n° d'ordre :

878

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

BIBLIOTHEQUE CIRAD PHILIPPE PARIS

T H E S E

présentée

Pour obtenir

Le titre de DOCTEUR EN SCIENCES

PAR

Eric DUFRENE

EXCLU DU PRET

Sujet : PHOTOSYNTHESE, CONSOMMATION EN EAU ET MODELISATION DE LA PRODUCTION CHEZ LE PALMIER A HUILE (Elaeis guineensis Jacq.)

Soutenue le 3 Mai 1989 devant la Commission d'examen :

MM.	B. SAUGIER	Président
	G. AUSSENAC	Rapporteur
	I. GOUDRIAAN	Rapporteur
	R. BOURDU	Examinateur
	R. OCHS	Examinateur

Ho 895960

ORSAY

n° d'ordre :

878

UNIVERSITE DE PARIS-SUD

CENTRE D'ORSAY

I.R.H.O. DOCUMENTATION

T H E S E

EXCLU DU PRET

présentée

Pour obtenir

Le titre de DOCTEUR EN SCIENCES

PAR

BIBLIOTHEQUE CIRAD MONTPELLIER

Eric DUFRENE

Sujet : PHOTOSYNTHESE, CONSOMMATION EN EAU ET MODELISATION DE LA PRODUCTION CHEZ LE PALMIER A HUILE (Elaeis guineensis Jacq.)

Soutenue le 3 Mai 1989 devant la Commission d'examen :

TH. 1410

MM. B. SAUGIER Président
G. AUSSENAC Rapporteur
I. GOUDRIAAN Rapporteur
R. BOURDU Examinateur
R. OCHS Examinateur

TH01410

PREFACE

Une grande partie de ce travail s'est déroulée sur la station I.R.H.O. (Institut de Recherches sur les Huiles et les Oléagineux) de La Mé en Côte d'Ivoire. Aussi je dois remercier en premier lieu Monsieur le Ministre de la recherche ivoirienne et l'I.R.H.O. pour m'avoir permis de mener à bien ce travail.

J'exprime ici toute ma gratitude à Monsieur le Professeur B. SAUGIER d'avoir accepté de diriger ce travail et d'avoir répondu à mes sollicitations tout en me laissant une certaine liberté de choix.

Je remercie Monsieur R. OCHS pour le temps qu'il a bien voulu me consacrer en conseils et en critiques.

Je suis reconnaissant à Monsieur le Professeur R. BOURDU ainsi qu'à Messieurs G. AUSSENAC et I. GOUDRIAAN d'avoir accepté de juger ce travail en étant membres du jury.

Je remercie vivement les chercheurs du service agronomie de la station de La Mé, Messieurs P. QUENCEZ, H. REY et B. DUBOS de m'avoir apporté leur expérience du palmier, de m'avoir épaulé lors de mes séjours en Côte d'Ivoire et d'avoir assuré le suivi de plusieurs expériences en mon absence.

J'adresse tous mes remerciements à Mesdames J. LIEBERT et M.C. PELE pour le dynamisme critique mis dans la réalisation pratique de ce mémoire, ainsi qu'à Mme S. TALBOT pour la tenue de la bibliographie.

Merci à toutes les personnes; aussi bien sur la sation de La Mé qu'au laboratoire d'écologie végétale à Orsay, qui à un moment ou à un autre m'ont aidé dans mon travail.

Enfin, je ne peux dissocier ceux qui m'ont entouré et soutenu pendant cette période, sans pouvoir ni souhaiter les nommer ici.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE.....7

C H A P I T R E I GENERALITES ET ELEMENTS BIBLIOGRAPHIQUES

I - APERCU DES CONNAISSANCES ACTUELLES.....9

1 - Origine du palmier à huile et importance économique.....9

1 - Origine géographique et aire de répartition.....9
2 - Importance de la culture en tant que productrice de corps gras...9

2 - Croissance et production.....11

1 - Morphologie et biologie.....11
1 - La plantule.....11
a - Germination.....11
b - Fonctionnement.....13
c - Plantules issues de culture in vitro.....14
2 - La plante : morphologie et croissance.....14
a - Le stipe.....14
b - Les feuilles.....15
c - Le système racinaire.....16
d - Les inflorescences.....18
2 - Principaux facteurs affectant le développement et la production.19
1 - Le matériel végétal.....19
2 - Le milieu.....22
a - Climat et sol.....22
b - Pratiques culturales.....24
3 - Principaux défoliateurs.....28

II - INTERET DE NOTRE ETUDE.....29

1 - Introduction.....29

2 - Choix des composantes étudiées.....29

3 - Synthèse des données.....30

C H A P I T R E II ECHANGES GAZEUX FOLIAIRES

I - INTRODUCTION.....31

II - SITE ET MATERIEL VEGETAL.....33

III - METHODES.....33

1 - Phénologie.....33

2 - Mesures des échanges gazeux.....33

IV - RESULTATS ET DISCUSSION.....39

1 - Variations de la réponse photosynthétique au rayonnement.....39

1 - Variations individuelles.....39

2 - Variations avec l'âge du palmier....41
3 - Variations avec l'âge de la feuille....43

2 - Principaux facteurs qui influencent les échanges gazeux foliaires.:45

C H A P I T R E III BILAN HYDRIQUE, EVAPOTRANSPIRATION ET TRANSPIRATION D'UNE PALMERAIE

I - INTRODUCTION....55

II - LE MILIEU D'ETUDE....57

1 - Le site....57

2 - Le sol....57

3 - Le climat....59

1 - Mouvement général des masses d'air en Afrique de l'Ouest....59
2 - Climat en Basse Côte d'Ivoire....61

III - MATERIEL ET METHODES....63

1 - Bilan hydrique....63

1 - Termes mesurés directement....63
1 - Précipitations journalières incidentes (P_i)....63
2 - Précipitations journalières sous-couvert (P_s)....67
3 - Humidité volumique (θ) et densité apparente du sol (d_a)....67
a - Dispositif expérimental....67
b - Etalonnage....69
2 - Termes non mesurés....71
1 - Interception nette (I_n)....71
2 - Evapotranspiration réelle (ETR_s) et évapotranspiration totale (ETR_t)....71

2 - Evapotranspiration et transpiration....72

1 - Mesures climatiques....72
1 - Station météorologique de La Mé....72
2 - Mesures climatiques au dessus du couvert....72
3 - Calcul de l'évapotranspiration potentielle....74
2 - Conductance stomatique et potentiel hydrique foliaire....76
1 - Matériel et étalonnage....76
a - Conductance stomatique....76
b - Potentiel hydrique foliaire....78
2 - Protocole de mesure....80
3 - Calcul de l'évapotranspiration réelle du couvert....81
3 - Flux de sève brute dans le stipe....81
1 - Matériel....83
2 - Problèmes rencontrés et intéret de la méthode....83

IV - RESULTATS ET DISCUSSION....85

1 - Pluie au sol (P_s), Ecoulement (E_c) et Interception nette (I_n)....85

2 - Variations du stock hydrique et Evapotranspiration....89

3 - Conductance stomatique (g_s) et Evapotranspiration....97

4 - Flux de sève brute et Transpiration....101

C H A P I T R E IV MODELISATION DE LA PRODUCTION

I - INTRODUCTION.....105

II - APPROCHE ET DESCRIPTION GENERALE DU MODELE.....105

1 - Généralités sur la modélisation.....105
2 - Description générale du modèle.....107

III - ENERGIE LUMINEUSE INTERCEPTEE ET PHOTOSYNTHESE DU COUVERT.....111

1 - Rayonnement visible incident et transmis.....111
2 - Photosynthèse.....113

IV - BIOMASSE ET CROISSANCE DES ORGANES.....117

1 - Biomasses respectives des différents organes.....117
1 - Partie végétative.....117
2 - Biomasse des organes reproducteurs.....119
2 - Croissance des organes.....121
1 - Feuilles.....121
2 - Stipe.....121
3 - Racines.....121
4 - Inflorescences et régimes.....123

V - RESPIRATION.....123

1 - Respiration d'entretien.....125
2 - Respiration de croissance.....128

VI - BILAN HYDRIQUE.....128

1 - Description.....128
2 - Relation avec le bilan de carbone.....133

VII - RESULTATS ET DISCUSSION.....133

1 - Importance relative des différents puits de carbone.....133
2 - Test de sensibilité du modèle.....135
3 - Conclusion.....137

CONCLUSION GENERALE.....139

PERSPECTIVES.....141

BIBLIOGRAPHIE.....143

ANNEXES.....157

I N T R O D U C T I O N G E N E R A L E

La culture du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) revêt une grande importance pour le monde tropical, tant sur le plan alimentaire qu'au niveau économique. Dans des conditions écologiques favorables, le caractère pérenne de cette espèce lui permet d'atteindre des rendements en huile supérieurs aux autres oléagineux. cette bonne efficience associée à une active campagne de plantation ont placé le palmier à huile au second rang mondial pour la production de corps gras.

L'existence d'une forte variabilité de la production selon les conditions de milieu a donné lieu à de nombreuses études agronomiques. Elles ont mis en avant les effets de l'alimentation hydrique et minérale sur les rendements. Cependant, les déficits invoqués ne parviennent pas à expliquer certaines différences de production, constatées pour une même lignée, entre l'Asie du Sud-Est et l'Afrique de l'Ouest. Ainsi, des expériences d'irrigation associées à une fumure appropriée ont été menées en Afrique de l'Ouest sans que la production obtenue n'excède 25 tonnes de régimes (poids frais) à l'hectare. Cette dernière reste largement en deça des 35 tonnes fréquemment obtenues en Malaisie ou en Indonésie.

Ce bref constat montre l'importance des questions posées concernant les paramètres climatiques du rendement. D'autre part, une recherche bibliographique a permis de constater le faible nombre d'études portant sur la physiologie de cette espèce; aucune d'entre elles n'ayant été menée *in situ*. Le travail présenté ici entre dans le cadre de cette problématique. Son but principal est de chercher à expliquer le rôle des facteurs du milieu qui, par leur action sur la physiologie de l'arbre, affectent la production.

L'étude se subdivise en trois parties essentielles :

- acquisition *in situ* de données concernant les échanges gazeux au niveau foliaire. Etude de l'assimilation, en liaison avec les facteurs climatiques.

- étude du fonctionnement hydrique de la palmeraie au moyen du bilan d'eau dans le sol, du suivi des conductances stomatiques et du flux d'eau dans le végétal.

- construction d'un modèle préliminaire de production qui prend en compte le bilan carboné et le bilan hydrique de la plantation.

C H A P I T R E I GENERALITES ET ELEMENTS BIBLIOGRAPHIQUES

I - APERCU DES CONNAISSANCES ACTUELLES

1 - Origine du palmier à huile et importance économique

1 - Origine géographique et aire de répartition :

Bien qu'assez contreversée au cours des temps, il semble aujourd'hui établi que l'origine géographique du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) se situe sur le continent Africain (REES, 1965 ; ZEVEN, 1965). D'après CHEVALLIER (1910) et SCHNELL (1976) l'espèce est commune en Afrique de l'Ouest et Centrale où elle pourrait avoir comme habitat d'origine les galeries forestières le long des cours d'eau comme de nombreuses espèces héliophiles. L'introduction de l'espèce en Asie du Sud-Est remonte à 1848 ; elle a débuté par la transplantation en Indonésie de 4 plantes qui ont, ensuite, donné naissance aux "Deli dura" de Sumatra et de Malaisie. En Amérique du Sud, la palmeraie "naturelle" de Bahia au Brésil est bien connue. Son origine l'est moins, bien qu'elle semble remonter au trafic d'esclaves réalisé depuis le golfe de Guinée par les Portugais. L'appartenance du palmier à huile à la tribu américaine des *Cocoineae* a longtemps contribué à jeter un doute sur l'origine géographique de cette espèce.

2 - Importance de la culture en tant que productrice de corps gras

L'existence de l'huile de palme est connue des Européens depuis le XIV ème siècle. Mais, c'est seulement depuis la fin de la seconde guerre mondiale que l'on a favorisé la culture des oléagineux tropicaux pour

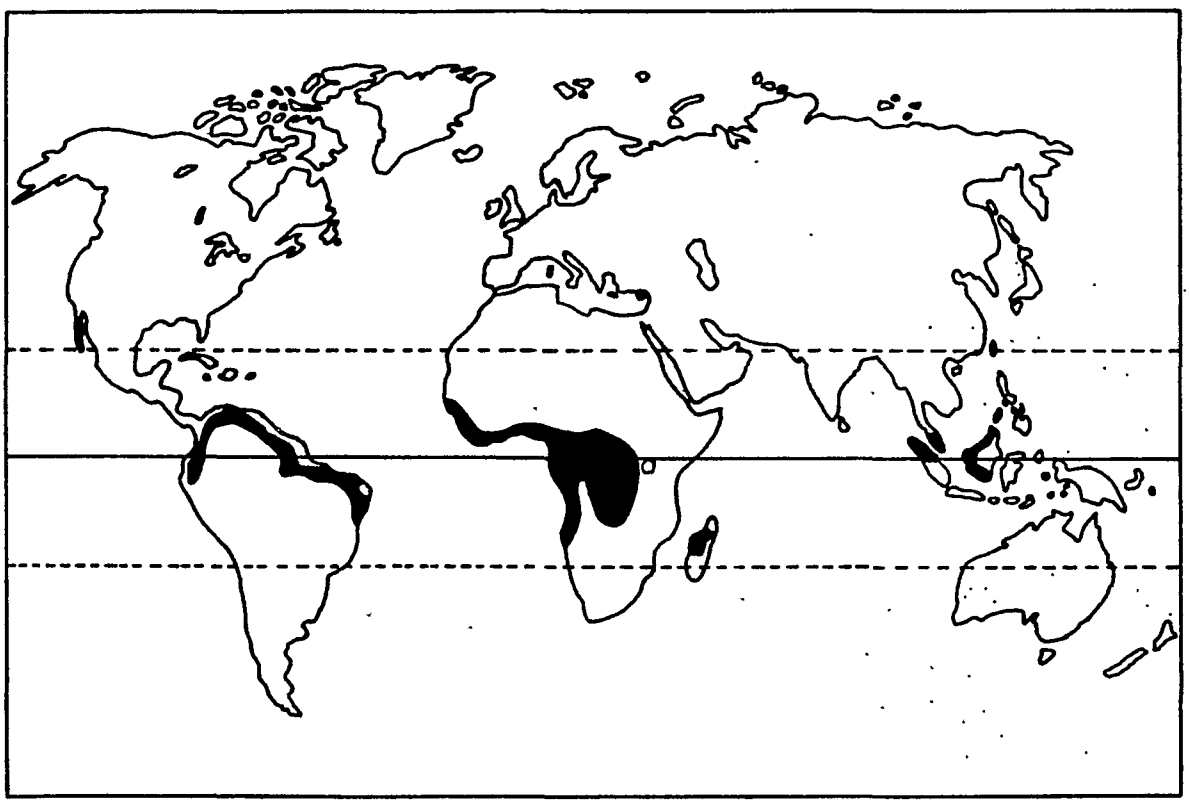


Fig. 1 : Principaux domaines de culture du palmier à huile.
D'après PEHAUT Y. (1986).

satisfaire le besoin mondial en corps gras. Au début des années 1960, le développement des plantations a permis à l'huile de palme de prendre une part de plus en plus importante dans le marché mondial. Dans la décennie 1973-1983, la production mondiale des huiles et graisses alimentaires s'est accrue de 44 %, la production d'huile de palme de 175 % et celle d'huile de soja de 90 % (OLIVA, 1984). Ce fort accroissement de la production permet à l'huile de palme, avec 9 % de la production mondiale de corps gras, d'occuper la seconde place loin derrière l'huile de soja mais devant le beurre et l'huile de tournesol (tableau I). Ce bon résultat est lié, d'une part, aux efforts de plantation effectués dans plusieurs pays d'Afrique francophone (140 000 ha plantés de 1961 à 1977) ainsi qu'à la très forte production d'huile de palme dans les pays d'Asie du Sud-Est (Malaisie et Indonésie) où le rythme de plantation reste très élevé actuellement (fig. 1). D'autre part, l'amélioration des rendements par la sélection de palmiers plus performants et l'amélioration des méthodes culturales, permet d'obtenir 4 à 5 tonnes d'huile à l'hectare dans de bonnes conditions écologiques (Asie du Sud-Est). Cela fait du palmier à huile, l'oléagineux qui a le meilleur rendement en huile par hectare. Les principaux débouchés sur le marché mondial sont les industries alimentaires et la savonnerie.

2 - Croissance et production

1 - Morphologie et biologie

1 - La plantule

a - Germination

La croissance des plantules, après germination, a été décrite en détail par HENRY (1957, 1958), WORMER (1958) et HARTLEY (1977). On se contentera donc d'en rappeler les points principaux.

Lors de la germination, l'embryon se développe en un organe interne spongieux nommé haustorium en étroit contact avec l'endosperme et un organe externe qui peut être considéré comme le pétiole du cotylédon. Ce dernier renferme la plumule et la radicelle. La plumule émerge, suivie par une ébauche de tige et par la première feuille portant un limbe lancéolé. Parallèlement, la radicelle se développe ce qui donne lieu à l'apparition de 3 ou 4 racines secondaires. A l'âge de deux mois environ, les premières

TABLEAU I : Production mondiale des graisses et des huiles alimentaires. Pourcentages respectifs des différentes origines. Source F.A.O. 1984 modifiée.

