénin pouvant être considéré comme un cas extrême comme en témoignent les valeurs de déficit hydrique enregistrées sur la station de Pobé (Tabl. I).

Soumis à de telles sécheresses, les arbres non seulement réduisent fortement leur production, qui peut tomber certaines années à moins de 5 t. de régimes/ha, mais encore subissent des dégâts végétatifs, pour certains irréversibles et entraînant la mort.

Dans tous les cas de figures, qu'il s'agisse de réduction de rendement ou de traumatisme végétatif, une meilleure connaissance du comportement et du fonctionnement des arbres ne peut qu'améliorer, à terme, l'efficacité des travaux de sélection.

Les effets des fortes sécheresses sur le palmier à huile ont été identifiés pour la première fois par G. Maillard *et al.*, (1974). Outre la description des symptômes (nombreuses flèches fermées, feuilles vertes cassées, nombreuses feuilles desséchées, flèche basculée, mort), les auteurs avaient mis en évidence :

- non seulement, l'effet aggravant sur la sensibilité à la sécheresse de la charge en régimes,
- mais aussi, l'existence de comportement différent selon les croisements, certains "résistant" mieux que d'autres malgré une charge des couronnes plus fortes.

Ainsi était mis en évidence le premier indice de la possibilité d'une "coexistence" sur un même matériel végétal de bonne production et de bon comportement à la sécheresse.

## MOYENS D'EVITEMENT DE LA SECHERESSE OU D'ATTENUATION DE SES EFFETS

### Evitement de la sécheresse par accroissement de l'eau disponible

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

De très nombreux essais d'irrigation ont été conduits sur tous les continents et l'on connaît assez bien ses effets en fonction des conditions naturelles et des techniques utilisées.

Entre autres, G. de Taffin *et al.* (1976) avaient montré, sur un essai de 1 ha, la validité de la méthode d'irrigation lente (drip-irrigation) dans les conditions de la station de Pobé, avec l'obtention d'un rendement de 31 t. de régimes/ha, 3 ans après le début de la mise en irrigation, pour 12 t. en culture sèche.

Ces auteurs avaient, par ailleurs, mis en évidence la dépendance partielle des stomates à l'hygrométrie de l'air.

L'irrigation selon la méthode des apports localisés a été mise en application sur 830 ha de palmiers dans le sud du Bénin. Les résultats rapportés par H. Chaillard *et al.* (1983) confirment la diminution de l'efficacité de l'irrigation pendant les périodes où l'hygrométrie de l'air est inférieure à 50 %.

C'est ainsi qu'en plantation industrielle et sous conditions naturelles à saison sèche marquée, il était difficile de dépasser, avec irrigation, un rendement moyen de 22-24 t. de régimes/ha/an.

## INTRODUCTION

*It is clear that water supply is the major limiting factor for oil palm yield. From this point of view, there are many cropping areas worldwide in which optimum conditions are not achieved with, as a direct consequence, a reduction in FFB and oil production. Apart from these after all conventional situations, there are cropping zones in Africa in particular (Nigeria, Benin Togo, Ghana, Ivory Coast) that are characterized by intense water deficits. Benin can be considered to be an extreme case, as shown by the water deficit values recorded at the Pobé Station (Table I).*

*When subjected to such droughts, the trees not only considerably reduce their production, which can fall in certain years to less than 5 t of FFB/ha, but also suffer vegetative damage, which is sometimes irreparable and can lead to tree death.*

*In any event, whether the problem is reduced yields or vegetative damage, better knowledge of tree performance and functioning is bound to improve the long-term effectiveness of breeding work.*

*The effects of severe droughts on oil palm were identified for the first time by G. Maillard et al. (1974). Besides a description of the symptoms (numerous closed spears, broken green leaves, numerous dried out leaves, toppled spear, death), the authors also detected:*

- *not only the aggravating effect of bunch number on drought susceptibility,*
- *but also the existence of different performances depending on the crosses, some of which "resist" better than others despite a greater number of bunches in the crown.*

*This revealed the first clue that high productivity and good performance with respect to drought might "co-exist" within the same type of planting material.*

## WAYS OF PREVENTING DROUGHT OR OF REDUCING ITS EFFECTS

### Preventing drought by increasing water availability

*On tree crops, drought can be prevented either by compensating for insufficient rainfall by irrigation or by increasing soil water reserves.*

*A great number of irrigation trials have been conducted worldwide, and we now have extensive knowledge of its effects depending on natural conditions and the techniques used.*

*Amongst others, G. de Taffin et al. (1976) demonstrated, in a 1-ha trial, the merits of the drip irrigation method under conditions at the Pobé Station, obtaining yields of 31 t of FFB/ha three years after the start of irrigation as opposed to 12 t/ha for non-irrigated plots.*

*These authors also revealed the partial dependence of stomata on the relative humidity.*

*Irrigation in the form of localized applications was implemented on 830 ha of oil palm in southern Benin. The results described by H. Chaillard et al. (1983) confirmed the reduction in irrigation efficiency during periods when relative humidity is less than 50%.*

*Hence in commercial plantations, under natural conditions with a marked dry season, it is difficult to exceed yields of 22-24 t of FFB/ha/year, even with irrigation.*

TABLEAU I. — Station de Pobé, Bénin. Evolution du déficit hydrique annuel — (Pobe Station, Benin - Annual water deficit trends)

Décennies (Decades)	Déficit annuel (Annual deficit) (mm)	
	Moyennes (Means) (mm)	Valeurs maximales (Maximum values) (mm)
1922-1931	520	841
1932-1941	503	771
1942-1951	616	941
1952-1961	445	623
1962-1971	532	878
1972-1981	612	977
1982-1991	550	860

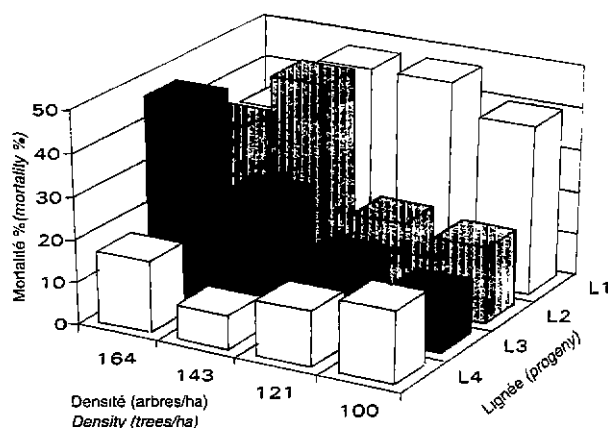


FIG. 1. — Station de Pobé, Bénin - Densité de plantation et taux de rentabilité — (Pobe station, Benin - Planting density and mortality rate)

L'IRHO *et al.* (1985), montraient l'impossibilité de rentabiliser cette opération dans les conditions du marché international de l'huile de palme et sa faible rentabilité dans celles du marché intérieur.

Un accroissement des réserves disponibles en eau du sol peut être obtenu par réduction du ruissellement, plantation et terrasses en courbes de niveau, terrasses individuelles, et par un accroissement de la capacité de rétention du sol (sous-solage). Les travaux entrepris en Côte-d'Ivoire ont été rapportés par J.P. Caliman *et al.* (1987), et J.P. Caliman (1992), avec des résultats intéressants obtenus par sous-solage et aménagement en courbes de niveaux.

#### Atténuation des effets de la sécheresse

Sous pluviométrie naturelle, il est théoriquement possible de mettre davantage d'eau à la disposition de chaque arbre, en réduisant la compétition pour l'eau,

- soit celle entre arbres, par plantation à densité plus basse,
- soit celle avec les plantes adventices ou la couverture de légumineuses des interlignes, par conduite sous sol nu.

Une autre façon d'amener l'arbre à mieux "traverser" les périodes de sécheresse est d'alléger temporairement sa charge de régimes (castration au jeune âge ou périodique).

- G. Benard *et al.* (1971), C. Daniel *et al.* (1974), relaient des augmentations de rendements cumulés sur des arbres de 6 ans, cultivés sur sol nu, de 90 % par rapport à ceux avec légumineuses. La castration au jeune âge permettait par ailleurs un développement racinaire plus rapide et une meilleure résistance à la sécheresse.

Des essais de castration temporaire, actuellement en cours, font apparaître la possibilité d'un bon report de la pointe de production en dehors de la période sèche (résultats non encore publiés).

- M. Houssou *et al.* (1992), rapportent les effets de la réduction de la densité de plantation sur le comportement vis-à-vis de la sécheresse (Fig. 1).

Outre la réduction de mortalité, fonction inverse de la densité des arbres, le comportement des croisements est très différent tant pour la mortalité moyenne que pour l'inter-

IRHO *et al.* (1985) demonstrated that this operation was not feasible under international palm oil market conditions and barely cost-effective under the conditions of the domestic palm oil market.

Available water reserves in the soil can be increased by reducing runoff, planting and terracing along contour lines, individual terraces, and by increasing the soil's water-holding capacity (subsoiling). The work undertaken in the Ivory Coast was described by J.P. Caliman *et al.* (1987) and J.P. Caliman (1992), and promising results were obtained with subsoiling and planting along contour lines.

#### Reducing the effects of drought

With natural rainfall, it is theoretically possible to make more water available to each tree by reducing competition for water,

- either between trees, by planting at lower densities,
- or with weeds or legume cover crops in the interrows, by bare soil cropping.

Another way of helping trees to withstand periods of drought better is to temporarily lighten its load of bunches (castration when young or from time to time).

- G. Benard *et al.* (1971) and C. Daniel *et al.* (1974) reported 90% increases in cumulated yields on 6-year-old trees grown on bare soil compared with those grown with a legume crop. Castration when young also led to more rapid root development and better drought resistance.

The temporary castration trials under way have demonstrated the possibility of effectively postponing the peak production period until after the dry season (results not yet published).

- M. Houssou *et al.* (1992) described the effects of reducing planting density on performance with respect to drought (Fig. 1).

Besides the reduction in mortality, which is inversely proportional to tree density, crosses perform very differently in terms of both mean mortality and the density-cross interac-

action densité-croisement (à comparer, par exemple, L1 = L7T × L268D avec L4 = P511D × P1085P).

Il convient de noter que, compte tenu de ces mortalités plus élevées avec les fortes densités, on obtient, sur une période de 10 ans, des rendements à l'hectare comparables quelle que soit la densité.

### Conclusion

Même si ces différentes techniques culturales peuvent avoir un certain intérêt dans des conditions particulières, elles ne sauraient constituer des solutions universelles et présentent en retour des inconvénients ou difficultés pratiques d'application :

- l'entretien en sol nu peut entraîner un appauvrissement plus rapide du sol que l'exploitation classique avec couverture : lessivage en profondeur, risque d'érosion superficielle.
- la castration, même si elle a un intérêt théorique, n'est pas facile à mettre en oeuvre sur de grandes surfaces.
- l'irrigation a des limites, à la fois techniques. difficulté de mise en oeuvre sur de grandes surfaces (ressources en eau, etc ...), et économiques, rentabilité difficile à obtenir.
- seule la réduction de densité de plantation présente un réel intérêt dans les zones marginales pour la culture du palmier et où son association avec des cultures intercalaires peut être envisageable en petit paysannat.

## L'AMELIORATION DU COMPORTEMENT DU MATERIEL VEGETAL : LA SOLUTION D'AVENIR

### Rappel de la mise en évidence de différences de comportement entre croisements

Les premières observations de G. Maillard *et al.* (1974), confirmées par les résultats expérimentaux tel celui présenté à la figure 1, ont été reprises et étudiées en détail par M. Houssou (1985).

L'une de ses conclusions concerne la possibilité de classer les 25 croisements étudiés sur le terrain en catégories prenant en compte le niveau de production et le comportement vis-à-vis de la sécheresse <sup>(1)</sup> (Tabl. II).

Ces chiffres illustrent à la fois :

- la relation existant entre niveau de production et comportement des croisements vis-à-vis de la sécheresse, soit 6 croisements présentant simultanément une forte mortalité et une forte production, et, corrélativement, 9 croisements à faible production et peu d'arbres morts ;
- mais aussi l'existence de croisements à comportement "inattendu", soit 4 croisements ayant présenté une faible mortalité bien qu'étant parmi les plus productifs et 1 croisement à forte mortalité malgré une faible production.

Le dernier cas cité n'a évidemment qu'un intérêt théorique pour conforter l'hypothèse selon laquelle le comportement des croisements n'est pas uniquement contrôlé par le niveau de production, ce qui laisse l'espoir d'isoler du matériel "haut producteur" et "résistant".

(1) Sous forme de pourcentages d'arbres morts à l'issue de deux années particulièrement sèches

(compare, for example, L1 = L7T × L268D with L4 = P511D × P1085P).

*It is worth pointing out that given the higher mortality at higher densities, yields per hectare over a ten-year period are comparable whatever the planting density.*

### Conclusion

*Although these different crop techniques can be of use in specific circumstances, they are not universal solutions and also have drawbacks or are difficult to put into practice:*

- *Bare soil cropping can lead to more rapid soil impoverishment than conventional cropping with a cover crop: leaching deep down in the soil, risk of surface erosion.*
- *Castration, although theoretically worthwhile, is not easy to implement over large areas.*
- *Irrigation has its limits, both technical: it is difficult to implement over large areas (water resources, etc.), and economic: it is not easy to ensure cost-effectiveness.*
- *Reducing planting density is the only truly feasible option in areas that are marginal for oil palm cultivation and where intercropping may be possible on smallholdings.*

## IMPROVING PLANTING MATERIAL PERFORMANCE : THE SOLUTION FOR THE FUTURE

### Reminder of the identification of differences in performance between crosses

*The first observations by G. Maillard et al. (1974), confirmed by experimental results such as those given in figure 1, were taken up and studied in detail by M. Houssou (1985).*

*One of his conclusions concerns the possibility of classifying the 25 crosses studied in the field in different categories, taking account of production levels and performance with respect to drought<sup>(1)</sup> (Table II).*

*These figures demonstrate not only:*

- *the relationship between production levels and cross performance with respect to drought, i.e. 6 crosses with both high mortality and high yields and, correlatively, 9 crosses with low production and few dead trees ;*
- *but also the existence of crosses that perform "unexpectedly", i.e. 4 crosses with low mortality despite the fact that they also produce the highest yields and 1 cross with high mortality despite its low yields.*

*This last case is obviously only of theoretical value, to back up the hypothesis that cross performance is not solely governed by production levels, which means that there is a hope of isolating material that is both "high-yielding" and "resistant".*

(1) Expressed as percentages of dead trees following two particularly dry years

### Résultats liés aux travaux de sélection

Les travaux de sélection ont été jusqu'à ces dernières années basés sur des critères de production d'huile et de précocité ainsi que l'a rappelé M. Houssou (1985).