ORIGINES	A 1961/65	N 1971/74	N 1975/78	E 1979/80	E 1980/81	S 1981/82	1982/83
HUILES FLUIDES							
COTON	7.2	6.2	5.5	5.2	5.3	5.4	5
ARACHIDE	8.5	7.3	6.5	5.1	4.5	5.9	4.7
SOJA	13.2	18.4	21.5	23.9	23.4	23.3	24.2
TOURNESOL	6.6	8	7.8	9.5	8.1	8.5	8.8
OLIVE	4.1	3.7	3.2	2.6	3.3	2.3	2.9
SESAME	1.6	1.6	1.3	1.1	1.1	1.1	1
COLZA	3.9	5.1	4.7	5.6	6.4	6.8	7.3
AUTRES	0.8	2.1	2.6	2.6	2.8	2.8	2.7
HUILES CONCRETES							
COPRAH	6.6	5.4	5.8	4.9	5.3	4.8	4.6
PALMISTE	1.4	1	1.1	1	1	1.2	1.2
PALME	3.3	4.6	6.5	7.5	7.9	9	9.2
AUTRES	0.2	0.3	0.3	0.4	0.3	0.4	0.4
GRAISSES ANIMALES							
TERRESTRES	39.3	33.5	31.1	28.1	28.4	27.1	26.3
MARINES	3.3	2.6	2	2	2	1.9	1.8
TOTAL MONDIAL en MT/An	33.19	43.77	49.74	58.95	58.34	61.07	63.23

racines primaires d'origine endogène émergent sous la jonction radicelle-hypocotyle.

b - Fonctionnement

Durant les premières semaines de leur développement, les plantules ont un fonctionnement de type hétérotrophe. L'huile stockée dans l'endosperme est convertie en carbohydrates dans l'haustorium et assure l'entretien ainsi que la croissance des organes. D'après BOATMAN et CROMBIE (1958), 80 % de la réserve en huile est consommée durant les 90 premiers jours. Le fonctionnement autotrophe de la plantule n'intervient qu'avec l'apparition de la première feuille pennée (45 jours) qui d'après CORLEY (1976b) aurait une photosynthèse effective. Ces premières feuilles fonctionnelles sont amphistomatiques (TAN in CORLEY, 1976b) contrairement aux feuilles "adultes" qui ne présentent des stomates que sur la face inférieure des feuilles et sur la nervure centrale (WORMER et OCHS, 1959 ; TOMLINSON, 1961).

La production de matière sèche a été étudiée au moyen de méthodes destructives et par corrélation avec des paramètres facilement mesurables comme la longueur de la plus grande feuille ou le diamètre du collet à la base du stipe. HENRY (1958) a montré que le poids frais des germinations croît de façon exponentielle et propose comme estimation de ce dernier, le nombre de feuilles multiplié par la longueur de la plus grande feuille. Une étroite relation entre la longueur de la plus grande feuille et le poids frais des racines a été montrée par WORMER (1958), de même, il a établi que le poids sec représente 30% du poids frais tout au long de la période en pépinière. CORLEY (1976b) a trouvé des taux de croissance de 0,6 $g.dm^{-2}sol.semaine^{-1}$ (LAI = 8) pour un indice foliaire de 8 considéré comme optimum. Le taux de croissance dépend de plusieurs facteurs climatiques qui sont :

- le rayonnement intercepté : rayonnement reçu et indice foliaire.
- la température : la longueur des feuilles croît linéairement avec cette dernière entre 15°C et 28°C (HENRY, 1958).
- l'humidité du sol : compte tenu du faible volume exploitable par les racines dans les sacs de pépinière, il est nécessaire d'arroser au minimum tous les deux jours. REES et CHAPAS (1963) ont trouvé que l'évapotranspiration réelle d'une pépinière au Nigéria pouvait atteindre 4,5 mm par jour en saison sèche.

c - Plantules issues de culture *in vitro*

La mise au point des techniques de multiplication végétative par culture de tissus *in vitro* (STARITSKY, 1970 ; RABECHAULT et al., 1976 ; PANNETIER et al., 1981) permet d'obtenir depuis 1981 un matériel végétal homogène dont la production attendue est de 20 à 25% supérieure aux lignées actuelles (NOIRET et al., 1985 ; BAUDOIN et al., 1987). Cependant, si le cycle complet est désormais réalisé couramment, la maitrise du passage hétérotrophie-autotrophie n'est pas entièrement acquise. Le transfert des plantules en conditions de croissance extérieures provoque un stress chez ces dernières susceptible d' induire une forte mortalité. Le manque de réserves chez les jeunes plantules *in vitro* associé à un fonctionnement hydrique particulier (stomates peu ou pas fonctionnels) rendent aléatoire la transplantation en pépinière de certains clones.

2 - La plante : morphologie et croissance

a - Le stipe

Dès l'âge de 3 ou 4 mois, la base de la tige s'élargit pour former ce que l'on appelle un "bulbe" (ou plateau racinaire). A ce stade, le méristème apical fonctionne en tant que producteur de feuilles mais contribue pour une faible part à l'élaboration des tissus du stipe et les entre-noeuds ne s'allongent pas. L'élargissement de la base s'opère grâce à un méristème d'épaississement primaire situé sous les bases foliaires successives et dans lequel les divisions cellulaires se font préférentiellement dans un plan tangentiel (TOMLINSON, 1961). La croissance en épaisseur est finie, elle cesse en général vers 4 ans et dès lors on va observer une élongation des entre-noeuds (accroissement en hauteur de 50 à 60 cm/an). La croissance en hauteur, liée au fonctionnement du méristème apical, est indéfinie. Elle se poursuivra parallèlement à l'émission foliaire jusqu'à la mort du végétal, cependant la taille des entre-noeuds diminue avec l'âge de la plante (JACQUEMARD, 1979).

Le diamètre du stipe peut varier de 30 à 60 cm selon les individus. Il comprend une écorce externe très peu épaisse, un péricycle susceptible d'émettre des racines et un cylindre central occupant l'essentiel de la surface. Ce dernier est composé par plusieurs centaines de faisceaux vasculaires indépendants noyés dans un parenchyme. Chaque faisceau est

continu tout au long du stipe suivant une spirale allant du centre vers la périphérie. Quand il est proche de la périphérie du stipe, il se divise en plusieurs branches dont l'une est la trace foliaire (qui se dirige vers la feuille), certaines rejoignent l'inflorescence et d'autres les faisceaux voisins ou encore s'infléchissent pour recommencer le processus (ZIMMERMAN, 1973 ; ZIMMERMAN et al., 1974). Chaque faisceau comprend plusieurs vaisseaux de xylème ainsi qu'un massif cellulaire de phloème, le tout entouré d'un manchon de fibres. Ce sont ces dernières qui assurent le soutien du stipe. Les vaisseaux du xylème ont un faible diamètre et sont relativement courts. Ils permettent l'ascension de l'eau et des solutés et ce, tout au long de la vie du palmier. Les cellules du phloème assurent le transport des assimilats principalement dans la partie apicale du stipe des feuilles mâtures, sièges de la photosynthèse, vers les jeunes feuilles en croissance, le méristème apical et les inflorescences ; mais aussi sur de plus longues distances vers les racines (ZIMMERMAN, 1966).

Le stipe du palmier à huile renferme des sucres solubles et hydrolysables en quantité importante (SCHEIDECKER, 1954 ; SCHEIDECKER et al., 1958 ; GRAY, 1969) ce qui amène à poser la question du rôle de réserve éventuelle que pourrait jouer cet organe.

b - Les feuilles (ou palmes)

Dans la couronne foliaire d'un palmier adulte, le fonctionnement du méristème apical induit la formation d'ébauches foliaires (ou primordium) au rythme d'une toutes les deux semaines. Leur disposition va déterminer la phyllotaxie du palmier. L'angle formé entre le centre du méristème et deux ébauches foliaires successives varie de 135°7' à 137°5' selon les lignées (HIRSCH, 1978). Ce non alignement de deux feuilles successives entraine la mise en place de spires dont la plus évidente est d'ordre 8 (HENRY, 1957). L'enroulement des spirales peut être dextre ou sénestre selon les arbres, sans que ce caractère ait de déterminisme génétique apparent (ARASU, 1970).

On peut subdiviser la vie de la feuille en trois périodes : une phase de différenciation qui dure environ deux ans et permet l'édification de ses différentes parties ; une phase d'élongation rapide durant laquelle la taille de la feuille passe de 10 cm à 7 m et qui dure cinq mois ; enfin une phase fonctionnelle où la feuille remplit son rôle assimilateur qui peut durer deux ans avant sa mort (fig.2). Pour plus de détails on peut consulter HARTLEY (1967) et de BERCHOUX et al. (1985).

Une feuille "adulte" est formée d'un pétiole d'environ 1,5 m de long prolongé par un rachis qui peut atteindre 6 m. Le premier porte des épines (folioles non évoluées) et le second environ 300 folioles lancéolées disposées sur deux (ou 3) plans de part et d'autre de l'axe. La taille des folioles (Lmax = 120 cm, lmax = 7 cm) est maximale vers le centre de la palme et décroît à chacune de ses extrémités. La surface foliaire d'une palme (limbe) peut varier de 5 à 10 m^2.

Dès leur épanouissement, les feuilles présentent une photosynthèse active. Les chloroplastes sont présents dans le parenchyme palissadique bisérié. Les stomates sont principalement présents à la face inférieure des folioles mais aussi à la face supérieure au niveau de la nervure centrale (WORMER, 1955).

c - Le système racinaire

Il est de type fasciculaire et on observe l'émergence de plusieurs centaines de racines adventives primaires (de 5 à 10 mm de diamètre) à la base enterrée du stipe. La majorité d'entre elles se développent subhorizontalement dans les 60 premiers centimètres de sol et peuvent s'étendre jusqu'à 20 m du stipe ; les autres descendent plus ou moins verticalement sous le bulbe, on en trouve jusqu'à 3 m de profondeur (FEWERDA, 1977). Sur les racines primaires de surface apparaissent des racines secondaires (de 2 à 4 mm de diamètre) à croissance verticale ascendante ou descendante. PURVIS (1956) a observé ces dernières à plus de 1,5 m de profondeur. On a mis en évidence à partir des racines secondaires, des ramifications d'ordre supérieur (racines tertiaires et quaternaires) qui ont une densité maximale dans les 40 premiers centimètres du sol (RUER, 1967a, 1967b, 1968 ; TAILLIEZ, 1971) mais qui existent aussi en profondeur.

La nutrition minérale du palmier à huile dépend de la répartition du système racinaire, en particulier des racines tertiaires et quaternaires (considérées comme absorbantes) dans les horizons de surface (RUER, 1968). D'après RUER (1969), l'alimentation hydrique du palmier à huile est essentiellement le fait du système racinaire de surface. Cependant, d'autres travaux (OCHS et al., 1965 ; OCHS, 1977 ; OLIVIN et al., 1978) ont montré que les profils hydriques se dessèchent au moins jusqu'à deux mètres de profondeur. Ces derniers résultats paraissent plus compatibles avec la survie du palmier durant les saisons sèches qui durent parfois six mois.

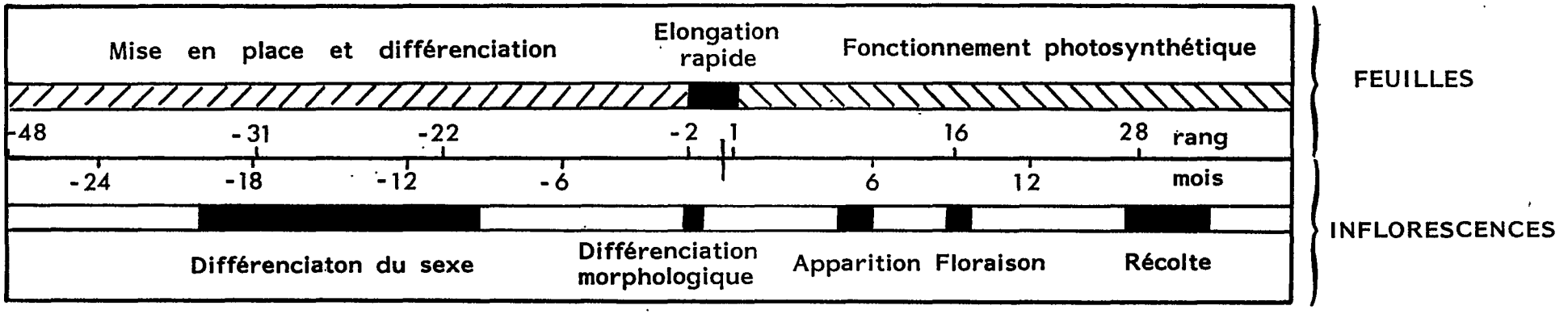


Fig. 2 : Principales étapes intervenant dans la croissance des feuilles et des inflorescences.

d - Les inflorescences

Elaeis guineensis (Jacq.) est une espèce monoïque, chaque individu présente des fleurs mâles et femelles dont l'apparition est séparée dans le temps. Ceci se traduit par l'existence d'une inflorescence mâle ou femelle à l'aisselle de chaque feuille. Généralement on observe la succession dans le temps de plusieurs inflorescences du même sexe, ce qui détermine l'existence de cycles mâles ou femelles comportant un nombre variable d'inflorescences . Le stade de différenciation cellulaire du sexe n'est pas connu. Cependant, la mise en regard des cycles mâles et femelles avec les périodes de déficit hydrique laissent supposer que la différenciation se produirait environ 2 ans avant la récolte du régime (fig. 2).

Quel que soit le sexe, la phyllotaxie et le nombre d'épillets sont identiques (THOMAS et al., 1970). Des différences existent dans la morphologie des épillets et dans le nombre de bractées florales. La différenciation morphologique a lieu lors de la phase d'élongation foliaire rapide, un peu avant l'épanouissement de la feuille. Ceci correspond à une inflorescence axillée par la feuille de rang -2 (CORLEY, 1976a ; VAN HEEL et al., 1987), la feuille de rang 1 étant la dernière feuille épanouie.

Le développement se poursuit lentement durant cinq mois, puis lorsque l'inflorescence occupe l'aisselle de la feuille de rang 9, elle se développe rapidement et fleurit généralement au rang 16. A ce stade, les inflorescences mâles sèchent et meurent après avoir émis leur pollen alors que les femelles continuent leur développement jusqu'à la maturité des fruits qui intervient au rang 28 environ soit après un délai de 6 mois. L'ensemble de la croissance depuis le rang -2 demande environ 16 mois (fig.2). Un régime porte de 500 à 3000 fruits fécondés pour un poids frais variant de 2 à 50 kg.

Gemme + Albumen = graine
Endocarpe = coque
} Noix

Mésocarpe (riche en huile et fibreux)
Epicarpe
} Pulpe

} FRUIT

La formation des matières grasses débute dans la graine trois mois avant la maturité du fruit. Leur apparition dans la pulpe est postérieure à

la formation complète de la graine. On les observe tout d'abord à la base du fruit puis elles progressent par zones concentriques dans tout le mésocarpe. L'amidon ne s'observe que dans les cellules où il y a formation d'huile, l'apparition des deux composés est simultanée et l'on peut supposer que l'amidon est transformé en précurseur de matière grasse au fur et à mesure de sa synthèse (DESASSIS, 1961).

2 - Principaux facteurs affectant le développement et la production

L'accumulation de matière sèche dans une plante est sous la dépendance de nombreux facteurs tant internes qu'externes. L'assimilation, la répartition des assimilats et la respiration influençent considérablement la production et sont liés aux paramètres génétiques, climatiques et édaphiques.

1 - Le matériel végétal

Les études de biométrie réalisées sur plusieurs lignées ont permis de mettre en évidence des différences dans le développement de ces dernières. On observe des écarts dans la production globale de matière sèche, dans sa répartition entre organes végétatifs et reproducteurs ainsi que dans les rapports entre les différentes parties végétatives (de BERCHOUX et al., 1965 ; CORLEY, HARDON et TAN, 1971 ; HIRSCH, 1980 ; BREURE, 1982).

La sélection s'effectue généralement au niveau individuel chez le palmier à huile. Le rendement en huile étant la finalité de toute plantation, on s'est attaché à sélectionner des arbres selon le nombre et le poids moyen des régimes récoltés ainsi que le taux d'extraction (GASCON et al., 1966). Par ailleurs, la quantité d'assimilats disponible est généralement limitée aussi il a été suggéré de sélectionner pour un meilleur rapport entre tissus assimilateurs et non assimilateurs (REES, 1963). Sur un plan pratique on recherche des palmiers à faible croissance en hauteur, faible masse surfacique foliaire (SQUIRE, 1984a, 1984b, 1984c) et faibles biomasses de pétiole et de rachis. BREURE (1982) a montré une corrélation négative entre le rendement d'une part, la production végétative et la croissance en hauteur d'autre part. Afin de prolonger et de faciliter la récolte, on peut retenir des critères de faible croissance

TABLEAU II : Résumé des travaux antérieurs portant sur la photosynthèse du palmier à huile.

AUTEURS	ANNEES	METHODES DE MESURE	MATERIEL VEGETAL	RG en W m^{-2}	Amax en mg dm^{-2} h^{-1}
BOLLES-JONES E.W.	1968	Dosage de l'accumulation de glucides solubles dans la feuille.	Arbres de 12 ans Feuille de rang 20	Saturant Exterieur	10 à 15
HIRSCH J.P.	1975	Foliole enfermée dans une chambre d'assimilation. I.R.G.A.	Jeunes plants 3 mois 9 mois rang 5 9 mois rang 2	 460 460 460	 7 à 8 10 11
ADJAHOSSOU F.	1977 et 1983	Rondelles flottantes I.R.G.A.	Jeunes plants 6 à 9 mois Plusieurs lignées.	340	2 à 5
CORLEY R.H.V. et al.	1973	$^{14}CO_2$	Plants de 1 an Feuille de rang 2 Plusieurs lignées	1000	21 à 31
CORLEY R.H.V.	1983	$^{14}CO_2$	Arbres de 3 ans Feuille de rang 10 Feuille de rang 20 Arbres de 10 ans Feuille de rang 4 Feuille de rang 12 Feuille de rang 20 Feuille de rang 28 Feuille de rang 36	 Saturant Exterieur Saturant Exterieur	 25 22 17 18 19 14 11

(1) RG = Rayonnement Global

(2) I.R.G.A. = Infra Red Gas Analiser

en hauteur (NOIRET et al., 1967 ; SURRE, 1979 ; JACQUEMARD, 1979 ; JACQUEMARD et al., 1987) et d'angle d'insertion foliaire ouvert (HIRSCH, 1978).

Le niveau d'héritabilité de ces critères a été mesuré sur plusieurs lignées. Il apparaît comme fort pour les caractères végétatifs et plus diffus pour les caractères reproductifs, le tout plus ou moins perturbé par la variabilité climatique annuelle (CORLEY, 1976b, 1976c ; BREURE et al., 1983 ; HARDON et al., 1984).

Les critères physiologiques n'ont guère été explorés à ce jour. On peut cependant citer les études sur l'hétérosis mitochondrial qui ont permis, en dosant le rendement respiratoire des mitochondries prélevées dans différents organes, de relier le rendement respiratoire racinaire des plantules à la production des arbres adultes (KOUAME, 1976). Ce test précoce est actuellement utilisé par l'I.R.H.O. pour sélectionner, dès le stade pépinière, les lignées de palmiers les plus performantes.

On trouve aussi, dans la littérature, plusieurs travaux sur la photosynthèse du palmier à huile (tableau II). Les résultats obtenus divergent selon les auteurs en liaison avec l'hétérogénéité des méthodes de mesures et du matériel végétal utilisés. Il est probable que HIRSCH (1975) avec un rayonnement maximum de 460 $W.m^{-2}$ et ADJAHJOSSOU (1977, 1983) avec 340 $W.m^{-2}$ n'ont pas pu saturer la photosynthèse ce qui explique les faibles valeurs de photosynthèse maximale obtenues. De par la méthode utilisée, BOLLE-JONES (1968) lui aussi sous-estime la photosynthèse maximale. En effet, le dosage des sucres solubles dans les feuilles ne prend pas en compte la migration des assimilats ni l'accumulation de carbohydrates sous forme d'amidon. La technique de dosage du CO_2 au moyen du carbone 14 peut être critiquée dans la mesure où l'on ne sait pas si on dose la photosynthèse nette ou brute. Cependant, les résultats obtenus avec cette méthode par CORLEY et al. (1973) et CORLEY (1983), très supérieurs à ceux des autres auteurs, paraissent en meilleur accord avec la forte productivité potentielle du palmier à huile qui peut atteindre 30 tonnes de matière sèche par hectare et par an en Malaisie (CORLEY, GRAY et NG, 1971) et 24 $t_{MS}\ ha^{-1}.an^{-1}$ en Côte d'Ivoire (HIRSCH, 1980). CORLEY et al. (1973) ont trouvé que les photosynthèses potentielles de plusieurs lignées différaient de manière significative et montré l'héritabilité de ce caractère. Ils suggèrent aussi la possibilité d'accroître la photosynthèse par sélection sans préjuger pour autant de l'effet sur la production.

2 - Le milieu

a - Climat et sol

HARTLEY (1977) définit les caractéristiques climatiques permettant une production maximale chez le palmier à huile comme suit :

- 2000 mm de précipitations annuelles bien réparties au cours de l'année (sans saison sèche marquée).
- une température maximale moyenne comprise entre 29°C et 33°C et une température minimale entre 22°C et 24°C.
- une durée d'ensoleillement minimale de 5 heures par jour tout au long de l'année.

De très nombreux auteurs se sont penchés sur les rapports climat-production et en particulier sur l'importance du facteur hydrique dans la production de régimes. Certains, comme DEVUYST (1948), BREDAS et SCUVIE (1960), MICHAUX (1961), HEMPTINE et FEWARDA (1961) et SPARNAAIJ et al. (1965), ont cherché à mettre en relation les cycles de production saisonniers et les déficits hydriques enregistrés plusieurs mois avant la récolte. D'autres, comme RINGOET (1952), WORMER (1955), ZILLER et al. (1955), OCHS (1963), PREVOT (1963), ont cherché à comprendre les mécanismes qui régissent la transpiration en étudiant l'influence du sol et du régime des pluies sur le fonctionnement stomatique.

A l'aide des travaux précédents ainsi que des siens propres, SURRE (1968) a établi une méthode de calcul de bilan hydrique simplifié dans le but de prédire la production.

FOONG (1980), ONG (1982a, 1982b, 1983) et FRERE (1986) établissent des corrélations entre la production et de très nombreux paramètres climatiques et phénologiques précédant la récolte. Cette approche de type statistique ne propose aucune explication des mécanismes de la production.

La nutrition minérale a fait l'objet de nombreuses études chez cette espèce. CORLEY (1976c) et, OCHS et OLIVIN (1976) résument les travaux des années antérieures. Pour les travaux plus récents on pourra se reporter à OLLAGNIER et OCHS (1981) OLLAGNIER et OLIVIN (1984) et OLLAGNIER (1986).

De toutes ces études, il ressort que l'alimentation hydrique et minérale sont les principaux facteurs limitant la croissance et la production du palmier à huile.

Une disponibilité en eau insuffisante se traduit en premier lieu par une fermeture des stomates (WORMER et OCHS 1959 ; REES, 1961 ; OCHS, 1963 ; CORLEY, 1973a ; DANIEL, 1979 ; SQUIRE, 1985) qui induit une diminution de

l'assimilation photosynthétique. La pénurie en assimilats agit en premier lieu sur la production des régimes et secondairement, quand le stress s'accentue, on peut observer une action sur la croissance de la plante. Enfin, un déficit hydrique fort et prolongé entraîne des dérèglements fonctionnels qui peuvent provoquer la mort des palmiers (MAILLARD et al., 1974 ; HOUSSOU, 1985).

Les effets des carences minérales sont bien marqués et s'observent aisément même dans les régions où existent des déficits hydriques. C'est le cas par exemple en Côte d'Ivoire, où, sur des sols ferralitiques sablo-argileux désaturés, une fertilisation adéquate permet d'accroître la production. En Asie du Sud-Est (Indonésie, Malaisie), les déficits hydriques sont rares et de faible amplitude, le rendement dépend alors pour l'essentiel, de la qualité des sols et de la nutrition minérale.

L'action des autres facteurs du milieu sur la production du palmier à huile a été moins étudiée sans doute parce que moins apparente. L'influence de ces facteurs est difficile à mettre en évidence, elle est parfois masquée par un bilan hydrique ou minéral négatif.

Le rayonnement solaire influence directement la fonction assimilatrice du couvert et la demande évaporative du climat (MONTEITH, 1972). Ainsi, dans un climat à pluviométrie inégalement répartie dans l'année, comme le sud de la Côte d'Ivoire, la productivité au cours de la saison humide peut être limitée par le faible rayonnement au sol alors qu'en saison sèche le fort rayonnement contribuera à diminuer l'efficience d'utilisation de l'eau.

Les effets de la température sur le palmier sont peu connus. Dans les zones climatiques où se développe le palmier à huile sous forme spontanée, les moyennes mensuelles des températures minimales journalières sont toujours supérieures à 19°C. Dans certaines zones de cultures comme à Madagascar on rencontre des températures plus faibles (17 °C) qui provoquent une diminution de la production accompagnée de fortes variations saisonnières (OLIVIN, 1986). HENRY (1957) a étudié l'influence de la température sur la croissance des jeunes plantules ; il trouve que la longueur des feuilles émises augmente linéairement de 15°C à 28°C et au delà. En deçà de 15°C toute croissance est stoppée. D'après HONG et CORLEY (1976), la photosynthèse du palmier à huile présente un optimum pour 29°C avec un plateau de 24°C à 34°C où les variations sont faibles. L'assimilation diminue ensuite très rapidement. Par conséquent, cette espèce présente une assez bonne adaptation aux fortes températures qui

existent dans son environnement ce qui n'est pas fréquent pour une plante de type C3 à teneur normale (limitante) en CO_2.

b - Pratiques culturales

* - Densité de plantation

Les palmiers à huile sont le plus souvent plantés sur des lignes orientées Nord-Sud, la plantation étant décalée entre deux lignes successives. L'écart entre les lignes est de 7,8 m ce qui conduit à un écart de 9 m entre un palmier et chacun de ses 6 voisins. Les palmiers sont ainsi plantés à 9 m en triangle équilatéral d'où une densité théorique de 143 arbres par hectare. La densité influe sur la croissance et le rendement des plantations. Son accroissement induit une augmentation de l'indice foliaire (LAI = Leaf Area Index) et de la densité racinaire ce qui se traduit par une compétition accrue pour le rayonnement, l'eau et les sels minéraux (PREVOT et al., 1955 ; REES, 1963 ; CORLEY, 1973b, 1976d). Théoriquement, on devrait pouvoir définir, pour un matériel végétal donné, un indice foliaire optimal pour lequel la production de matière sèche serait maximale. Dans la pratique, les variations climatiques du rayonnement incident, mais surtout les variations de la pluviométrie rendent difficile la connaissance de cet optimum. En effet, la croissance en hauteur ainsi que l'indice foliaire varient avec les conditions du milieu (climat et sol) et ce pour une même lignée.

Pour l'Afrique de l'Ouest, REES (1963) cite des indices foliaires maximaux de 5 pour une densité de 143 arbres/ha, ce qui correspond aux valeurs obtenues par CORLEY (1973b) en Malaisie pour des densités comparables. Par ailleurs, ce dernier a trouvé que les meilleurs rendements sont obtenus pour des LAI de 7 ce qui semble en accord avec une expérience de densité menée à La Mé (Côte d'Ivoire) où la densité de 164 arbres/ha (LAI = 6 environ) produit significativement plus que la densité de 143 arbres/ha (LAI = 4,5 environ) au moins jusqu'à 11 ans et ce malgré la forte compétition pour l'eau en saison sèche (QUENCEZ, 1988).

* - Plantes de couverture

On utilise des légumineuses que l'on sème avant la mise en place des palmiers. Ces plantes, en recouvrant rapidement le sol après l'abattage, le protège des dégradations liées aux fortes pluies et aux températures

élevées des régions tropicales. Les légumineuses peuvent entrer en compétition avec le palmier vis à vis de l'eau (OCHS et DANIEL, 1976). Lors de la fermeture du couvert par le palmier, les légumineuses sont progressivement évincées par d'autres adventices (CORLEY, RAJARATNAM et CHAN, 1976). Lorsque la densité de plantation dépasse 164 arbres/ha, le couvert herbacé a tendance à disparaître.

* - Ablation des jeunes inflorescences

La castration peut se pratiquer sur de jeunes palmiers et dure 26 à 42 mois après la plantation. Au cours de cette période, la croissance végétative des plantes (longueur de feuille, rythme d'émission foliaire, diamètre du bulbe, biomasse racinaire) soumises au traitement est accrue (BENARD et DANIEL, 1971 ; CORLEY et HEW, 1976a). Quand on cesse la castration, on constate l'existence d'un pic de production lié à un plus grand nombre de régimes et à leur taille supérieure par rapport aux témoins (TAILLEZ et OLIVIN, 1971 ; DANIEL et de TAFFIN, 1974). D'après CORLEY et HEW (1976a), l'augmentation du nombre de régimes ne provient pas uniquement d'un défaut d'avortement mais aussi d'une plus forte sexualisation femelle. Ce pic est suivi par une phase à fort taux d'avortement ce qui ce traduit par une faible production (TAILLEZ et OLIVIN, 1971).

En conclusion, on peut dire que l'effet de l'ablation des jeunes inflorescences sur le rendement cumulé est le plus souvent nul lorsque le facteur hydrique est non limitant. En revanche, sous un climat sec (Benin), DANIEL et de TAFFIN (1974) ont montré que l'on peut accroître la résistance à la sécheresse au moyen de la castration sans perte de production cumulée.

* - Pollinisation

Le palmier à huile est une plante monoïque dont l'anthèse des fleurs mâles et femelles est séparée dans le temps et généralement dans l'espace pour un même individu. L'émission de pollen par une inflorescence mâle dure environ 3 jours et le pollen reste viable 6 jours après son émission. Les caractères floraux du palmier sont plutôt de type anémogame :

- grains de pollen lisses, secs et de petite taille
- surfaces stigmatiques de grande taille
- périanthe de taille réduite et peu coloré

Cependant, la forte odeur d'anis dégagée, en particulier par les fleurs mâles, semble être un facteur attractif pour les insectes. Ces

derniers sont présents en grand nombre sur les inflorescences. Certains participent peu à la pollinisation, c'est le cas notamment des Apoïdes qui sont nombreux sur les fleurs mâles et rares sur les femelles. Ceci peut être en relation avec la faible teneur en sucre du nectar (POUVREAU, 1984). D'autres insectes, en revanche, contribuent à augmenter le taux de nouaison et par là même la production du palmier à huile. En Malaisie, le principal agent pollinisateur est un Thysanoptère : *Thrips hawaiiensis* (SYED, 1979). En Afrique de l'Ouest, ce sont plusieurs espèces de Coléoptères *Curculionidae* du genre *Elaeidobius* qui assurent la plus grande part de la pollinisation (DESMIER de CHENON, 1981). En Amérique du Sud, deux Coléoptères (*Mystrops costaricensis* et *Elaeidobius subvittatus*) sont les principaux pollinisateurs du palmier à huile. Cependant, leur répartition géographique irrégulière crée un défaut de pollinisation dans certaines régions (GENTY et al., 1986).

Les jeunes palmiers qui se développent dans de bonnes conditions d'alimentation hydrique ont un sex-ratio déséquilibré en faveur des inflorescences femelles. C'est le cas pour l'Asie du Sud-Est et l'Amérique du Sud mais aussi pour les plantations situées dans des bas-fonds en Afrique de l'Ouest. Le faible nombre, voire l'absence d'inflorescences mâles provoque un déficit de pollinisation, parfois renforçé par le petit nombre d'insectes pollinisateurs. Afin de remédier à ce dernier problème *Elaeidobius* a été introduit en Malaisie et en Indonésie. Dans d'autres situations, il peut s'avérer rentable de procéder à un renforcement artificiel de la pollinisation par épandage de pollen sur les inflorescences femelles. Afin de juger de la nécessité de recourir à la pollinisation assistée, LECOUSTRE et de REFFYE (1987) ont mis au point un modèle qui prend en compte le taux de nouaison des régimes.

* - Elagage

En période de forte récolte, les palmes soutenant les régimes sont coupées pour accéder à ces derniers. Lorsque le nombre de régimes récoltés diminue, le nombre de palmes présentes sur l'arbre augmente, si bien qu'il qu'il est périodiquement nécessaire de procéder à un élagage des vieilles feuilles pour faciliter le contrôle de la maturité..

Un élagage sévère provoque de nombreux avortements dans les 6 mois qui suivent et déséquilibre le sex-ratio en faveur des inflorescences mâles 21 mois plus tard (GRAY, 1969). CORLEY et HEW (1976b) ont montré que l'élagage diminue le rendement lorsqu'on laisse moins de 32 feuilles sur

TABLEAU III : Principaux ravageurs du palmier à huile en Afrique de l'Ouest. D'après MARIAU et al., 1981.

RAVAGEURS	ORGANES	IMPORTANCE des DEGATS		
		Surf. détruite par individu	Surf. détruite en % de SFtot.	Produc. %
Coelaenomenodera minuta COLEOPTERE CHRYSOMELIDAE	Feuille	3 à 4 cm^2	> 90	50
Latoia pallida, *Latoia viridissima* LEPIDOPTERE LIMACODIDAE	Feuille	---	---	---
Leptonatada sjöstedi LEPIDOPTERE NOTODONTIDAE	Feuille	Plusieurs folioles / 24h	80	---

TABLEAU IV : Principaux ravageurs du palmier à huile en Amérique du Sud. D'après GENTY et al., 1978.