Les croisements ainsi créés présentent des comportements qui semblent bien liés à leur patrimoine génétique :

- l'origine Deli × Yangambi renferme plus de croisements à faible mortalité que les Deli × La Mé : il est vrai que les premiers sont également moins producteurs puisque 71 % produisent moins de 45 kg/arbre/an, alors que chez les seconds tous produisent plus de 45 kg (64 % produisant même plus de 60 kg) (Tabl. II) ;
- au sein de l'origine Deli × La Mé, certains géniteurs paraissent associés au comportement de leurs descendances tant pour le rendement que pour le comportement vis-à-vis de la sécheresse (Fig. 2).

### Conclusion

A la lumière de ces différentes observations, il a paru légitime de tenter d'associer le comportement des arbres au champ à leurs caractéristiques physiologiques de fonctionnement, tant au stade adulte qu'à celui de plantule. Pour ce faire, il est vite apparu la nécessité d'approfondir les mécanismes de fonctionnement du palmier sous stress hydrique.

### Results linked to breeding work

Until recently, breeding work was based on oil production and precocity criteria, as recalled by M. Houssou (1985).

The performance of the crosses created seems to be clearly linked to their genetic heritage:

- the Deli × Yangambi origin has more crosses with low mortality than the Deli × La Mé: it is true that the former also produce less, as 71% produce less than 45 kg/tree/year, whereas the latter all produce more than 45 kg (64% even produce more than 60 kg) (Table II).
- within the Deli × La Mé origin, certain parents seem to be linked to the performance of their progenies in terms of both yields and performance with respect to drought (Fig. 2).

### Conclusion

In the light of these different observations, we felt it was reasonable to attempt to associate tree performance in the field with their physiological functioning characteristics at both the adult and seedling stage. To do this, it quickly became clear that it was necessary to increase our knowledge of the mechanisms of oil palm functioning under water stress.

TABLEAU II. — Nombre de croisements selon les niveaux de production (de 6 à 9 ans) et taux de mortalité suite à 2 années très sèches - Station de Pobé, Bénin. — (Number of crosses according to production levels -6-9 years- and mortality rates following two very dry years Pobe station, Benin)

Production kg/arbre/an (Production kg/tree/year)	> 60	45-60	< 45	Total
(Low)	4	4	9	17
< 10 %	(3-1)	(1-3)	(0-9)	(4-13)
(High)	6	1	1	8
> 10 %	(6-0)	(1-0)	(0-1)	(7-1)
Total	10	5	10	25
	(9-1)	(2-3)	(0-10)	(11-14)

( ) = 1re figure = origine Deli × La Mé — (1st figure = Deli × La Mé origin)  
 = 2e figure = origine Deli × Yangambi — (2nd figure = Deli × Yangambi origin)

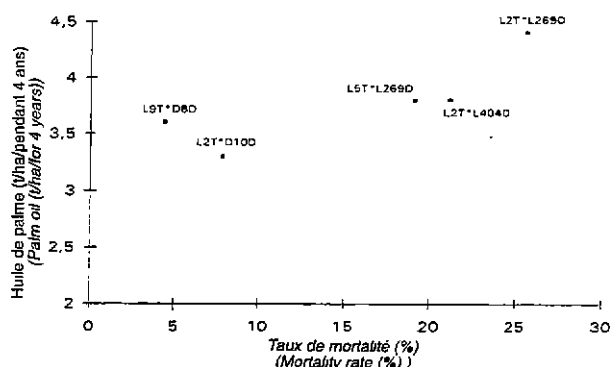


FIG. 2. — Différences des performances selon les lignées - Huile de palme de 6 à 9 ans — (Differences in performances depending on progenies - Palm oil mean from 6 to 9 years)

## LE FONCTIONNEMENT DU PALMIER SOUS STRESS HYDRIQUE

### Introduction

Les différences observées dans le comportement des croisements et des géniteurs pouvaient être, à priori, en relation avec de nombreux aspects du fonctionnement du palmier tels que :

- la gestion de l'eau du sol, avec en particulier développement et activité racinaire,
- la gestion de l'eau au niveau de l'arbre, régulation stomatique, potentiels et pertes d'eau au niveau des folioles,
- le métabolisme de la plante, potentiel et activité photosynthétique, gestion des assimilats et des réserves hydro-carbonées,
- les résistances membranaires au dessèchement.

Certains de ces aspects ont déjà été abordés par F. Adjahossou (1983), en particulier gestion de l'eau au niveau de l'arbre, des réserves glucidiques et de la résistance protoplasmique. Ils ont été repris par J. Reis de Carvalho (1991).

L'étude de ces paramètres permet de mettre en évidence les différents mécanismes de résistance à la sécheresse mis en oeuvre par les plantes, l'évitement de la déshydratation et la tolérance à la déshydratation.

Cet article présente une synthèse des principaux résultats ainsi que ceux obtenus le plus récemment et qui ouvrent des perspectives intéressantes.

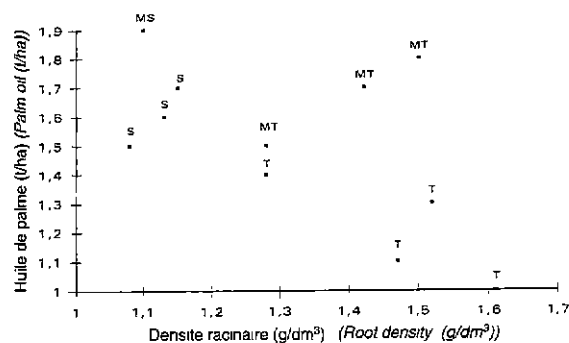
### Gestion de l'eau aux niveaux du sol et de l'arbre

#### • Développement racinaire

M. Houssou *et al.* (1992), ont mis en évidence, pour un certain nombre de croisements, des relations intéressantes entre développement racinaire, taux de mortalité et niveau de production (Fig. 3 et 4).

La plupart des croisements observés présente une relation inverse entre leur développement racinaire et leur production, leur comportement vis-à-vis de la sécheresse étant fonction des deux éléments précédents :

- un bon développement des racines limite la disponibilité en assimilats et devient, par là, antagonisme du rendement, mais par contre doit favoriser l'alimentation en eau et donc la résistance à la sécheresse,
- la bonne production, liée au faible développement racinaire, constitue un double facteur de sensibilité à la sécheresse.



T = tolérant (T = tolerant) S = susceptible (S = susceptible)  
 MT-MS = Modérément tolérant ou susceptible  
 (MT-MS = moderately tolerant or susceptible)

FIG. 3. — Relation entre densité racinaire et production — (Relation between root density and yield)

## OIL PALM FUNCTIONING UNDER WATER STRESS

### Introduction

The differences observed in cross and parent performance could, a priori, be linked to numerous aspects of oil palm functioning, such as:

- soil water management, particularly root development and activity,
- water management within the tree, stomatal regulation, water potential and losses at leaflet level,
- plant metabolism, photosynthetic potential and activity, assimilate and carbohydrate stock management,
- membrane resistance to drying out.

Some of these aspects were discussed by F. Adjahossou (1983), particularly management of water within the tree, carbohydrate stocks and protoplasmic resistance. The topic was resumed by J. Reis de Carvalho (1991).

A study of these parameters reveals the different drought resistance mechanisms brought into play by plants, by dehydration avoidance or tolerance.

Only a brief rundown of the main results will be given here, along with those obtained most recently that look particularly promising.

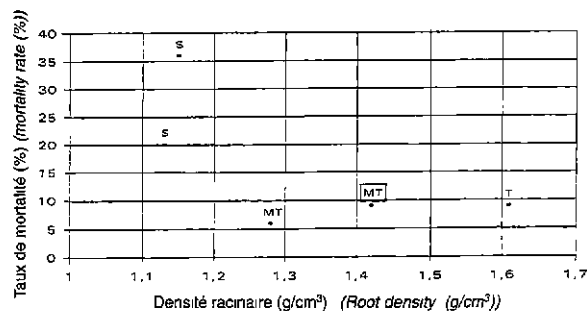
### Water management at soil and tree level

#### • Root development

M. Houssou *et al.* (1992) revealed interesting links between root development, mortality rate and production levels for a certain number of crosses (Figs. 3 and 4).

Most of the crosses observed show an inverse relationship between root development and yields. Their performance with respect to drought is a function of these two factors:

- good root development reduces assimilate availability and becomes antagonistic with respect to yields. However, it must favour water supply, hence drought resistance,
- good production, linked to poor root development, is a double drought susceptibility factor.



T = tolérant (T = tolerant) S = susceptible (S = susceptible)  
 MT = Modérément tolérant (MT = moderately tolerant)

FIG. 4. — Relation entre densité racinaire et taux de mortalité — (Relation between root density and mortality rate)

Ainsi, les antagonismes apparaissant entre rendements, développement racinaire et sensibilité à la sécheresse, rendent d'autant plus intéressante l'existence des deux croisements repérés de la figure 3<sup>(1)</sup> qui ont une production comparable à celle des sensibles avec un développement racinaire intéressant et donc une faible mortalité (exemple de L10T × D8D, correspondant au point entouré des figures 3 et 4).

Il faut noter que ces deux croisements intéressants ont un même parent, le D8D.

Les premières observations de B. Cornaire (1992), sur l'évolution de profils hydriques en liaison avec le croisement planté, font apparaître, que les croisements tolérants exploitent davantage, en début de saison sèche, l'eau de l'horizon supérieur, 0-1 m.

#### • Régulation stomatique

Au champ, les arbres issus des croisements sensibles à la sécheresse semblent conserver, en période de sécheresse, leurs stomates ouverts plus longtemps.

Ce résultat obtenu par B. Cornaire (1992) sur une collection de croisements, avait été également observé par C. Reis de Carvalho (1991), sur une autre série de croisements, sensibles et résistants. Cependant ce dernier auteur a également pu mettre en évidence, chez certains croisements sensibles, une diminution plus rapide de la conductance lorsque, toutes conditions égales par ailleurs, le déficit de saturation de vapeur d'eau de l'air augmentait (observation sur folioles mises en chambre d'un analyseur de CO<sub>2</sub>).

Ce dernier résultat illustre bien le fait que ce paramètre ne peut rendre compte, à lui seul, du comportement d'un croisement: en effet, pour un même degré de fermeture des stomates, la réaction de l'arbre va, en définitive dépendre :

- de l'état des réserves et de la capacité pour leur mobilisation (ceci mettant en jeu, entre autres, activité photosynthétique et orientation des assimilats) ;
- de l'adaptation des structures cellulaires aux conditions d'hydratation réduite.

#### • Etat de l'eau dans la plante

C. Reis de Carvalho (1991), avait montré que le tissu foliaire peut supporter des baisses importantes du potentiel hydrique sans répercussion proportionnelle sur sa teneur relative en eau. Il n'avait pas pu mettre en évidence de différence nette d'évolution de ces caractéristiques en fonction de la sensibilité des croisements à la sécheresse ce qu'il expliquait par l'efficacité d'une régulation osmotique.

Plus récemment, B. Cornaire (1992), en travaillant sur des croisements mieux caractérisés pour leur comportement au champ, mettait tout de même en évidence, durant la saison sèche, une diminution plus importante de la teneur relative en eau chez certains croisements sensibles.

#### • Activité photosynthétique

En établissant, pour une pluviométrie plus favorable dans le sud de la Côte-d'Ivoire, les principales caractéristiques du palmier à huile en matière de photosynthèse, E. Dufrêne (1989), avait mis en évidence l'importance de bien connaître la relation entre conductance stomatique et photosynthèse afin de pouvoir expliciter les écarts observés par rapport au potentiel.

A titre d'exemple, la figure 5 illustre cette relation obtenue par E. Lamade (1993) (non publié), sur deux reproductions clonées plantées à Pobé. L'évolution de la photosynthèse nette (standardisée à 350 vpm de concentration de CO<sub>2</sub> dans la chambre de mesure), a été déterminée avec un rayonnement PAR supérieur à 1100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

*The antagonism between yields, root development and drought susceptibility makes it particularly interesting that there should be two crosses marked in figure 3<sup>(1)</sup> that produce yields comparable to those of susceptible crosses at the same time as showing extensive root development, hence low mortality (e.g. L10T × D8D, the dot marked with a square in figures 3 and 4).*

*It is worth noting that these two interesting crosses share a parent, D8D.*

*The first observations by B. Cornaire (1992) on water profile evolution according to the cross planted show that tolerant crosses make greater use of the water found in the surface horizon, 0-1 m, at the start of the dry season.*

#### • Stomatal regulation

*In the field, trees from susceptible crosses seem to keep their stomata open longer during drought periods.*

*These results obtained by B. Cornaire (1992) on a collection of crosses were also observed by C. Reis de Carvalho (1991) on another series of crosses, both susceptible and resistant. The latter revealed the more rapid reduction of conductance in susceptible crosses when, all other things being equal, the air water vapour saturation deficit increased.*

*However, this parameter alone cannot provide an idea of how a cross will perform: in effect, for a given degree of stomatal closure, the reaction of the tree will actually depend on:*

- *the level of its reserves and its ability to mobilize them (this brings photosynthetic activity and assimilate allocation into play, amongst other things),*
- *the adaptation of cell structures to reduced water supply conditions.*

#### • Water status within the plant

*C. Reis de Carvalho (1991) showed that leaf tissues can withstand major falls in water potential with no proportional effects on their relative water content. He was unable to detect any marked difference in the evolution of these characteristics according to cross susceptibility to drought, which he explained in terms of the efficiency of osmotic regulation. More recently, B. Cornaire (1992), working on more crosses whose field performance had been more clearly characterized, did manage to detect a more significant reduction in relative water content in certain susceptible crosses during the dry season.*

#### • Photosynthetic activity

*In determining the main characteristics of oil palm as regards photosynthesis under the more favourable rainfall conditions in the southern Ivory Coast, E. Dufrêne (1989) demonstrated the importance of in-depth knowledge of the links between stomatal conductance and photosynthesis if the shortfalls observed in relation to potential were to be explained.*