RAVAGEURS	ORGANES	IMPORTANCE des DEGATS		
		Surf. fol. par individu	Organe attaqué en %	Produc. %
Alurnus humeralis COLEOPTERE CHRYSOMELIDAE	Feuille	---	---	---
Equisibine intensa, *Equisibine sibidines* LEPIDOPTERE LIMACODIDAE	Feuille	---	---	---
Euphrostema elaeasa LEPIDOPTERE LIMACODIDAE	Feuille	50 cm^2	80	---
Leptopharsa gibbicarina HEMIPTERE TINGIDAE	Feuille	---	---	---
Mesocia pusilla LEPIDOPTERE MEGALOPIGIDAE	Feuille	---	---	---
Ophsiphanes cassina, *Ophsiphanes quiteria* LEPIDOPTERE BRASSOLIDIDAE	Feuille	700 à 800 cm^2	---	---
Retractus elaeis ACARIEN ERIOPHIDAE	Feuille	---	---	50
Sibine fusca, *S. nesea*, *S. pallescens* LEPIDOPTERE LIMACODIDAE	Feuille	350 à 400 cm^2	---	---

des palmiers âgés de 8 à 12 ans et moins de 40 feuilles sur des arbres de 5 à 7 ans. Ce résultat paraît confirmer l'existence d'un indice foliaire optimal. En effet, la surface des feuilles croissant avec l'âge, un même indice foliaire nécessite un moins grand nombre de feuilles quand le palmier vieillit. Cependant, le rendement constant observé (CORLEY et HEW, 1976b) sur des palmiers adultes portant 32 à 40 feuilles implique un large optimum d'indice foliaire depuis 4,6 jusqu'à 5,8 (densité : 138 arbres/ha, surface foliaire moyenne : 10,5 m^2) sensiblement plus faible que l'optimum de 7 cité par CORLEY (1973b) dans son expérience de densité.

On peut raisonnablement supposer qu'une feuille âgée dont le bilan carboné devient négatif aura tendance à se dessécher rapidement et donc que l'élagage de toute feuille verte risque de diminuer l'assimilation de carbone.

3 - Principaux défoliateurs

Le palmier à huile étant une plante pérenne qui débute sa production de fruits plusieurs années après avoir été planté, on peut considérer la mort d'arbres au champ comme l'atteinte la plus grave que peut subir une plantation. Cependant, de très nombreux défoliateurs s'attaquent au feuillage des arbres adultes. De part leur durée et/ou leur intensité, ces attaques perturbent le fonctionnement des plantes. En réduisant la surface foliaire, elles diminuent l'assimilation nette et peuvent affecter fortement la production (ex : *Coelanomenodera minuta*).

Dans le Sud-Est Asiatique ainsi qu'en Amérique du Sud, les principaux défoliateurs sont des chenillles de Lépidoptères. La plupart des espèces asiatiques appartiennent aux familles des *Limacodidae* et des *Psychidae* (WOOD, 1976). Les espèces Sud-Américaines comportent plusieurs familles dont les *Limacodidae* (tableau IV) (MARIAU, 1976a). En Afrique de l'Ouest, les Lépidoptères sont concurrencés par un Coléoptère mineur de feuilles (*Coelanomenodera minuta*) qui provoque des dégâts considérables (MARIAU, 1976b) (tableau III).

II - INTERET DE NOTRE ETUDE

1 - Introduction

Le rendement d'une plantation est sous la dépendance de très nombreux facteurs qui interagissent à des niveaux d'organisation différents. L'exploitant ne retient comme seul critère important que le rendement en huile à l'échelle de sa plantation. L'expérimentateur, quant à lui, ne dispose généralement que de données au niveau de l'individu et/ou d'une petite parcelle. Quand au chercheur, son spectre d'action peut s'étendre, selon sa spécialité et ses objectifs, depuis le niveau moléculaire jusqu'au niveau de la parcelle. Le but de notre travail étant d'expliciter le mode d'action des principaux facteurs qui influencent la production on devra nécessairement, quel que soit le niveau d'organisation étudié, pouvoir extrapoler à la plantation. Les données acquises sur des plans d'organisation inférieurs (moléculaire, cellulaire, tissulaire) sont souvent difficilement utilisables pour expliquer le fontionnement du système (Palmeraie) car les mécanismes fonctionnels sont imparfaitement connus et les expériences sont menées en laboratoire dans des conditions et sur des plantes qui diffèrent des réalités de terrain. Par conséquent, nous avons essayé, dans toute la mesure du possible, de nous rapprocher des conditions réelles en travaillant le plus souvent au champ au niveau des organes, de l'arbre et de la parcelle.

2 - Choix des composantes étudiées

Au vu des connaissances acquises sur le palmier à huile (voir chap I-1-2), il apparaît que les paramètres physiologiques susceptibles de jouer un rôle dans le bilan carboné n'ont pas fait l'objet d'études approfondies. Aussi, n'ayant que peu d'éléments pour motiver notre choix, nous avons décidé d'étudier les grandes fonctions que sont l'assimilation foliaire et la respiration des différents organes ainsi que l'influence des paramètres climatiques sur ces dernières. D'autre part, dans le but d'estimer la répartition des assimilats entre les différents organes du palmier, nous avons entrepris d'étudier conjointement la biométrie et la phénologie des arbres adultes.

L'influence prépondérante du facteur hydrique sur la production ne fait pas de doute au moins en ce qui concerne l'Afrique de l'Ouest et une partie de l'Amérique du Sud (Equateur). C'est pourquoi, nous avons décidé de réaliser un bilan hydrique complet au niveau parcellaire et de tester le couplage avec le bilan carboné par l'intermédiaire du fonctionnement stomatique.

3 - Synthèse des données

Afin de tester la validité des connaissances acquises dans ce travail, mais aussi de mettre en évidence les lacunes, l'ensemble des résultats obtenus, complété le cas échéant par des données bibliographiques, sera intégré dans un modèle simple mais fonctionnel de l'Agroécosystème Palmeraie. Ce dernier devra permettre de tester l'impact des principaux paramètres sur la production et d'orienter ainsi les recherches à venir.

C H A P I T R E II ECHANGES GAZEUX FOLIAIRES

I - INTRODUCTION

La présente étude s'inscrit dans le cadre d'une recherche plus générale portant sur les facteurs biologiques et climatiques du rendement pour une plantation de palmiers à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Ses buts principaux sont de caractériser la photosynthèse potentielle de la feuille en conditions d'alimentation hydrique non limitante et d'étudier les facteurs tant internes qu'externes au végétal qui interagissent de façon à contrôler les échanges gazeux au niveau foliaire (GAASTRA, 1959).

Plusieurs auteurs ont étudié l'assimilation photosynthétique chez le palmier à huile. Leurs mesures ont été réalisées en conditions contrôlées sur de jeunes plantules de moins d'un an. Les paramètres qu'ils ont étudiés sont : le rayonnement (CORLEY et al., 1973 ; HIRSCH, 1975), la température foliaire (HONG et al., 1976) ou encore le potentiel hydrique et la résistance stomatique (ADJAHOSSOU, 1977, 1983). Par ailleurs, seulement deux études portant sur la photosynthèse de palmiers adultes en conditions naturelles ont été réalisées. Dans la première l'auteur a utilisé le dosage des sucres solubles foliaires (BOLLE-JONES, 1968), dans la seconde le $^{14}CO_2$ (CORLEY, 1983b). Cette dernière montre l'influence du vieillissement sur l'assimilation foliaire.

Dans ce travail, nous avons cherché en premier lieu à caractériser les variations intralignée de la réponse photosynthèse/éclairement pour un même rang foliaire. Tout d'abord entre plusieurs individus d'âge identique puis d'âges différents. Ensuite, on a exploré les variations de cette réponse à différents niveaux de la couronne foliaire et ce pour plusieurs âges. D'autre part, on a étudié les effets de plusieurs facteurs (déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air, température foliaire, rayonnement) sur le fonctionnement stomatique et les échanges gazeux.

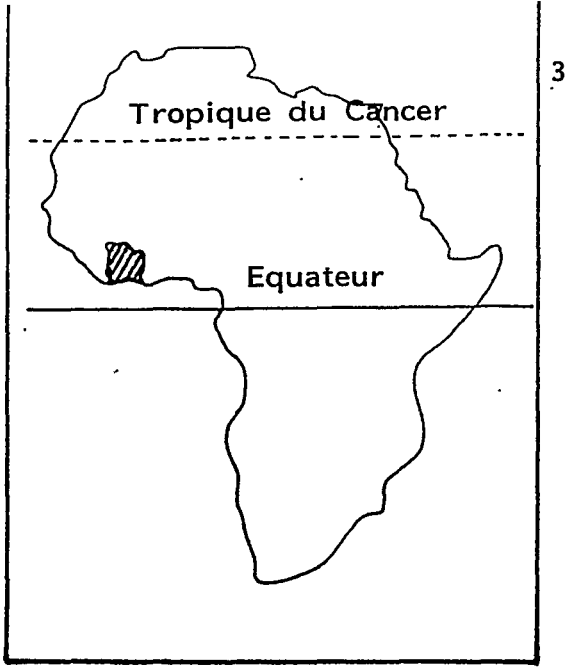


Fig. 3 : La Côte d'Ivoire dans le continent Africain

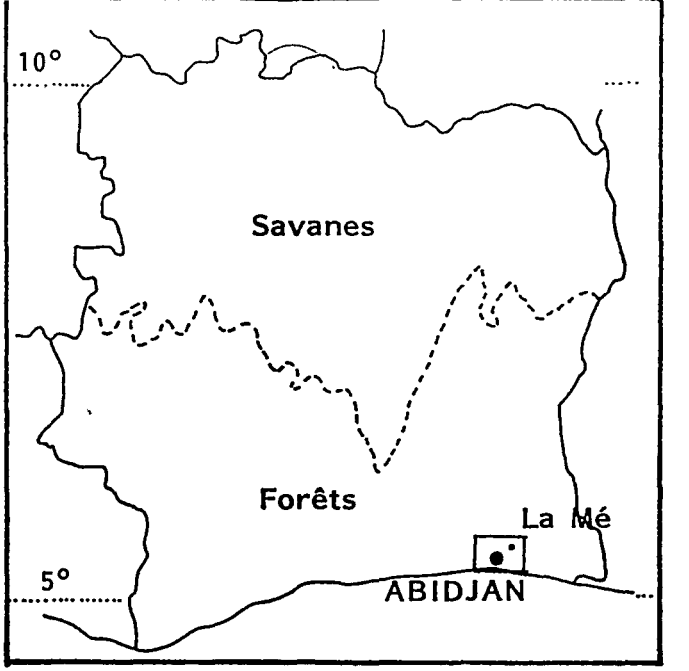


Fig. 4a : Station d'étude de La Mé en Côte d'Ivoire

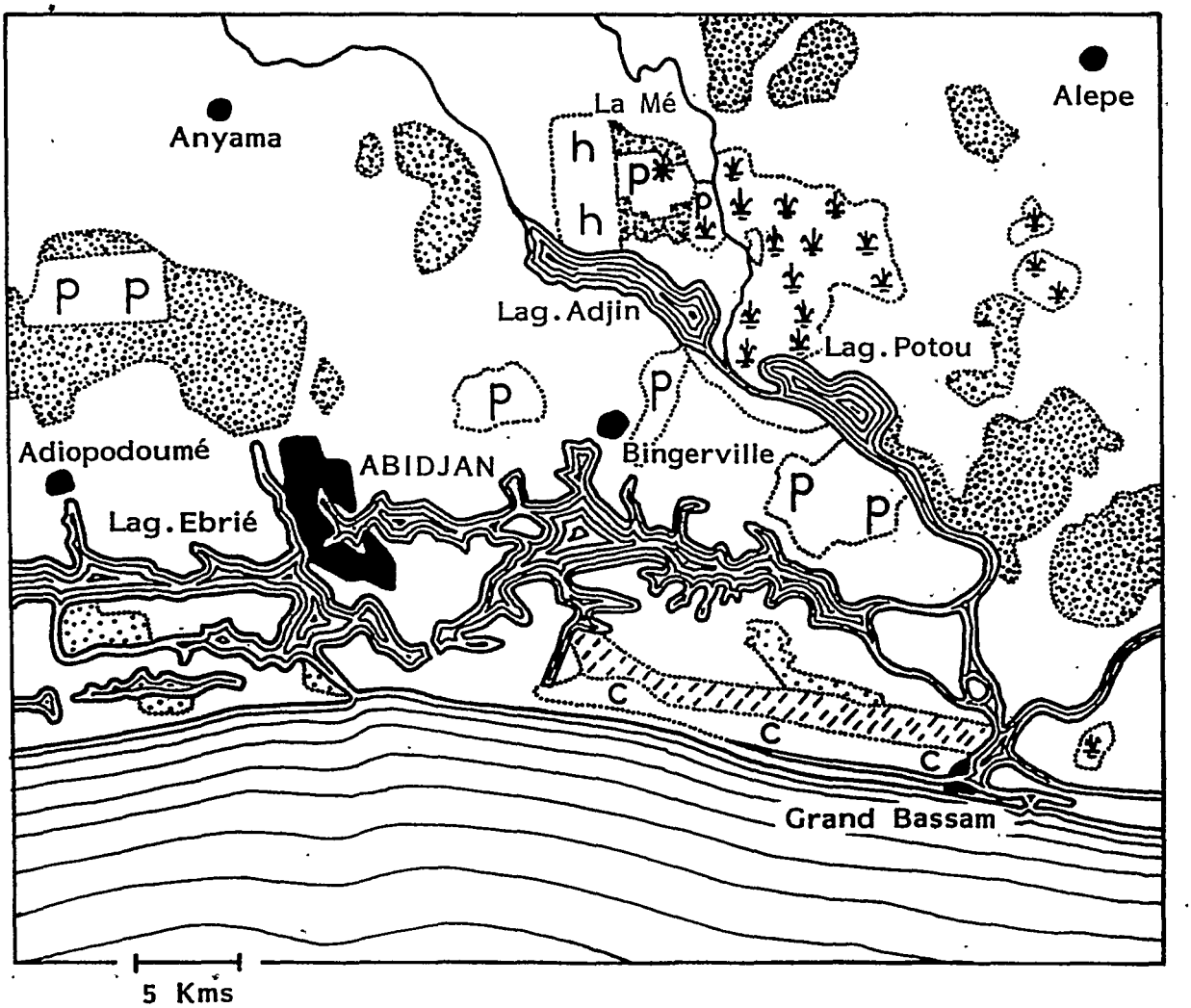


Fig. 4b : Station de La Mé. Situation géographique et principales formations végétales de cette zone. D'après GUILLAUMET et ADJANOHOUN (1970)

p : palmiers c : cocotiers h : héveas

✱ : Station de La Mé

: Forêt marécageuse à Symphonia globulifera et Mitragyna ciliata

: Forêt sempervirente à Turraeanthus africanus et Heisteria parvifolia

: Forêt sub-littorale à Afrolicania elaeospaerma et Drypetes aframensis

: Savane littorale

: Zones soumises à l'agriculture

: Lagunes et océan

II - SITE ET MATERIEL VEGETAL

Le travail de terrain a été réalisé sur la station expérimentale I.R.H.O./C.I.R.A.D. de La Mé en Côte d'Ivoire. Cette dernière est située à 24 km d'Abidjan (5°26'Lat.N., 3°50'Long.E.) dans la zone de la forêt ombrophile (fig.3 et 4). La plantation couvre une superficie d'environ 1000 hectares répartis entre un plateau dont le sol est formé de sables tertiaires profonds à texture grossière et une zone basse où les alluvions de la rivière Mé se juxtaposent à des tourbes profondes.

Tous les palmiers étudiés appartiennent à la reproduction d'une seule lignée (L2T x DIOD) caractérisée par un développement végétatif moyen associé à une bonne production de fruits (régimes), elle présente en outre l'avantage d'être utilisée comme référence dans de nombreux essais à travers le monde c'est pourquoi elle est qualifiée de lignée témoin.

III - METHODES

1 - Phénologie

L'émission foliaire se fait à un rythme plus ou moins régulier par l'intermédaire d'un unique méristème apical. La feuille croît verticalement jusqu'à approcher sa taille maximale, puis les folioles jusqu'alors appliquées contre le rachis se déploient. A ce stade, on attribue à la feuille le rang 1. Grâce en particulier à la spire d'ordre 8 on peut aisemment retrouver l'ordre d'apparition des différentes feuilles présentes sur l'arbre et en déduire leur âge approximatif.

2 - Mesures des échanges gazeux

Les échanges de gaz carbonique et de vapeur d'eau sont mesurés dans un système ouvert (fig. 5) au moyen d'un analyseur à infrarouge portable (Type LCA2, ADC*) et d'une chambre d'assimilation (Type PLCN, ADC). On travaille avec des folioles en place dont on enferme une portion du limbe de 5,6 cm^2 qui remplit la moitié de la surface de la chambre ; la nervure centrale de la foliole ne permet pas généralement d'inclure une proportion de limbe plus importante. Le volume d'air dans l'enceinte (12 cm^3) est brassé au moyen d'un ventilateur, sa température mesurée à l'aide d'une

*ADC = Analytical Development Company, Hoddesdon, Herts, Grande Bretagne

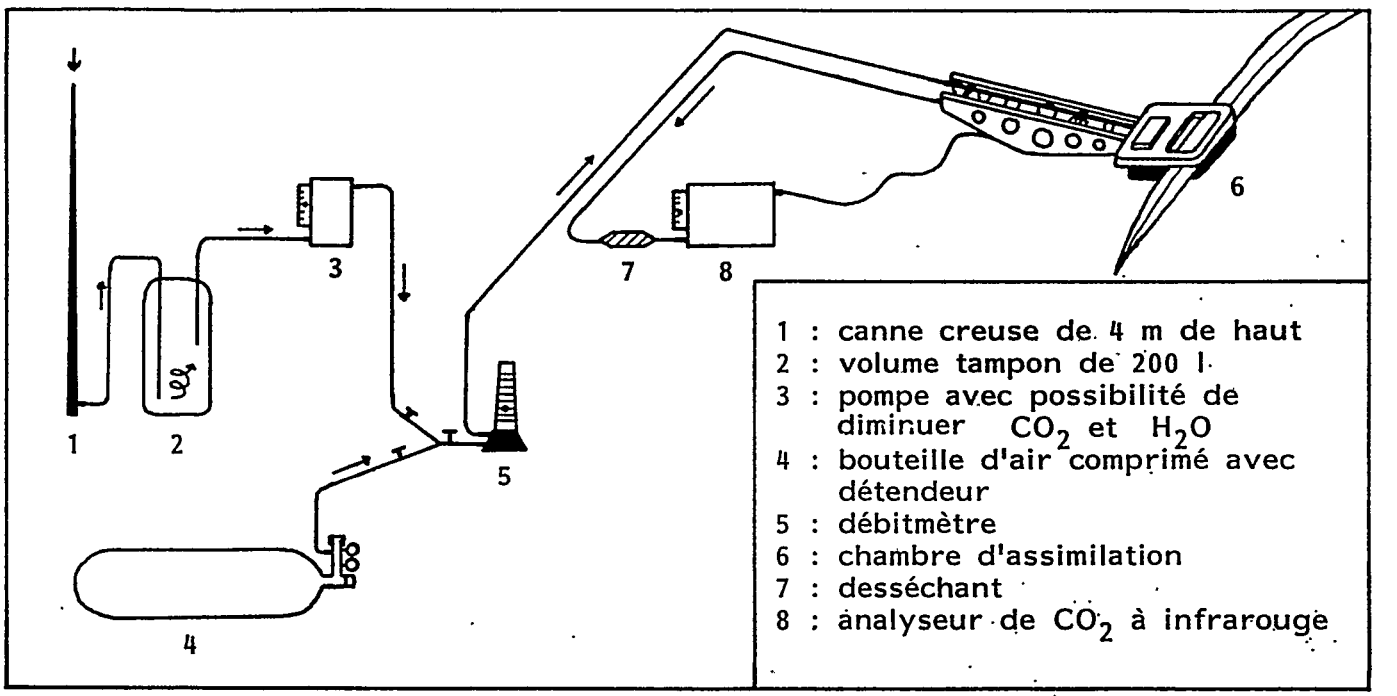


Fig. 5 : Schéma du système de mesure des échanges gazeux foliaires

thermistance et son humidité relative grâce à un condensateur (Coreci). Une cellule au silicium, fixée à proximité de la fenêtre (en polyméthylpenthène) de la chambre, permet de mesurer le rayonnement incident visible (400-700 nm). Les différentes intensités lumineuses ont été obtenues par atténuation du rayonnement au moyen de filtres neutres. Les résultats obtenus avec ce système sont sensiblement les mêmes que sous rayonnement naturel. Le flux d'air dans le circuit est mesuré à l'aide d'un débit-mètre à flotteur et provient soit d'une bouteille d'air comprimé (teneur en CO_2 constante et humidité relative inférieure à 10%) soit de l'atmosphère ambiante où il est pompé à 4 m de haut, puis injecté dans un volume tampon de 200 litres avant de pénétrer dans la chambre d'assimilation. Ce volume "mort" régule les variations brutales de gaz carbonique et de vapeur d'eau qui peuvent survenir dans l'atmosphère. L'air sortant de la chambre est désséché à l'aide de perchlorate de magnésium (inerte au CO_2) afin d'éviter une interférence avec la vapeur d'eau dont le spectre d'absorption dans l'infrarouge recouvre partiellement celui du gaz carbonique. L'analyseur fonctionne en remplissant alternativement sa cellule (toutes les deux secondes) avec de l'air sans CO_2 (passé sur de la chaux sodée) et avec l'air issu de la chambre d'assimilation ce qui permet de corriger les dérives thermiques (LONG et al, 1985). Afin que la différence de teneur en CO_2 soit maximale, nous avons choisi de travailler à un faible débit sans placer de fuite avant l'analyseur. Ainsi, nous avons utilisé le plus souvent un débit de 12 l h^{-1} à l'entrée de la chambre d'assimilation qui permet malgré les fuites éventuelles dans cette dernière d'obtenir plus de 9 l h^{-1} (ou 2.5 cm^3 s^{-1}) dans l'analyseur ce qui suffit amplement à remplir la cellule (3 cm^3) lors de chaque cycle de deux secondes.

Le débit d'air sec entrant dans la chambre (W), l'assimilation nette de CO_2 (A), la transpiration (E) et les conductances de couche limite (g_a) et stomatique (g_s) sont calculés à l'aide des relations suivantes:

- Débit d'air sec entrant dans la chambre : W

(1) $$W = [(P - e_e)/P](D/22.4)[273/(T_a+273)] \quad (\text{mol } s^{-1})$$

D : débit d'air humide mesuré à l'entrée de la chambre en l s^{-1}.

e_e : pression partielle de vapeur d'eau de l'air entrant dans la chambre en bars.

TABLEAU V : Caractéristiques des différents capteurs utilisés pour la mesure des échanges gazeux.

PARAMETRE MESURE	CAPTEUR	SENSIBILITE	PRECISION DE MESURE	ETALONNAGE	PRECISION ESTIMEE
Teneur en CO_2	Analyseur à Infra-rouge (ADC) Cellule LCA2	5 mV pour 1 µmol mol d'air^{-1}	1µmol mol d'air^{-1}	Gaz étalon	± 2 µmol mol d'air^{-1}
Rayonnement Visible (PAR) (400 à 700 nm)	Cellule au silicium (+ filtres)	17 mV pour 10 µmol m^{-2} s^{-1}	10 µmol m^{-2} s^{-1}	Comparaison avec un pyranomètre de Kipp (1 µmol de PAR = 0.45 W m^{-2} de global)	± 10 µmol m^{-2} s^{-1}
Température de l'air	Thermistance	100 mV par °C	0.1 °C	Fabricant	± 0.3 °C
Humidité relative RH	Condensateur CORECI	5 mV par % RH	1 % de RH	Hygromètre à point de rosée	± 2 %
Débit d'air	Débitmètre à flotteur	-	0.1 l h^{-1}	Débitmètre étalonné	± 0.25 l h^{-1}

P : pression atmosphérique en bars.

T_a : température de l'air dans la chambre en °C.

- Photosynthèse nette : A

(2) $A = (C_s - C_e)(W/S_f)$ (μmol CO_2 m^{-2} s^{-1})

C_s et C_e : concentrations respectives de gaz carbonique dans l'air sec à la sortie et à l'entrée de la chambre en vpm.

S_f : surface foliaire enfermée dans la chambre d'assimilation en m^2 (on ne considère qu'une seule face).

- Transpiration : E

(3) $E = (W/S_f)\ [e_s/(P - e_s) - e_e/(P - e_e)]$ (mol H_2O m^{-2} s^{-1})

e_s et e_e : pressions partielles de vapeur d'eau respectivement dans et à l'entrée de la chambre d'assimilation en bars.

- Conductance aérodynamique ou conductance de couche limite : g_a

La conductance de couche limite a été déterminée au moyen d'un papier buvard humide disposé dans la chambre d'assimilation de façon similaire au limbe de palmier sur lequel on envoie de l'air sec, le tout étant placé à l'obscurité. Comme les folioles de cette espèce présentent des stomates uniquement sur leur face inférieure, leur face supérieure étant limitée par une cuticule cireuse épaisse, nous avons bloqué l'évaporation du papier buvard sur sa face supérieure.

(4) $g_a = (W/S_f)(e_s - e_e)/[e_*(T_b) - e_s]$ (mole d'air m^{-2} s^{-1})

$e_*(T_b)$: pression de vapeur saturante à la température du buvard en bars.

Le matériel utilisé ne nous permettant pas de mesurer directement la température du buvard (T_b), nous avons utilisé une méthode décrite par

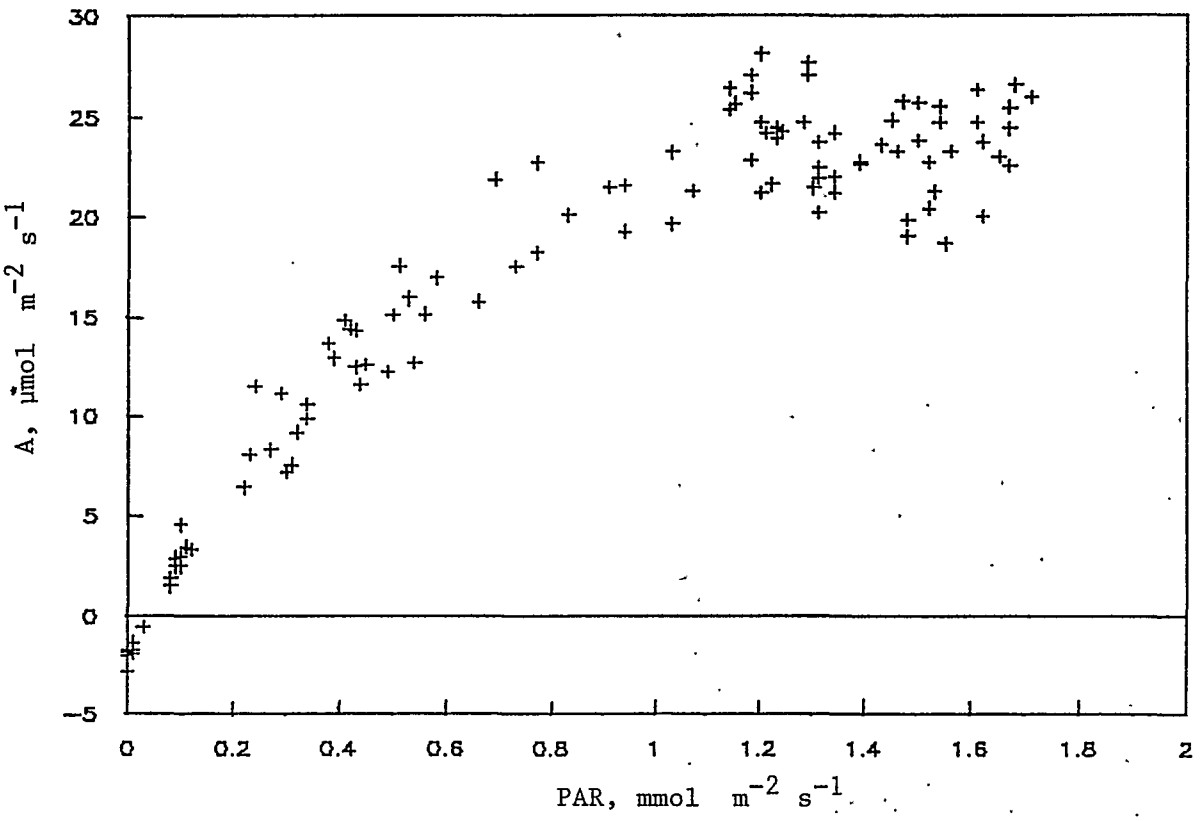


Fig. 6 : Réponse de l'assimilation nette (A) à la variation du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR).
Mesures effectuées sur les feuilles de rang 8 et 9 de 8 palmiers âgés de 4 ans.

PARKINSON (1985) pour déduire g_a de l'équation du bilan d'énergie du buvard dans la chambre. Un procédé similaire est utilisé pour calculer la température foliaire (T_f). Les détails de calcul sont donnés dans l'annexe 1.

- Conductance stomatique à la diffusion de la vapeur d'eau : g_s

$$1/g_t = 1/g_s + 1/g_a$$

(5) $$g_t = E\,[P - (e_i - e_s)/2]/(e_i - e_s) \qquad (\text{mol m}^{-2}\ \text{s}^{-1})$$

d'après VON CAEMMERER et al.(1981).

g_t : conductance totale

e_i : pression partielle de vapeur d'eau dans la chambre sous stomatique en bars.

e_i est généralement prise comme égale à la pression de vapeur saturante à la température T_f (FARQUHAR et al, 1978).

IV - RESULTATS et DISCUSSION

1 - Variations de la réponse photosynthétique au rayonnement

1 - Variations individuelles

Les mesures présentées dans la figure 6 ont été réalisées sur les feuilles de rang 8 et 9 de huit palmiers. Elles montrent une assez faible dispersion des points compte tenu des conditions expérimentales de terrain. En dehors du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), les autres paramètres mesurés au cours de l'expérience (déficit de pression en vapeur d'eau inférieur à 0.4 kPa, conductance stomatique supérieure à 0.9 cm s^{-1}, température foliaire comprise entre 30°C et 38°C et bonne alimentation hydrique) sont peu ou pas limitants pour la photosynthèse.

L'efficience photosynthétique est considérée ici comme le rendement quantique dans les conditions naturelles où la concentration en CO_2 est

TABLEAU VI : Efficience photosynthétique et assimilation nette maximale moyenne (A) pour huit arbres de 4 ans. Feuilles de rang 8 à 10 g_s supérieure à 0.9 cm s^{-1}, VPD inférieur à 0.4 kPa. Nombre de mesures entre parenthèses.

ARBRES	EFFICIENCE PHOTOSYNTHETIQUE A/PAR $\mu mol\ \mu mol^{-1}$	ASSIMILATION NETTE A $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$
11-21	0.043	24.14 (5)
11-22	0.071	23.83 (5)
11-23	0.063	25.89 (4)
11-25	0.056	21.82 (7)
12-22	0.045	24.03 (5)
12-23	0.043	25.16 (5)
12-24	0.056	23.15 (17)
12-25	0.045	24.16 (4)
MOYENNE	0.053	23.70 (52)

TABLEAU VII : Efficience photosynthétique et assimilation nette maximale moyenne (A) selon l'âge des palmiers. g_s supérieure à 0.9 cm s^{-1}, VPD inférieur à 0.4 kPa. R mesurée à une température moyenne de 32.4°C. Nombre de mesures entre parenthèses.

AGE DES PALMIERS ANNEES	RANG FOLIAIRE	EFFICIENCE PHOTOSYNTHETIQUE A/PAR $\mu mol\ \mu mol^{-1}$	ASSIMILATION NETTE A $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$	RESPIRATION A L'OBSCURITE R $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$
0.5	3	0.059	19.50 (3)	---
4	8 et 9	0.049	24.28 (30)	2.11 (4)
11	6	0.040	21.38 (9)	1.47 (6)

limitante. Elle est calculée comme l'inverse de la pente obtenue par régression linéaire entre 1/A et 1/PAR (tableau VI). On a constaté que les variances résiduelles des huit arbres ne sont pas homogènes (Test de Barlett) ce qui interdit de comparer l'ensemble des pentes par une analyse de covariance. L'hétérogénéité des variances résiduelles mais aussi la variation des pentes peuvent être imputées à la forte erreur relative sur les mesures aux éclairements faibles. De ce fait, la comparaison des efficiences énergétiques n'est pas possible.

Les moyennes, par individu, des photosynthèses maximales (PAR supérieur à 1100 μmol m^{-2} s^{-1}) ne diffèrent pas significativement (F = 1, ddl = 52). La moyenne générale observée dans cette expérience (A = 23.70 μmol m^{-2} s^{-1}) est supérieure aux résultats obtenus sur le terrain par CORLEY (1983b) par marquage au $^{14}CO_2$ (A = 20 μmol m^{-2} s^{-1}, palmiers âgés de 3 ans, feuille de rang 10, lignée non précisée). BOLLE-JONES (1968) a dosé l'accumulation de sucres solubles dans le limbe foliaire de palmiers de 12 ans (feuille de rang 20), il en a déduit une photosynthèse maximale comprise entre 6.9 et 10.4 μmol m^{-2} s^{-1} qui est probablement sous-estimée de par la méthode utilisée (la migration des assimilats et l'accumulation des glucides insolubles ne sont pas pris en compte).

2 - Variations avec l'âge du palmier

Un ensemble de mesures a été effectué sur des palmiers âgés de 6 mois, 4 ans et 11 ans respectivement sur les feuilles de rang 3, 9 et 6. Les résultats sont présentés dans le tableau VII. La forte erreur relative sur les mesures aux faibles éclairements combinée avec le petit nombre de mesures ne permettent pas de comparer utilement les différences d'efficience photosynthétique et de respiration à l'obscurité pour les palmiers n'ayant pas le même âge. La comparaison des moyennes de la photosynthèse maximale (A max) pour les trois classes d'âge montre qu'elles ne sont pas différentes pour les plantes de 6 mois et de 11 ans (t = 0.796, ddl = 4) mais qu'elles diffèrent toutes deux de la classe 4 ans (risque inférieur à 1%). L'interprétation de ce résultat présente quelques difficultés du fait que la différence d'âge entre les palmiers se superpose à une différence de conditions de croissance. Les plants de 6 mois et les arbres de 4 ans sont toujours bien alimentés en eau, les premiers du fait d'un arrosage régulier et les autres grâce à une hydromorphie peu profonde. Les arbres de 11 ans qui croissent sur le plateau sont eux soumis à un déficit hydrique lors de la saison sèche. On peut vouloir attribuer au

TABLEAU VIII : Assimilation nette maximale moyenne en µmol m^{-2} s^{-1} et rang foliaire. Le rang 1 correspond à la plus jeune feuille épanouie. Nombre de mesures entre parenthèses.