*As an example, figure 5 illustrates the relationship obtained by E. Lamade (1993) (not published) on a clonal reproduction planted at Pobé. Changes in net assimilation (fixed at a CO<sub>2</sub> concentration of 350 vpm in the measuring chamber), were determined with a PAR level of more than 1100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .*

(1) L10T × D8D et L13T × D8D

(1) L10T × D8D et L13T × D8D

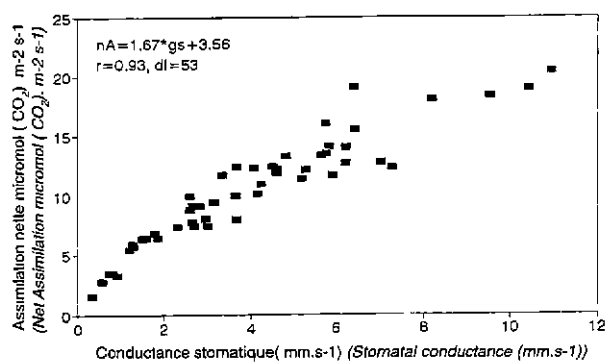


FIG. 5. — Relation entre l'assimilation nette de  $\text{CO}_2$  et de la conductance stomatique d'un clone obtenu du croisement L10T  $\times$  D17D (assimilation nette avec PAR  $>$  1100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) — (Relation between net  $\text{CO}_2$  assimilation and stomatal conductance of a clone obtained from a cross - L10T  $\times$  D17D - nA with PAR  $>$  1100  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )

Ce résultat, nouveau sur l'ensemble de cette gamme de valeurs de conductance, sera très utile pour l'interprétation des études comparées de photosynthèse du matériel en étude pour son comportement vis-à-vis de la sécheresse.

Des premières comparaisons faites sur disques foliaires par F. Adjahossou (1983), avaient mis en évidence des différences d'activité photosynthétique entre certains croisements étudiés à l'époque.

Les études conduites actuellement ne permettent pas encore de conclusion définitive quant à l'existence d'une relation entre potentiel photosynthétique et comportement du croisement au champ.

### Les réserves et leur mobilisation

D'une façon générale, la quantité des réserves glucidiques d'une plante et leur capacité d'être mobilisées, jouent un rôle important pour le maintien du fonctionnement de la plante durant une période de stress hydrique :

- d'abord pour pallier la diminution, voire à l'arrêt de la photosynthèse ;
- mais aussi pour participer à l'ajustement de la pression osmotique et maintenir ainsi l'hydratation des cellules, comme l'ont montré par exemple J. Vieira da Silva (1968) et N.C. Turner *et al.* (1980).

Sur le palmier, B. Cornaire (1990) a montré, après d'autres, en particulier F. Adjahossou (1983), qu'il y avait hydrolyse de l'amidon foliaire au cours de la saison sèche et augmentation de la concentration des sucres solubles (Fig. 6).

Dans une première phase, les teneurs en sucres solubles du stipe diminuent, utilisation pour le métabolisme de l'arbre, puis augmentent de nouveau dans une deuxième phase, ce qui serait dû à l'hydrolyse de l'amidon.

Les évolutions comparées entre croisements des teneurs du stipe en amidon et sucres solubles (Fig. 6) ne permettent aucune hypothèse quant aux effets de la mobilisation de l'amidon et des sucres solubles sur le comportement vis-à-vis de la sécheresse. Sans doute davantage de mesures seront nécessaires mais il conviendra aussi de prendre simultanément en compte d'autres aspects du fonctionnement des arbres, comme, par exemple, la charge des couronnes. Cette dernière remarque pourrait expliquer les plus faibles teneurs en sucres et en amidon de L2T  $\times$  D10D que l'on sait, par ailleurs, producteur régulier avec des couronnes plus chargées, même en saison sèche.

Des observations faites sur feuilles de plantules soumises à un stress hydrique par suspension d'arrosage, M. Houssou

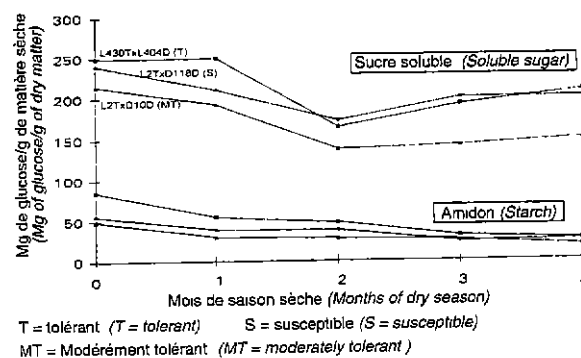


FIG. 6. — Amidon du stipe et sucres solubles pendant la saison sèche — (Stem starch and soluble sugars during the dry season)

This new results for this range of conductance values will be most useful in interpreting comparative studies of photosynthesis in material being studied for its performance with respect to drought.

The initial comparisons made on leaf discs by F. Adjahossou (1983) showed differences in photosynthetic activity between certain crosses being studied at the time.

The studies currently being carried out have not yet provided any final conclusions as to the existence of a relationship between photosynthetic potential and cross performance in the field.

### Reserves and their mobilization

Generally speaking, the amount of carbohydrate stocks in a plant and their capacity for mobilization play a major role in maintaining plant functioning during periods of water stress,

- firstly to compensate for the reduction in, if not halt of photosynthesis,
- but also as a contribution to osmotic pressure adjustments, hence maintaining cell moisture levels, as shown for example by J. Vieira da Silva (1968) et N.C. Turner *et al.* (1980).

On oil palm, B. Cornaire (1990), following other authors, particularly F. Adjahossou (1983), showed that leaf starch is hydrolyzed during the dry season and that there is an increase in soluble sugar concentration (Fig. 6).

Initially, soluble sugar levels in the stem fall, as the sugars are used for the tree's metabolism, then rise again in a second phase, probably due to starch hydrolysis.

The comparative changes in stem starch and soluble sugar contents for different crosses (Fig. 6) do not provide any clues as to the effects of starch and soluble sugar mobilization on performance with respect to drought. Further measurements will no doubt be necessary, but it is also important to take account of other aspects of tree functioning at the same time, for example the number of bunches in the crown. This last factor could explain the lower sugar and starch contents for L2T  $\times$  D10D, which is known to produce consistently, with more heavily loaded crowns, even during the dry season.

From observations carried out on the leaves of seedlings subjected to water stress by suspending watering,



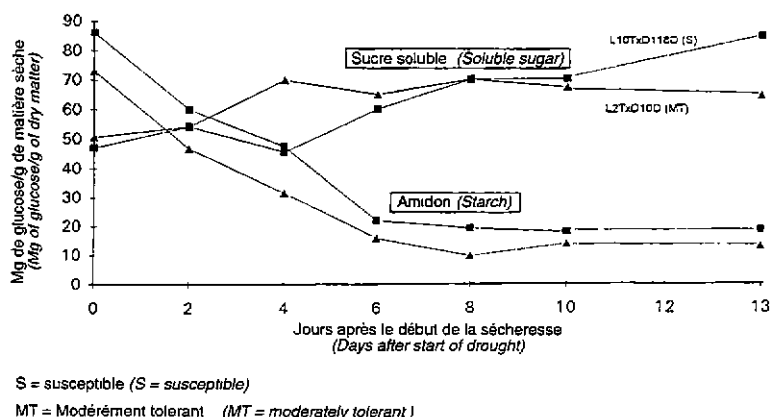


FIG. 7. — Amidon et sucre soluble dans les feuilles de jeunes plants soumis à la sécheresse — (Starch and soluble sugar on seedling leaves with drought treatment)

*et al.* (1992), concluent à l'existence du même phénomène d'hydrolyse de l'amidon et d'enrichissement en sucres solubles, mais avec des variations beaucoup plus importantes que dans les stipes.