RANG FOLIAIRE	1	2	3	8 - 9	10 - 11	16	24
Palmiers de 6 mois VPD < 0.4 kPa	15.90 (2) + 0.45	16.69 (7) + 1.31	19.50 (3) + 0.78	-	-	-	-
Palmiers de 4 ans 1.2< VPD <1.8 kPa	20.78 (4) + 1.81	-	-	20.09 (21) + 2.41	-	18.66 (4) + 0.92	16.91 (3) + 0.81
Palmiers de 11 ans 1.2< VPD <1.8 kPa	-	-	20.62 (8) + 1.43	-	18.79 (17) + 1.74	18.21 (3) + 0.85	-

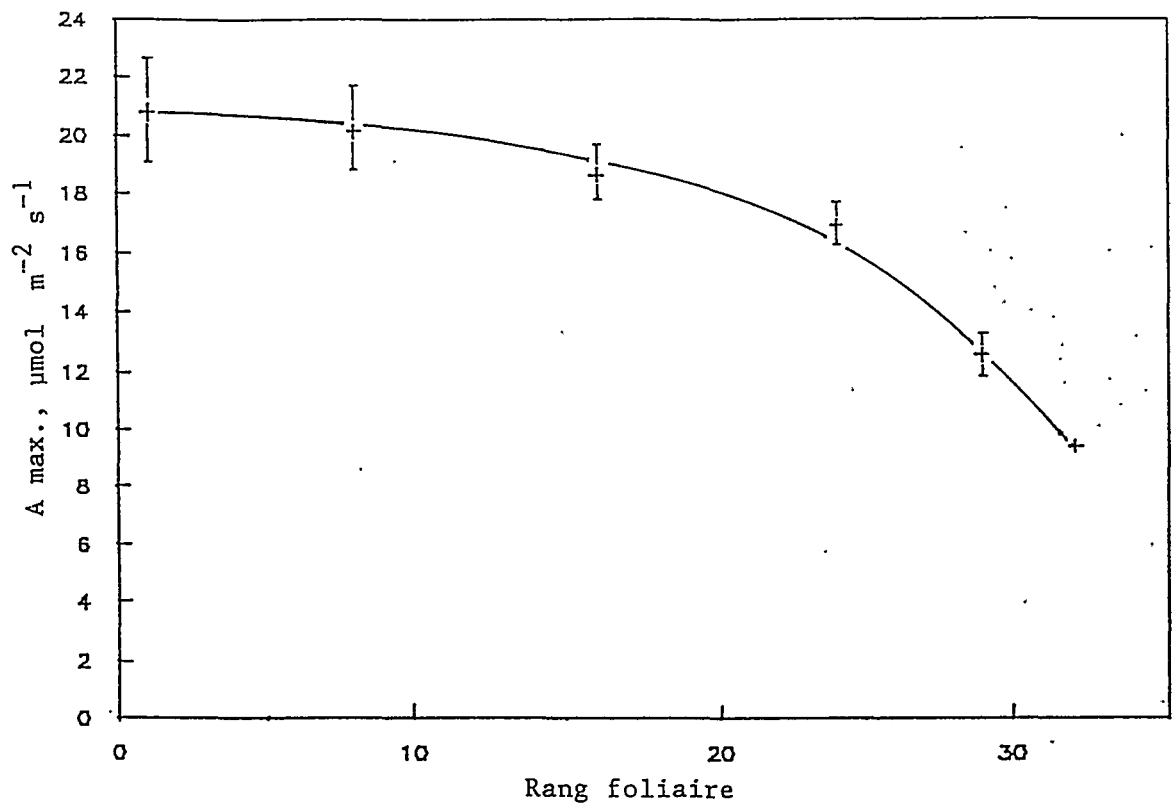


Fig. 7 : Variation de l'assimilation nette maximale (A max.) selon le rang foliaire pour un palmier âgé de 4 ans.
1 kPa ⩽ VPD ⩽ 1.8 kPa ; 31°C ⩽ T_f ⩽ 38°C ; g_s > 0.9 cm s^{-1} ;
PAR > 1.1 mmol $m^{-2}s^{-1}$

vieillissement la diminution de capacité photosynthétique des arbres de 11 ans. Cependant, si ces derniers sont considérés comme "adultes" du fait de leurs caractéristiques biométriques (de BERCHOUX et al., 1985), ils peuvent vivre plus de 100 ans et sont donc éloignés de la sénescence. D'autre part, il est possible que les déficits hydriques répétés induisent des modifications physiologiques susceptibles de réduire la capacité photosynthétique.

CORLEY et al. (1973) ont mesuré des photosynthèses maximales comprises entre 14.6 et 21.4 μmol m^{-2} s^{-1} sur des plants âgés de 1 an (feuille de rang 2) appartenant à plusieurs lignées. Ces valeurs sont comparables à nos propres résultats (tableau VIII) dans lesquels l'assimilation des plants de 6 mois (feuille de rang 2) est de 16.2 μmol $m^{-2}s^{-1}$. La forte variation trouvée par CORLEY selon les lignées ne permet pas de juger de l'effet du vieillissement sur l'assimilation photosynthétique entre les stades 6 mois et un an. HIRSCH (1975) a mesuré des photosynthèses de 7.6 μmol m^{-2} s^{-1} sur des plantes de 9 mois (feuille de rang 2, PAR maximum de 860 μmol m^{-2} s^{-1}, température comprise entre 26°C et 30°C) et ADJAHOSSOU (1977, 1983) a obtenu des valeurs d'assimilation nette de 1.4 à 3.5 μmol m^{-2} s^{-1} sur des plants âgés de 6 à 9 mois (PAR max de 650 μmol m^{-2} s^{-1}, température de 27°C). Il semble que les photosynthèses nettes mesurées sur la lignée témoin par ces deux derniers auteurs soient faibles et ce, même en prenant en compte les rayonnements non saturants utilisés. Ces faibles assimilations s'expliquent au vu des fortes résistances stomatiques présentées par les auteurs comme minimales (respectivement 400 et 570 s m^{-1}).

3 - Variations avec l'âge de la feuille

La figure 7 présente les variations de A max en fonction du rang foliaire pour un palmier âgé de 4 ans. L'évolution de A max avec le rang de la feuille dépend de l'âge du palmier (tableau VIII). Ainsi, chez les plantes sexuellement immatures (6 mois), la photosynthèse maximale croît avec l'âge (le rang) de la feuille alors que pour les palmiers de 4 ans qui produisent des régimes, la photosynthèse est maximale dès l'ouverture du limbe et décroit ensuite progressivement quand la palme vieillit.

Les feuilles des palmiers adultes peuvent vivre deux ans en moyenne et sont photosynthétiquement actives jusqu'à leur mort. CORLEY (1983b), sur des palmiers âgés de 10 ans, a trouvé que la photosynthèse maximale est relativement constante jusqu'aux feuilles de rang 20 puis décroît pour

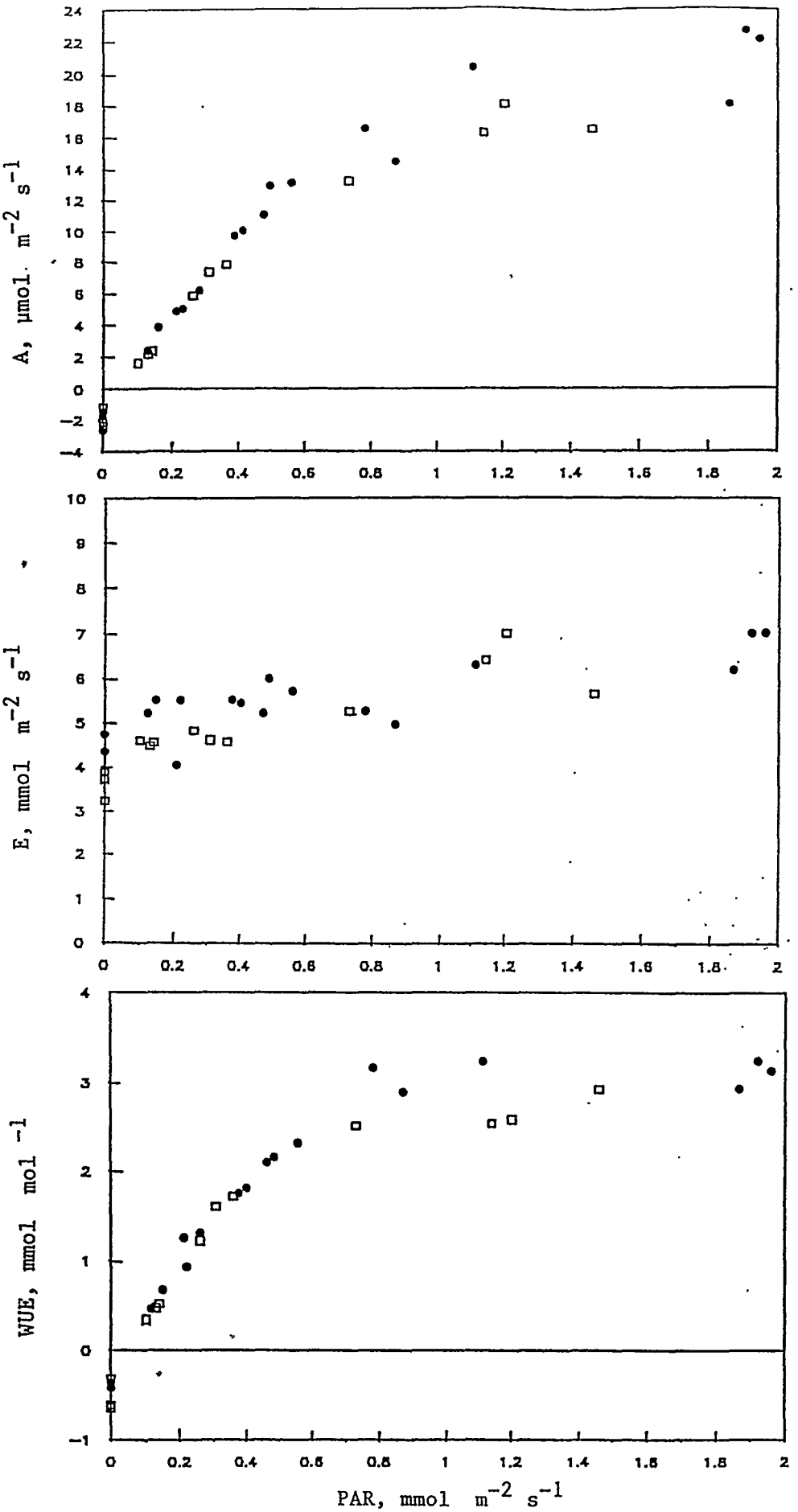


Fig. 8, 9 et 10 : Effet du rayonnement visible (PAR) sur l'assimilation nette (A), la transpiration (E) et l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) pour les feuilles de rang 1 (•) et 24 (□) de palmiers âgés de 4 ans.
1 kPa ⩽ VPD ⩽ 1.8 kPA ; 29°C ⩽ T_f ⩽ 34°C ; g_s > 0.9 cm s-1

atteindre 60% de sa valeur au rang 36. Ce résultat s'accorde assez bien avec nos propres mesures où la chute de la capacité photosynthétique s'accentue quand les feuilles atteignent leur première année (rang 20 à 24). Ce phénomène est à mettre en relation avec la diminution de la conductance stomatique maximale ($g_s max$) qui intervient à cet âge. SQUIRE (1985) trouve des valeurs de $g_s max$ de 1 cm s^{-1} jusqu'au rang 20, de 0.5 cm s^{-1} du rang 21 à 30 et de 0.3 cm s^{-1} pour les rangs supérieurs à 30. Ceci corrobore nos résultats concernant les conductances stomatiques maximales des feuilles de rang supérieur à 24 qui sont presque toujours inférieures à 0.9 cm s^{-1}. D'après ZIMMERMAN (1983) il existe chez de nombreuses espèces de la famille des *Palmae* un mécanisme d'embolie des vaisseaux au niveau des feuilles qui protège le système circulatoire du stipe (tronc) ce dernier devant fonctionner sans renouvellement jusqu'à la mort de la plante. On aurait donc une embolie progressive des vaisseaux au niveau des pétioles foliaires qui entraîne une dégradation de la circulation hydrique au fur et à mesure du vieillissement de la palme ce qui pourrait expliquer au moins en partie la diminution de la conductance stomatique constatée chez le palmier à huile quand la feuille vieillit. Selon SPERRY (1986), qui ont travaillé sur le palmier raphia, les longues périodes sèches favorisent le phénomène d'embolie des vaisseaux foliaires.

2 - Principaux facteurs qui influencent les échanges gazeux foliaires

Le rayonnement visible (PAR) sature la photosynthèse nette vers 1000 μmol m^{-2} s^{-1}. Les mesures réalisées la même journée et sur un même arbre montrent une très faible dispersion des points pour un rang de feuilles donné (fig. 8). En dehors du cycle journalier l'influence du rayonnement sur le fonctionnement stomatique n'est décelable que lorsqu'on s'approche du point de compensation lumineuse . Ceci explique que la transpiration soit forte même pour de faibles rayonnements toutes choses égales par ailleurs (fig. 9). L'efficience d'utilisation de l'eau (WUE = A/E) croît linéairement avec le rayonnement et atteint un plateau à partir de 800 μmol m^{-2} s^{-1} (fig. 10). Le WUE maximum dépend de l'âge de la feuille (rang) essentiellement du fait des variations de photosynthèse car la transpiration varie peu avec l'âge pour une ouverture stomatique donnée.

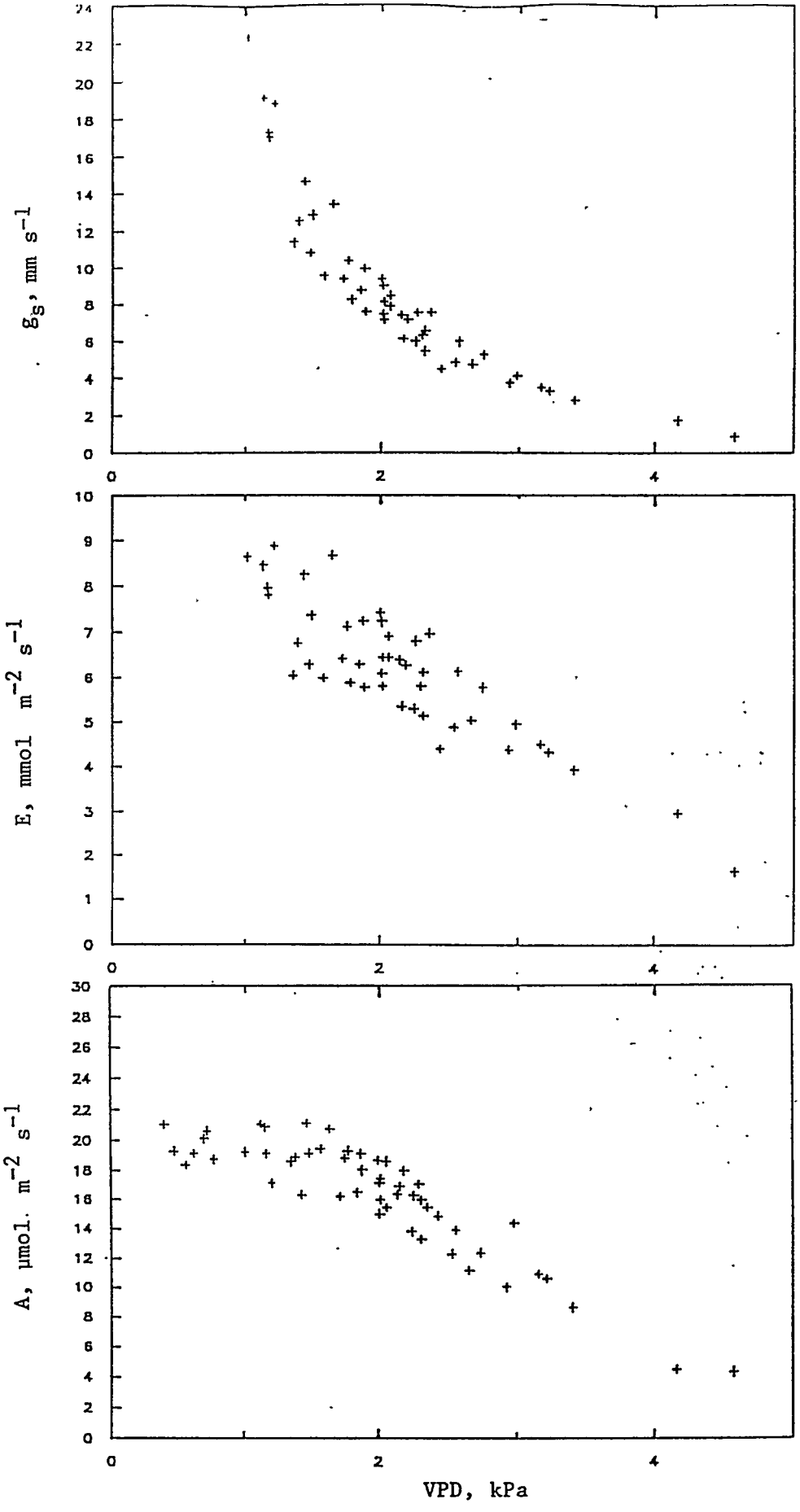
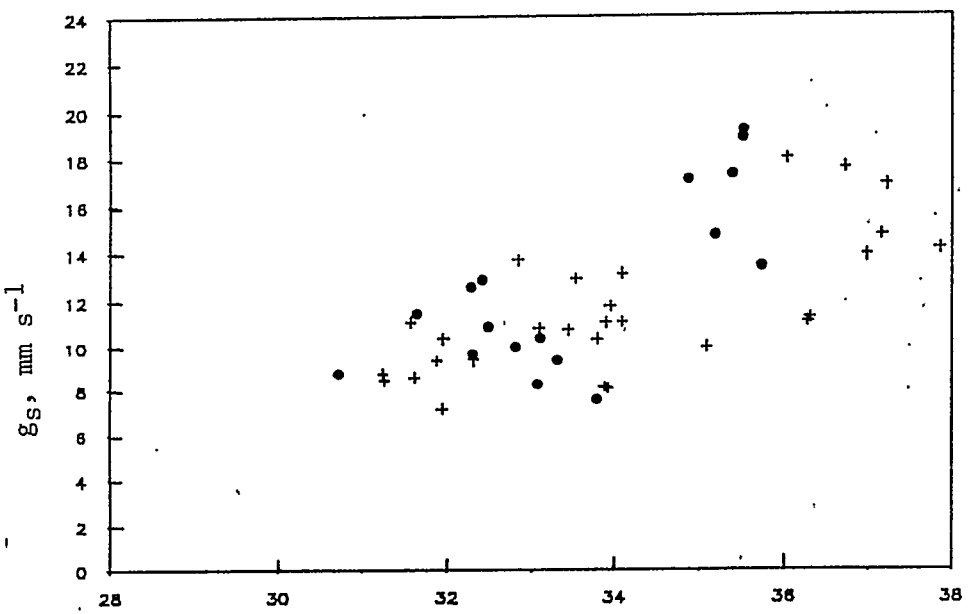
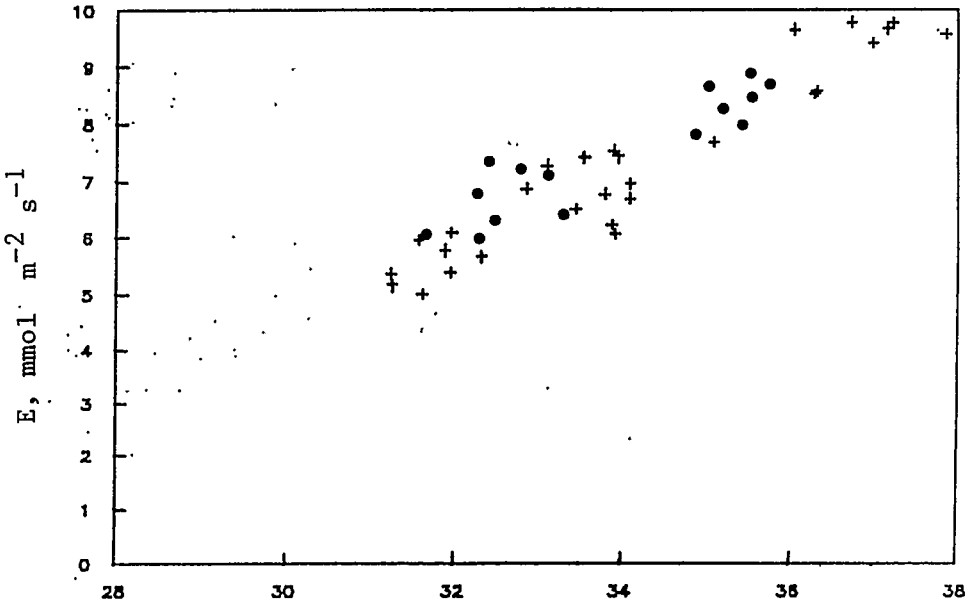


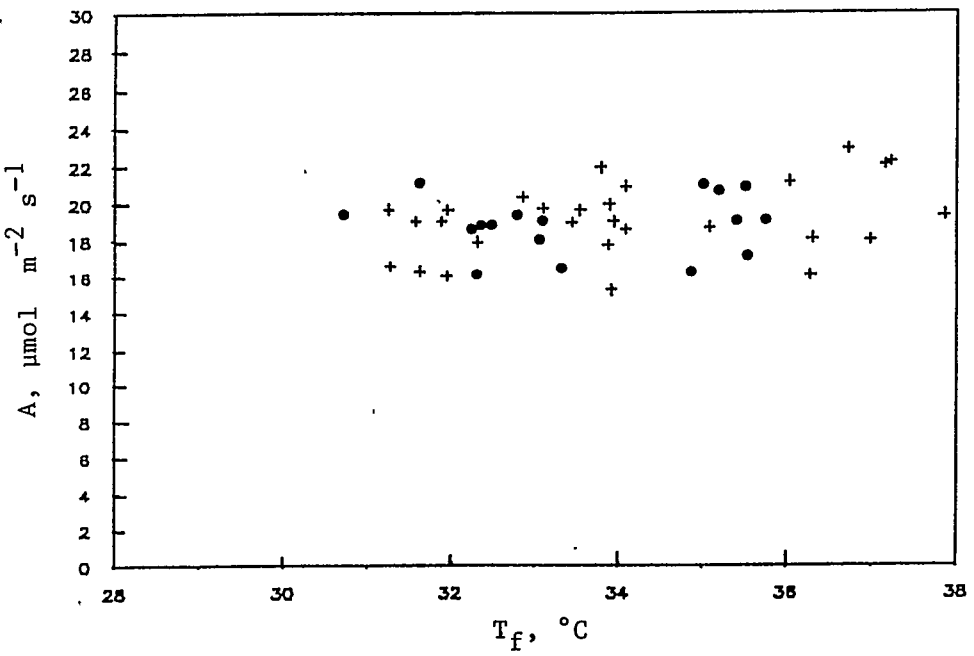
Fig. 11, 12 et 13 : Effet du déficit de saturation en humidité de l'air (VPD) sur la conductance stomatique (g_s), la transpiration (E) et l'assimilation nette (A) mesurées sur les feuilles de rang 11 de palmiers âgés de 10 ans.
PAR > 1.1 mmol m^{-2} s^{-1} ; $31°C \leqslant T_f \leqslant 36°C$

L'accroissement du déficit de pression en vapeur d'eau (VPD) provoque une fermeture stomatique qui est rapide au départ puis diminue pour les VPD supérieurs à 2 kPa (fig. 11). Chez le palmier à huile la transpiration diminue linéairement quand le VPD passe de 1 à 5 kPa (fig. 12) ce qui n'est pas le cas de la plupart des autres espèces chez lesquelles la transpiration a tendance à croître avec le VPD dans un premier temps, puis elle passe par un maximum avant de diminuer quand l'effet de la fermeture des stomates dépasse l'augmentation de la demande évaporative. On peut citer de nombreux exemples comme le noisetier et le tabac (E max pour un VPD respectif de 2 et 2.5 kPa) étudiés par FARQUHAR et al. (1980a); le manioc, le maïs et *Andropogon* (E max pour un VPD respectif de 2, 3 et 3.5 kPa) étudiés par EL-SHARKAWY et al. (1984b, 1985) ou encore le pin sylvestre (E max pour un VPD de 1.5 kPa) d'après JARVIS et MORISON (1981). Cependant on peut comparer le comportement du palmier à huile à celui du pommier étudié par WARRIT et al. (1980) qui ont montré que la transpiration passe par un maximum entre 0.5 et 1 kPa puis diminue rapidement. Chez le palmier à huile la fermeture des stomates pour des VPD faibles est suffisamment importante pour réduire la transpiration et ce malgré l'accroissement de la demande évaporative. Cette espèce est donc particulièrement sensible à l'humidité ambiante.

La photosynthèse nette apparaît comme faiblement sensible au VPD jusqu'à 1,7 kPA, seuil qui correspond à des conductances stomatiques d'environ 0.9 cm s^{-1}. Une fois ce palier franchi, A diminue fortement avec l'accroissement en VPD (fig. 13) et ce en liaison avec la fermeture stomatique, les conditions d'alimentation hydrique restant bonnes au niveau du sol. L'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) passe donc par un maximum quand le VPD est égal à 1,7 kPa ce qui indique d'après FARQUHAR, SCHULZE et KÜPPERS (1980) un rapport de sensibilité (dA/dE) aux variations de conductance globale non constant. Ce rapport non constant est contraire à l'hypothèse du "comportement stomatique optimal" émise par COWAN et FARQUHAR (1977) selon laquelle la conductance stomatique peut varier avec les conditions du milieu de telle façon que le rapport dA/dE reste constant. Des expériences réalisées sur le tabac et le noisetier (FARQUHAR SCHULZE et KÜPPERS, 1980) d'une part, le niébé (HALL et SCHULZE, 1980) d'autre part, confirment l'hypothèse alors que d'autres travaux sur le manioc (EL-SHARKAWY et al., 1984) montrent un comportement différent.







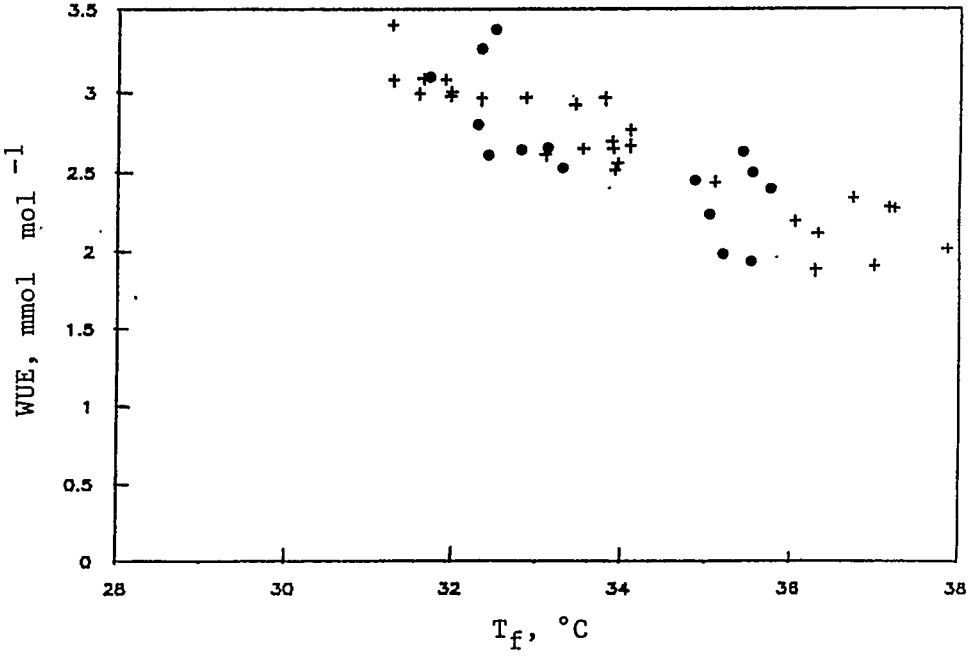


Fig. 14, 15, 16 et 17 : Influence de la température foliaire (T_f) sur la conductance stomatique (g_s), la transpiration (E), l'assimilation nette (A) et l'efficience d'utilisation de l'eau (WUE) observées sur des feuilles de rang 6 et 11. Palmiers de 4 ans (+), palmiers de 10 ans (•).
1 kPa ⩽ VPD ⩽ 1.8 kPa ; PAR > 1.1 mmol m^{-2} s^{-1}.

L'accroissement de la température foliaire de 28°C à 38°C semble favoriser l'ouverture stomatique (fig. 14). Ce comportement est classique d'après HALL et al., (1976) et LOSCH et al., (1981) bien que la courbe puisse présenter un optimum pour certaines espèces (JARVIS et al., 1981). La transpiration s'accroît linéairement avec la température entre 31°C et 38°C (fig.15) ce qui s'explique par l'augmentation de la conductance stomatique avec la température . Contrairement à HONG et CORLEY (1976), nous n'avons pas trouvé de limitation de l'assimilation nette chez le palmier à huile à partir de 35°C. La photosynthèse nette apparaît comme constante entre 30°C et 38°C ce qui démontre une bonne adaptation aux fortes températures pour cette plante tropicale en C_3 (fig. 16). Du fait de la constance de la photosynthèse et de l'augmentation de la transpiration, l'efficience d'utilisation de l'eau décroît linéairement avec la température (fig. 17).

L'accumulation de matière sèche dans les folioles d'un palmier de 4 ans a été mesurée parallèlement à l'assimilation nette (A) au cours d'une journée très ensoleillée (8,5 heures d'insolation mesurées à l'héliographe de Campbell, et 19.2 MJ m^{-2} au pyranomètre de Bellani). Le rayonnement est resté saturant (PAR supérieur à 1100 μmol $m^{-2}s^{-1}$) pour la photosynthèse de 9h à 16h. On a régulièrement prélevé à l'emporte-pièce dix échantillons sur cinq folioles centrales d'une même palme (rang 8 ou 9). La perte en eau du limbe foliaire au cours de la journée est inférieure à 6% ce qui confirme la bonne alimentation hydrique (nappe phréatique à 60 cm de profondeur). Les mesures de photosynthèse ont été réalisées avant chaque prélèvement sur les mêmes folioles que ces derniers. La résistance stomatique et le VPD n'ont jamais été limitants au cours de ces mesures.

Les résultats présentés dans le tableau IX montrent que la photosynthèse nette à rayonnement saturant (A max) décroît faiblement au cours de la journée mais de façon non significative (F = 1,31 ; ddl = 3,15). Le poids sec du limbe foliaire augmente de 30% au cours de la journée soit de 20 g m^{-2} en 5h 45. Durant le même temps, la photosynthèse moyenne est de 23.49 μmol $m^{-2}s^{-1}$ ce qui correspond à 14.6 g m^{-2} de poids sec. Ainsi, l'assimilation et l'accroissement de poids sec sont comparables ce qui entraine que le transfert d'assimilats est très faible durant la journée. BOLLES-JONES (1968) a montré que la synthèse de sucres solubles dans les folioles de palmier à huile peut accroître de plus de 5% la masse sèche du limbe au cours d'une journée. Dans notre cas, il faudrait donc

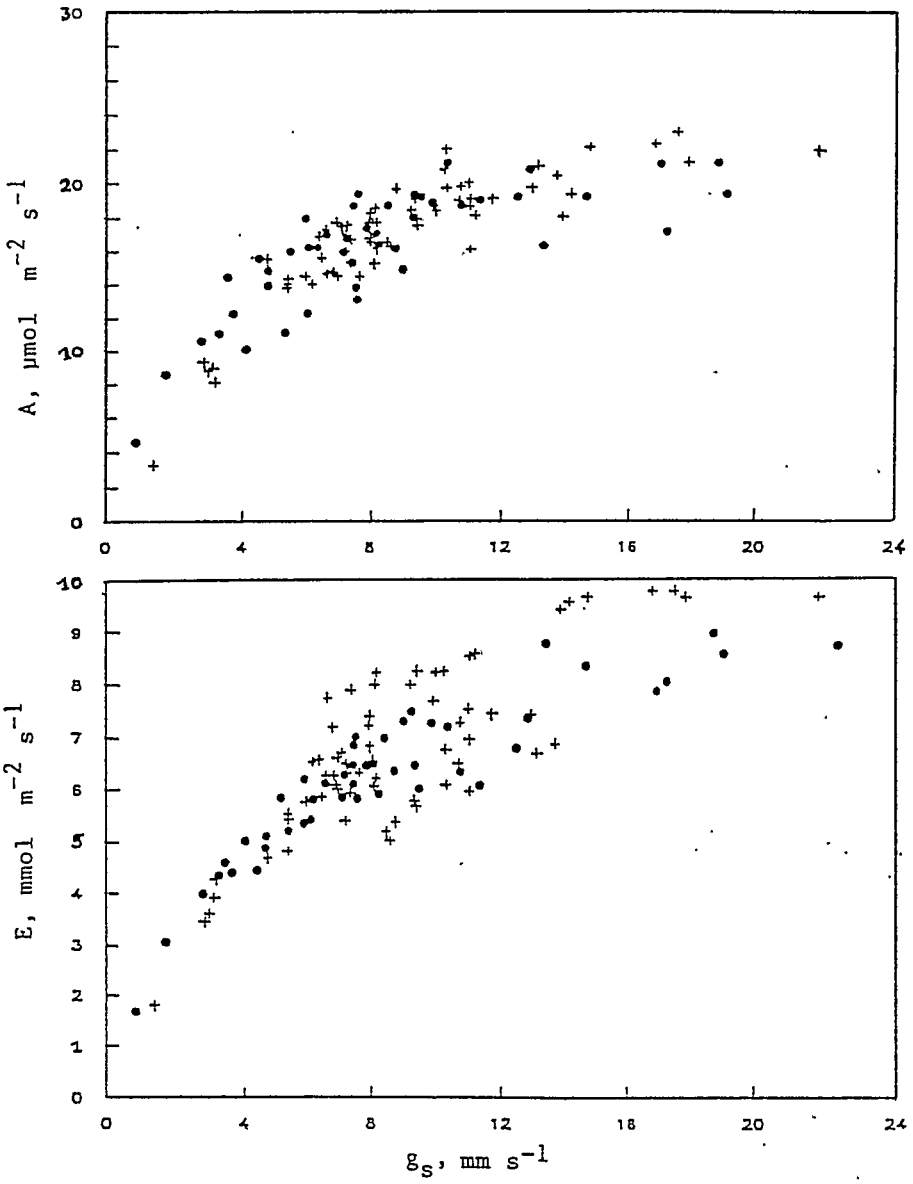


Fig. 18 et 19 : Influence de la conductance stomatique (g_s) sur l'assimilation nette (A) et la transpiration (E) observées sur des feuilles rang 6 et 11 de palmiers bien alimentés en eau. Palmiers de 4 ans ( ) et de 10 ans ( ).
PAR 1.1 mmol m^{-2} s^{-1}.