Cette mobilisation pourrait être plus rapidement mise en oeuvre sur un croisement tolérant que sur un sensible (Fig. 7) ; cette remarque devra être vérifiée sur davantage de mesures.

### Résistance cellulaire

Lorsque la plante a épuisé toutes ses possibilités pour éviter la sécheresse ou en réduire les effets par des dispositifs que l'on pourrait qualifier de "périphériques", il faut que les cellules puissent supporter une déshydratation plus ou moins intense lors d'une sécheresse prolongée.

Les cellules végétales possèdent de nombreux systèmes membranaires dont les propriétés physiques et chimiques varient en fonction des conditions extérieures.

En 1985, A. Pham Thi *et al.*, montraient que le déficit hydrique induisait chez le cotonnier une diminution des lipides polaires alors que, dans le même temps, R. Ferrari-Iliou *et al.* (1984), mettaient en évidence une forte altération des chloroplastes.

Ces travaux ont été développés jusqu'à ce jour sur légumineuses tropicales en particulier par F. Monteiro de Paula *et al.* (1990 et 1993) et A. Pham Thi *et al.* (1990), et il était démontré une bonne relation entre l'importance de ces modifications et la sensibilité cellulaire au manque d'eau.

C'est ainsi que les plantes tolérantes présentent une teneur en lipides totaux plus faible et un degré d'insaturation de leurs acides gras moins élevé que les plantes sensibles.

Chez les plantes pérennes, aucune étude n'avait été faite en ce sens et c'est dans cette optique qu'a été évaluée, sur les palmiers à huile de la station de Pobé, la relation pouvant exister entre le taux de destruction membranaire (test d'efflux d'électrolytes selon A. Vasquez-Tello *et al.*, 1990) et les lipides et acides gras membranaires.

Ces premiers résultats indiquent qu'il existe, sur feuilles d'arbres adultes :

- d'une part, une corrélation entre la sensibilité membranaire et la teneur en lipides totaux (Fig. 8),
- d'autre part, une corrélation plus marquée entre cette sensibilité membranaire et le pourcentage en acides gras polyinsaturés des lipides, C 18 : 2 + C 18 : 3 (Fig. 9) (chaque point étant le résultat de l'analyse de 4 échantillons).

B. Cornaire (1992), montre que l'arrêt de l'arrosage de plantules provoque, après 11 jours, deux fois plus de dégâts membranaires, mesure d'efflux d'électrolytes, sur certains croisements ayant montré une sensibilité sur le terrain.

M. Houssou *et al.* (1992), concluded that the same phenomenon of starch hydrolysis and soluble sugar enrichment phenomenon existed, but with much greater variations than in the stems.

This mobilization could be triggered more rapidly in tolerant than in susceptible crosses (Fig. 7); this comment will have to be checked on a larger number of measurements.

### Cell resistance

Once the plant has exhausted all the possibilities of avoiding drought or reducing its effects by mechanisms that could be described as "peripheral", the cells have to be capable of withstanding more or less intense dehydration in the event of prolonged drought.

Plant cells have numerous membrane systems whose physical and chemical properties vary depending on external conditions.

In 1985, A. Pham Thi *et al.* showed that water deficit induced a reduction in polar lipids in cotton, whilst at the same time, R. Ferrari-Iliou *et al.* (1984) detected a significant alteration in chloroplasts.

This work has been continued on tropical legume crops, particularly by F. Monteiro de Paula *et al.* (1990 et 1993) and A. Pham Thi *et al.* (1990), and a clear relationship has been identified between the extent of these modifications and cell sensitivity to lack of water.

Hence tolerant plants have a lower total lipid content and a lower proportion of unsaturated fatty acids than susceptible plants.

No such studies had been carried out on tree crops, and to this end, the possible relationship between the membrane destruction rate (electrolyte flow test, see A. Vasquez-Tello *et al.*, 1990) and membrane lipids and fatty acids was assessed on oil palms at the Pobé Station.

The first results suggest that on leaves from adult trees,

- there is a correlation between membrane sensitivity and total lipid content (Fig. 8),
- there is a stronger correlation between membrane sensitivity and the proportion of polyunsaturated fatty acids in the total lipids, C 18:2 + C 18:3 (Fig. 9) (each dot is the result of the analysis of four samples).

B. Cornaire (1992) showed that stopping seedling watering led to twice as much membrane damage (electrolyte flow) after 11 days in certain crosses that had proved susceptible in the field.

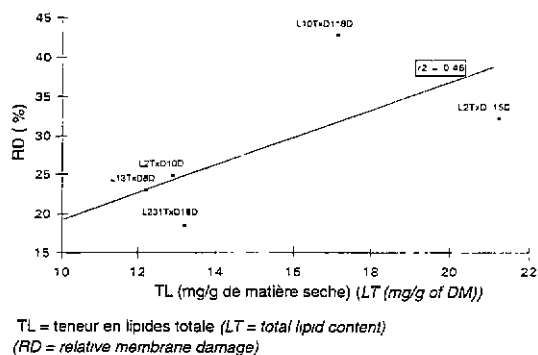


FIG. 8. — Relation entre la résistance membranaire et la teneur en lipides totaux — (Relation between membrane resistance and total lipid content)

Par contre, cette différenciation entre croisements ne peut plus être mise en évidence à partir des arbres au champ<sup>(1)</sup>.

L'effet de la contrainte hydrique sur les activités endoprotéolytiques cellulaires a été mis en évidence par H. Roy-Macauley *et al.* (1992), avec une augmentation des activités protéolytiques dans les différents compartiments cellulaires (soluble, membranaire et chloroplastique), phénomène d'autant plus important que la plante est plus sensible à la contrainte hydrique.

Les premières expérimentations faites sur palmier par B. Cornaire (1992), montrent bien des augmentations des protéines foliaires (méthode d'analyse de Bradford) pendant la saison sèche, augmentation plus marquée sur un croisement sensible à la sécheresse, tel L2T × D118D (le géniteur D118D paraissant transmettre le caractère de sensibilité). Par contre, chez un croisement moyennement tolérant, comme L2T × D10D, la teneur en protéines n'est pas modifiée pendant la saison sèche ce que l'on pourrait rapprocher d'une bonne tolérance membranaire au dessèchement (DL voisin de 25 %, fig. 8 et 9).

L'exploitation complète de ces résultats est en cours.

## DISCUSSION - CONCLUSION

Cet inventaire, non exhaustif, des résultats obtenus et des travaux en cours a cherché à mettre en évidence les différentes voies de recherche pour adapter à des sécheresses, plus ou moins intenses les plantations de palmier à huile.

Toutes les techniques permettant :

- de disposer de réserves en eau plus élevées au niveau de la plantation (irrigation, dispositif antiérosif) ;
- de mieux orienter vers le palmier les disponibilités en eau (réduction de la compétition avec les adventices, entretien en sol nu, ou avec les autres palmiers, réduction de la densité de plantation) ;
- d'alléger pendant les périodes sèches la consommation en eau, et en réserves, du palmier (castration totale au jeune âge ou temporaire sur arbre adulte) ;

peuvent être utiles mais trouvent assez rapidement leurs limites, pour des raisons techniques ou économiques.

C'est pourquoi, les nouvelles orientations de recherche concernent essentiellement la connaissance du fonctionnement du palmier adulte, et de la plantule, sous stress hydrique. Ces études devraient permettre la "caractérisation physiologique"

(1) Il faut rappeler que les croisements sensibles ont perdu des arbres et qu'ainsi les "rescapés" peuvent avoir un comportement différent, plus tolérant, que l'ensemble du croisement (avant pertes d'arbres par sécheresse)

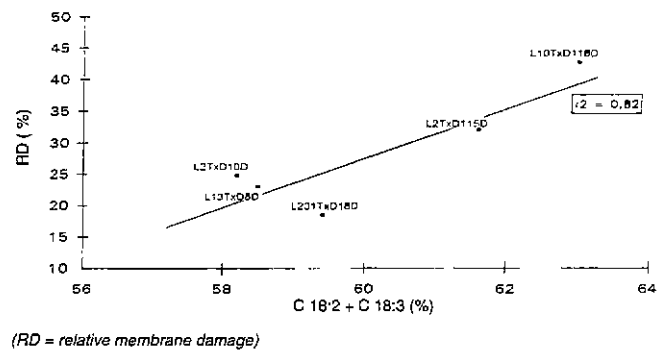


FIG. 9. — Relation entre la résistance membranaire et les lipides polyinsaturés — (Relation between membrane resistance and polyunsaturated lipids)

However, this differentiation between trees was not possible with trees in the field<sup>(1)</sup>.

The effect of water stress on cell endoproteolytic activity was determined by H. Roy-Macauley *et al.* (1992), with an increase in proteolytic activity in the different cell compartments (soluble, membrane and chloroplastic). This phenomenon is more marked the more susceptible the plant to water stress.

The first experiments on oil palm by B. Cornaire (1992) indeed showed increases in leaf proteins (Bradford analysis method) during the dry season, with a more marked increase on drought-susceptible crosses such as L2T × D118D (the D118D parent seems to transmit the susceptibility character). However, in a moderately tolerant cross such as L2T × D10D, the protein content was not modified during the dry season, which could be put down to good membrane tolerance of drying out (RD of around 25%, Figs. 8 and 9).

These results are currently being processed at length.

## DISCUSSION - CONCLUSION

This non-exhaustive inventory of the results obtained and work under way was an attempt to identify the different research approaches for adapting oil palm plantations to varying degrees of drought.

All the techniques for:

- achieving greater water reserves at plantation level (irrigation, erosion control measures),
- ensuring more effective distribution of available water to the oil palms (reducing competition with weeds, bare soil cropping or cropping with other palms, reducing planting density),
- lessening water and stock consumption by the oil palms during the dry season (total castration when young or temporary castration when adult),

can be worthwhile, but rapidly reach their limits, for technical or economic reasons.

This is why the new research approaches are primarily concentrating on knowledge of adult oil palm and seedling functioning under water stress. These studies should enable the "physiological characterization" of crosses, parents and

(1) It is important to remember that the susceptible crosses had lost trees and that the "survivors" may perform differently, i.e. be more tolerant than the cross as a whole (before loss of trees due to drought)

de croisements, géniteurs et clones, afin de disposer de nouveaux outils pour l'élaboration des programmes d'amélioration génétique.

Un croisement, ou un clone, sera classé à bon comportement si,

- sous déficit hydrique modéré, il réduit moins sa production que d'autres ;
- et (ou), sous déficit hydrique très élevé, présente un taux de mortalité plus faible.

Ces deux aspects de la qualification de "résistance à la sécheresse" peuvent imposer des approches différentes.

En tout état de cause, cette résistance doit intégrer des facteurs aussi divers que : potentiel photosynthétique, répartition des assimilats entre appareils végétatifs (racines, réserves du stipe) et reproducteurs (régimes), régulation stomatique, et en définitive, résistance ou rigidité de l'organisation membranaire des cellules (lipides, protéines).

Ce dernier facteur doit d'ailleurs jouer un rôle essentiel puisque le maintien de l'activité photosynthétique est dépendante de l'intégrité des chloroplastes pour laquelle la résistance membranaire est essentielle.

Ces recherches doivent concerner simultanément les stades plantules et arbres au champ pour les mêmes types de matériel végétal, afin de préciser les facteurs de classification qui pourraient être valables dès ce premier stade, ce qui permettrait la mise au point de tests précoces de comportement.

En définitive, les travaux en cours, tout en permettant une meilleure connaissance du fonctionnement du palmier à huile sous alimentation limitée en eau, devraient aboutir à de nouvelles stratégies de création du matériel végétal mieux adaptées aux conditions climatiques des différentes zones de cultures.

clones to provide new tools for drawing up genetic improvement programmes.

A cross, or a clone, will be considered to perform well if:

- it reduces its production less than others under moderate water stress,
- and/or it has a lower mortality rate under very severe water stress.

These two aspects of "drought resistance" classification may call for different approaches.

In any event, this resistance has to integrate factors as diverse as photosynthetic potential, assimilate allocation between vegetative organs (roots, stem reserves) and reproductive organs (bunches), stomatal regulation, and, in short, the resistance or rigidity of the cell membrane structure (lipids, proteins). This last factor undoubtedly plays an essential role, as photosynthetic activity maintenance is governed by chloroplast integrity, for which membrane resistance is essential.

This research has to cover the seedling and field stages simultaneously for the same types of planting material in order to determine the classification factors that may be valid right from the beginning, with a view to developing early performance tests.

In short, the work under way, whilst providing increased knowledge of oil palm functioning under limited water supply conditions, should lead to new strategies for developing planting material more closely adapted to the climatic conditions in the different cropping zones.

## BIBLIOGRAPHIE

- [1] ADJAHOSSOU D.F. (1983). —Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* J.) Thesis, University of Paris VII, 26th October 1983.
- [2] BENARD G., DANIEL C. (1971). —Economie de l'eau en jeunes palmeraies sélectionnées du Dahomey. Castration et sol nu. *Oléagineux*, 26, (4).
- [3] CALIMAN J.P., de KOCHKO J.P. (1987). —A few crop techniques and special improvements on oil palm plantations to limit erosion and water runoff. *Oléagineux*, 42, (3).
- [4] CALIMAN J.P., OLIVIN J., DUFOUR O. (1987). —Degradation of sandy ferrallitic soils in oil palm cultivation through acidification and compaction : Correction and methods. 1987, International Oil Palm/Palm Oil conferences, Progress and Prospects, June 1987, Kuala Lumpur (Malaysia).
- [5] CALIMAN J.P. (1982). —Oil palm and water deficit, production, adapted cropping techniques. *Oléagineux*, 47, (5).
- [6] CHAILLARD H., DANIEL C., HOUETO V., OCHS R. (1983). —Oil Palm and coconut irrigation : a 900 ha "experiment" in the Benin People's Republic. *Oléagineux*, 38, (10).
- [7] CORNAIRE B. (1990). —Rapport périodique d'avancement des travaux n° 2 (not published). CEC Contract TS2A-0238-M (CD).
- [8] CORNAIRE B. (1992). —Rapport périodique d'avancement des travaux n° 5 (not published). CEC Contract TS2A-0238-M (CD).
- [9] DANIEL C., de TAFFIN G. (1974). —Conduite des jeunes plantations de palmier à huile en zones sèches au Dahomey. *Oléagineux*, 28, (5).
- [10] De TAFFIN G., DANIEL C. (1976). —First results from a trial of slow irrigation on Oil Palm. *Oléagineux*, 31, (10).
- [11] DUFRENE E. (1989). —Photosynthèse, consommation en eau et modélisation de la production chez le palmier à huile. Thesis, University of Paris-Sud, Orsay.
- [12] HOUSSOU M. (1985). —Amélioration du palmier à huile (*Elaeis guineensis* J.) en zone peu humide. Résultats récents obtenus au Bénin. Thesis, University of Paris-Sud, Orsay.
- [13] HOUSSOU M., CORNAIRE B., OMORE A., ADJE I. (1992). —Sélection pour la résistance à la sécheresse du palmier à huile. ISOPB, Montpellier, France.
- [14] IRHO, SOVIMAC. (1985). —Plantation irriguée de Ouidah (Bénin) sur palmier à huile et cocotier. Rapport de synthèse. Aspects économiques. IRHO Doc. 1985.
- [15] MAILLARD G., DANIEL C., OCHS R. (1974). —Analyse des effets de la sécheresse sur le palmier à huile. *Oléagineux*, 29, (8-9).
- [16] MONTEIRO de PAULA F., PHAM THI A.T., VIEIRA da SILVA J., JUSTIN A.M., DEMANDRE C., MAZLIAK P. (1990). —Effects of water stress on the species composition of polar lipids from *Vigna unguiculata* L. leaves. *Plant Sciences*, 66, 185-193.
- [17] MONTEIRO de PAULA F., PHAM THI A.T., ZUILY-FODIL Y., FER-RARI-ILIOU R., VIEIRA da SILVA J., MAZLIAK P. (1993). —Effect of water stress on the biosynthesis and degradation of polyunsaturated lipid molecular species in leaves of *Vigna unguiculata* L. *Plant Physiology and Biochemistry*, 31.
- [18] PHAM THI A.T., VIEIRA da SILVA J., MAZLIAK P. (1990). —The role of membrane lipids in plant resistance to water stress. Bulletin de la Société de Botanique Française, 137, 99-114.
- [19] REIS de CARVALHO C. (1991). —Mécanismes de résistance à la sécheresse chez des plantes jeunes et adultes de palmier à huile. Thesis, University of Paris-Sud, Orsay.
- [20] ROY-MACAULEY H., ZUILY-FODIL Y., KIDRIC M., PHAM THI A.T., VIEIRA da SILVA J. (1992). —Effect of water stress on proteolytic activities of cell compartments of *Phaseolus* and *Vigna* leaves from sensitive and resistant plants. *Physio Plant.*, 85, 90-96.
- [21] TURNER N.C., JONES M.M. (1980). —Turgor maintenance by osmotic adjustment. A review and evaluation in adaptation of plants to water and high temperature stress. N.C. Turner and P.J. Kramer eds., Wiley and Sons, 87-103.
- [22] VASQUEZ-TELLO A., ZUILY-FODIL Y., PHAM THI A.T., VIEIRA da SILVA J. (1990). —Electrolyte and inorganic phosphate leakages and soluble sugar content as physiological tests for screening resistance to water stress in *Phaseolus* and *Vigna* species. *Journal of Experimental Botany*, 41, 827-832.
- [23] VIEIRA da Silva J. (1968). —Le potentiel osmotique du milieu de culture et l'activité soluble et latente de la phosphatase acide dans le *Gossypium thuberti*. Compte rendu de l'Académie des Sciences de Paris, 267, 729-732.

## RESUMEN

**El comportamiento de la palma aceitera bajo estrés hídrico. Datos del problema, primeros resultados y vías de investigación**

B. CORNAIRE, C. DANIEL, Y. ZUILY-FODIL, E. LAMADE, *Oléagineux*, 1994, 49, N°1, p. 1-12

Los rendimientos de la palma aceitera están estrechamente vinculados con su alimentación en agua, la cual puede incluso, si no es demasiado deficitaria, acusar la sobrevivencia de los árboles. Encuentran rápidamente sus límites los medios de evitación o de atenuación de los efectos de la sequía, conducida en palmerales sobre suelo desnudo o con riego, alivio de las coronas, lo mismo en el plan técnico que económico. La puesta en evidencia de diferencias de comportamiento de los árboles en el campo según sus orígenes genéticos y los tipos de cruzamientos, y esto por parte independientemente de sus potenciales de producción, permite enfocar con confianza la vía genética para proceder sucesivamente a la identificación de cruzamientos y de genitores de buen comportamiento, hasta la determinación de características fenológicas y fisiológicas vinculadas con esos comportamientos, en fin la orientación en consecuencia de los planes de selección lo mismo para el programa general de mejoramiento genético de la palma que para la producción de semillas o/y, de plántulas clonales. Los primeros estudios confirmaron rápidamente que el carácter buscado de "buen comportamiento frente a la sequía" tenía que ser debido a la conjunción de varias características fenológicas o fisiológicas. Lo que impone que se tenga el conocimiento el más amplio posible de los fenómenos vinculados con el sufrimiento y con la resistencia de la planta al estrés hídrico. A la fecha, el estudio de las características hídricas y de su regulación no ha dado resultados muy marcados como no sea una tendencia en los cruzamientos resistentes que conservan en temporada seca conductancias estomáticas más bajas. Según ciertas observaciones, parecería ser que los cruzamientos resistentes disponen de reservas hidrocarbonadas más importantes que podrían, por otro lado, movilizar más fácilmente en período de estrés. Estas observaciones no están independientes de aquellas que conciernen el potencial fotosintético a menudo más alto en material tolerante. El potencial fotosintético y el modo de repartición de los asimilados podrían explicar que no existan cruzamientos que no sigan la relación inversa observada entre desarrollo del sistema radicular y niveles de producción; además se admite que la tolerancia a la sequía depende del desarrollo radicular. Tal como se presenta actualmente el adelantamiento de las investigaciones, parecería ser que las características de las membranas, de las células y de los organitos celulares, desempeñarían un papel preponderante en los fenómenos de resistencia a la sequía. Esta vía pasa por el estudio de las composiciones de estas membranas, especialmente para los ácidos grasos. Los primeros resultados en palma parecen confirmar los obtenidos en el cocotero. La síntesis de los trabajos de estos últimos años permite aprehender algunas características forzosamente presentes en los árboles de un cruzamiento para que no tenga posibilidades de comportarse bien en condiciones de sequía. Tendrán que afinarse todavía los trabajos para intentar identificar los cruzamientos y los individuos al estado plántulas para disponer de pruebas, llamadas "precoces", de caracterización del material vegetal.

**Palabras claves.** — Palma aceitera, efectos del estrés hídrico, material vegetal, reservas glucídicas, actividad fotosintética.