TABLEAU IX : Variations au cours de la journée des poids secs de limbe foliaire et de l'assimilation nette maximale (A). Les mesures ont été réalisées le 11/11/87 sur les feuilles de rang 8 et 9 d'un palmier de 5 ans. Nombre de mesures entre parenthèses.

HEURE	POIDS SEC (g m^{-2})	A (µmol m^{-2} s^{-1})
7h30	83 ± 7 (10)	—
9h30	88 ± 3 (10)	25.27 (3)
11h05	96 ± 13 (10)	23.94 (5)
13h10	98 ± 16 (10)	23.54 (4)
15h15	108 ± 13 (10)	21.52 (3)
16h40	102 ± 6 (10)	—

attribuer le fort accroissement de poids sec à une accumulation de glucides insolubles tel que l'amidon. Les résultats concernant l'influence de l'accumulation de glucides sur la photosynthèse de la feuille sont contreversés. Pour une même espèce comme le soja, certains auteurs trouvent une corrélation négative (UPMEYER et al., 1973 ; NAFZIGER et al., 1976) et d'autres ne trouvent aucune corrélation (MAUNEY et al., 1979).

En conclusion, nous pouvons dire que :

* <u>en ce qui concerne l'Assimilation</u> :

- A max est peu variable entre des individus de même âge au sein d'une même lignée.
- A max décroît lentement avec le rang foliaire puis plus rapidement pour les rangs supérieurs à 20.
- nous n'avons pas montré une influence nette de l'âge des palmiers sur l'activité photosynthétique.
- la température foliaire est sans effet sur l'assimilation maximale entre 30°C et 38°C. Cette bonne adaptation aux températures élevées est assez fréquente chez les plantes tropicales de type C3 comme le palmier. Il reste à étudier l'influence des températures inférieures à 30°C.
- quand le déficit hydrique de l'air (VPD) excède 1.7 kPa, il exerce une action dépressive sur l'assimilation foliaire par l'intermédiaire des stomates, et ce, en conditions d'alimentation hydrique non limitantes.
- l'efficience photosynthétique (rendement quantique) est moyenne. De façon générale ce paramètre est peu variable
- l'assimilation nette maximale est forte et place le palmier parmi les meilleures plantes en C3.

* <u>en ce qui concerne la Conductance stomatique</u> :

- la conductance stomatique maximale décroît chez les feuilles de rang supérieur à 20 ce qui accroît les effets dépressifs de l'âge sur l'assimilation.
- elle s'accroît avec la température foliaire entre 30°C et 38°C.

- très sensible au déficit hydrique de l'air (VPD), la conductance stomatique provoque par contre coup une baisse de la transpiration d'environ 20% sans affecter l'assimilation quand le VPD n'excède pas 1.7 kPa.

- la conductance stomatique maximale est élevée mais comparable à celle de nombreuses espèces arborées tropicales.

Dans les conditions de Basse Côte d'Ivoire, où notre étude a été réalisée, les températures maximales de l'air sont inférieures à 30°C du mois de juin au mois d'octobre inclus et le maximum absolu enregistré est de 36°C sous abri (données recueillies sur 15 ans). Aussi, seules les températures inférieures à 30°C sont susceptibles d'influer sur l'assimilation nette. Ces faibles températures apparaissent généralement au cours de périodes ou l'alimentation hydrique du sol est peu ou pas limitante et le rayonnement faible (juillet à septembre).

Le déficit hydrique de l'air (VPD) enregistré à 12 heures a dépassé le seuil de 1.7 kPa pendant 60 journées et celui de 2 kPa pendant 26 journées au cours de l'année 1986. De plus, le VPD s'est maintenu au dessus de 1.7 kPa jusqu'à 17 heures durant 20 journées. Ces déficits hydriques de l'air en provoquant la fermeture des stomates limitent l'assimilation au milieu de la journée et parfois jusqu'au soir. Il est assez difficile de quantifier leur action dépressive sur l'assimilation, cependant, en 1986, elle doit être inférieure à 10%. D'autre part, l'effet de la sécheresse de l'air se superpose aux fortes périodes de déficit hydrique du sol ce qui limite sa portée.

L'accroissement du VPD au delà de 1 kPa réduit la conductance stomatique et abaisse fortement la transpiration lorsque la demande évaporative de l'atmosphère est maximale. Cette baisse de transpiration peut avoir lieu sans affecter l'assimilation si le VPD reste inférieur à 1.7 kPa. Ces conditions sont remplies pendant 6 mois de l'année (octobre, novembre, décembre et avril, mai, juin) à La Mé ainsi qu'un tiers du temps de janvier à mars. On constate donc que ce phénomène revêt une grande importance en début de saison sèche (novembre, décembre) ou il permet d'économiser l'eau sans diminuer la production de matière sèche. Cette aptitude bien marquée chez le palmier peut s'avérer défavorable si le VPD est élevé (au delà de 1.7

kPa) et l'alimentation hydrique toujours bonne. Ce cas de figure est peu probable mais peut se produire sur des parcelles irriguées en climat relativement sec.

C H A P I T R E III BILAN HYDRIQUE, EVAPOTRANSPIRATION ET TRANSPIRATION D'UNE PALMERAIE

I - INTRODUCTION

Il peut sembler incongru de vouloir étudier la consommation en eau d'une espèce originaire de la zone guinéenne dont le développement actuel se limite aux tropiques humides. En réalité, on a pu démontrer l'influence néfaste de l'irrégularité des précipitations sur le bon fonctionnement du palmier à huile, phénomène particulièrement développé en Afrique de l'Ouest. L'intensité et la durée de la saison sèche sont susceptibles d'induire une baisse sensible du rendement en huile (cas de la Côte d'Ivoire) mais elles peuvent aussi entraîner une mortalité importante comme au Benin (MAILLARD, DANIEL et OCHS, 1974 ; HOUSSOU, 1985 ; DANIEL, 1986).

Par ailleurs, les grandes cultures industrielles (palmier à huile, hévéa, cocotier, etc), villageoises (caféier, cacaoyer, etc) ainsi que les cultures vivrières tendent à supplanter la forêt ombrophile originelle en Afrique de l'Ouest. L'impact climatique de ces bouleversements n'est qu'imparfaitement connu et l'étude précise du fonctionnement hydrique de ces différents systèmes agronomiques devrait permettre une meilleure connaissance des bilans hydriques régionaux.

Dans cette étude, nous avons cherché à obtenir les paramètres classiques du bilan hydrique que sont les précipitations au sommet du couvert et au sol et la réserve en eau du sol. De surcroît, afin de mieux comprendre le fonctionnement du végétal, nous avons entrepris des mesures physiologiques (résistance stomatique r_s et potentiel hydrique foliaire Ψ_f) et physionomiques (LAI, phénologie). Le suivi à un rythme hebdomadaire de ces paramètres et plus particulièrement la comparaison des profils hydriques avec la résistance stomatique doit permettre d'appréhender le fonctionnement de la plante.

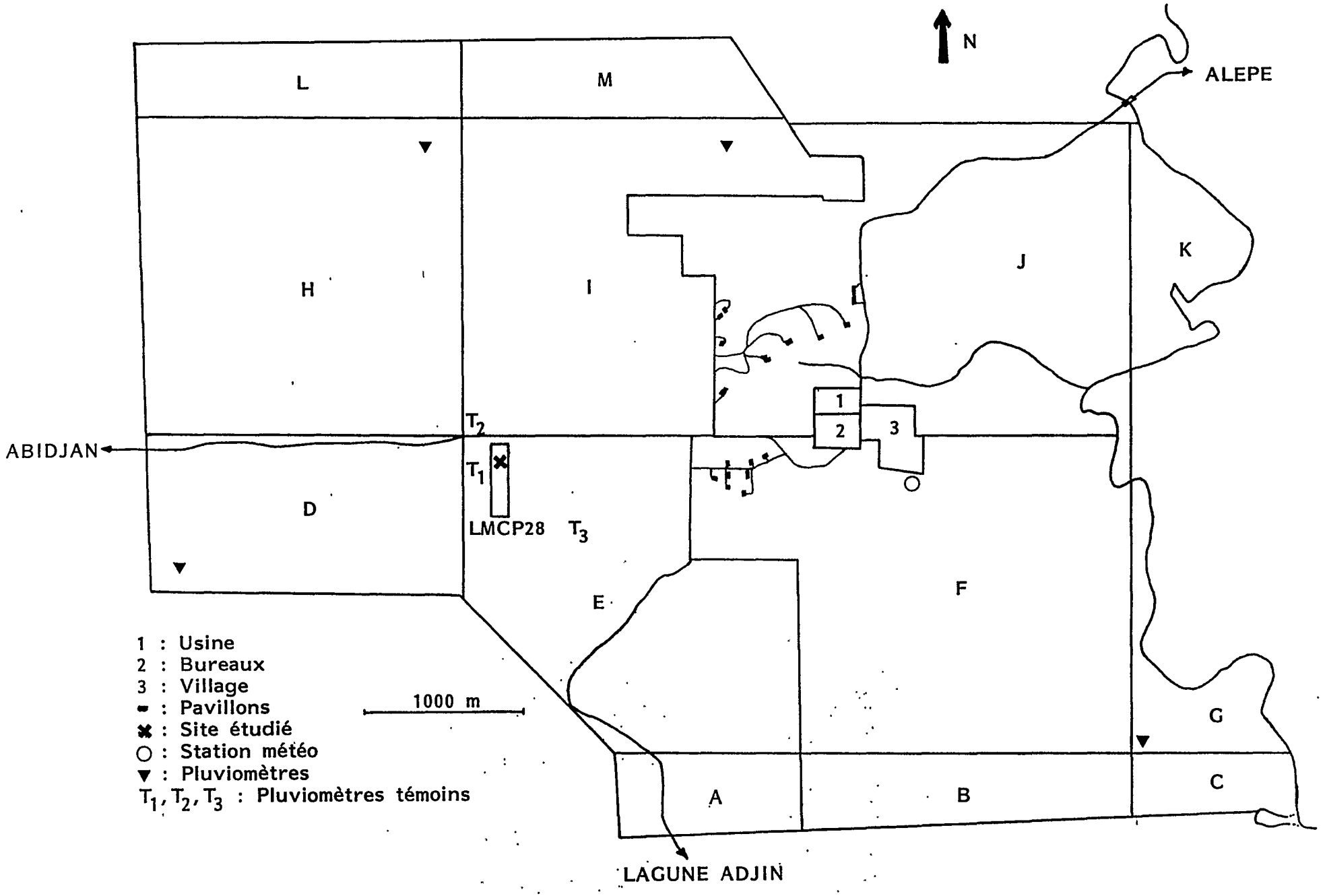


Fig. 20 : Plantations et Station de La Mé

II - LE MILIEU D'ETUDE

1 - Le site

La parcelle étudiée (E70, Essai LMCP28) est incluse dans les 1000 hectares de la plantation (fig.20). Les palmiers replantés en 1973, après abattage de l'ancienne plantation font partie de la lignée témoin (L2T x D10D).

Les pratiques culturales qui réduisent la circulation (engins et hommes) à un interligne sur deux génèrent une hétérogénéité au niveau du sol (différence de compaction) et du couvert végétal bas. On peut ainsi distinguer les interlignes libres des interlignes andainés. Ces derniers résultent de l'accumulation des végétaux abattus lors de la coupe de la forêt primitive. Sur notre parcelle, les andains ont pratiquement disparus et la topographie générale est plane. Celle-ci est traitée en expérience de fumure (Essai LMCP28), le bloc 12 sur lequel nous avons choisi de mettre en place notre dispositif comprend 16 arbres utiles plantés à 9 mètres les uns des autres en triangle.

La végétation spontanée du sous étage peut se subdiviser en une strate arbustive peu développée dont la croissance est limitée par les rabattages d'entretien et une strate herbacée comprenant une sous-strate haute à base d'espèces pérennes où le genre *Thaumatococcus* est bien représenté et une sous-strate basse dont la partie aérienne disparaît en saison sèche (cryptopytes et thérophytes). De plus, le stipe des palmiers est couvert de fougères épiphytes (*Nephrolepis sp.*) qui se développent dans les poches formées par les bases pétiolaires où s'accumulent de nombreux débris végétaux.

2 - Le sol

Il s'agit d'un sol ferrallitique fortement désaturé et formé sur des sédiments sablo-argileux de l'ère tertiaire que l'on nomme communément "sables tertiaires". Le profil de ce sol profond est simple et généralement sans discontinuité marquée (OLIVIN et OCHS, 1978).

TABLEAU X : Caractéristiques physiques du sol. Echantillons provenant de la fosse située dans l'interligne libre. Valeurs exprimées en % de la matière sèche.

H cm	PF 4.2	PF 3.0	PF 2.5	ARGILE	LIMONS FINS	LIMONS GROS.	SABLES FINS	SABLES GROS.
0- 20	3.7	4.7	5.7	7.4	3.7	1.9	19.9	67.1
20- 40	3.9	5.0	6.1	9.7	2.4	1.6	19.8	66.4
40- 60	4.8	6.1	7.1	12.3	2.2	1.7	20.1	63.7
60- 80	7.3	8.2	9.4	18.4	2.2	1.8	16.5	61.2
80-100	6.5	7.6	9.5	17.7	2.4	2.0	15.8	62.0
100-130	7.0	8.8	10.2	18.1	2.5	2.0	17.5	59.8
130-160	6.3	8.1	9.2	17.0	2.5	1.1	18.7	60.7
160-210	7.5	9.0	10.5	20.5	2.8	1.7	21.8	53.2
210-260	10.0	12.0	12.6	25.6	2.5	1.6	16.7	53.6
260-310	12.4	15.0	16.6	33.5	2.2	2.0	15.1	47.2
310-360	10.8	12.9	14.6	29.6	2.2	1.1	19.0	48.2
360-410	11.0	13.0	14.4	29.8	2.5	1.7	17.0	49.0
410-460	11.3	13.3	14.5	29.8	2.1	1.7	18.0	48.3
460-510	12.2	14.1	16.1	34.9	1.5	1.7	16.1	45.8

TABLEAU XI : Caractéristiques physiques du sol. Echantillons séparés, selon leur provenance, en 3 lots. Chaque lot est composé de 4 tubes. Valeurs exprimées en % de la matière sèche.

H cm	LIGNE				INTERLIGNE ANDAINE				INTERLIGNE LIBRE			
	PF 4.2	A	L	S	PF 4.2	A	L	S	PF 4.2	A	L	S
0- 20	3.2	4.9	2.1	92.9	3.0	5.0	3.2	91.9	3.3	5.6	2.6	91.8
20- 40	3.5	8.0	2.2	89.8	3.6	6.5	2.6	90.9	3.8	6.8	2.0	91.1
40- 60	4.0	9.9	1.5	88.6	4.2	10.1	1.7	88.1	3.9	9.0	1.7	89.2
60-100	6.3	15.7	2.3	82.0	6.4	17.8	2.3	79.9	6.3	16.6	3.0	80.4
100-160	6.6	19.6	2.2	78.1	6.8	18.5	1.9	79.5	7.1	21.4	1.9	76.6
160-260	7.6	19.6	3.3	77.1	8.4	18.8	2.6	78.6	7.7	21.2	2.1	76.7

Deux séries d'analyses ont été effectuées au laboratoire du C.I.R.A.D à Montpellier. La première a porté sur les échantillons de sol provenant de la fosse, la seconde sur les échantilons de sol extraits lors de la mise en place des tubes d'accès. Cette dernière analyse a été subdivisée en 3 lots en fonction de la répartition des tubes : 4 sur la ligne de plantation, 4 dans l'interligne andainé et 4 dans l'interligne libre. L'ensemble des résultats est présenté dans les tableaux X et XI et l'annexe 2.

La teneur en limon varie peu avec la profondeur et ne dépasse pas 5%. La teneur en argile s'accroît avec la profondeur et elle s'accompagne d'une diminution des sables.

Le PF4.2 (point de flétrissement permanent) et la teneur en argile des différents horizons sont corrélés positivement ($r^2 = 0.97$, ddl = 30).

L'observation des profils granulométriques et des PF4.2 permet de distinguer deux discontinuités; une première bien localisée à 60 cm de profondeur et une seconde plus diffuse entre 160 et 210 cm.

L'ensemble des profils de PF et de granulométrie est bien homogène, on observe peu de différence avec la localisation spatiale (tab. XI). Les analyses chimiques ne montrent pas, elles non plus, de différence avec la provenance de l'échantillon (annexes 2 à 4), on peut noter en particulier la constance du pH quel que soit la provenance et la profondeur ($4.4 < pH < 4.95$). Ceci confirme la faible variabilité rencontrée habituellement dans ce type de sol.

3 - Le climat

1 - Mouvement général des masses d'air en Afrique de l'Ouest

Les ceintures anticycloniques subtropicales (centres de hautes pressions) sont à l'origine de vents au sol : les alizés austral et boréal qui soufflent en direction des zones équatoriales (centres de basses pressions). L'alizé austral se charge d'humidité au dessus de l'océan alors que l'alizé boréal reste sec en traversant le nord du continent africain. La zone de contact entre ces deux masses d'air aux propriétés différentes est appelée Zone de Confluence Intertropicale (Z.C.I.T.) ou Front Intertropical (F.I.T.). L'ascension généralisée de l'air au contact des deux masses entraîne un refroidissement de ce dernier ce qui provoque la

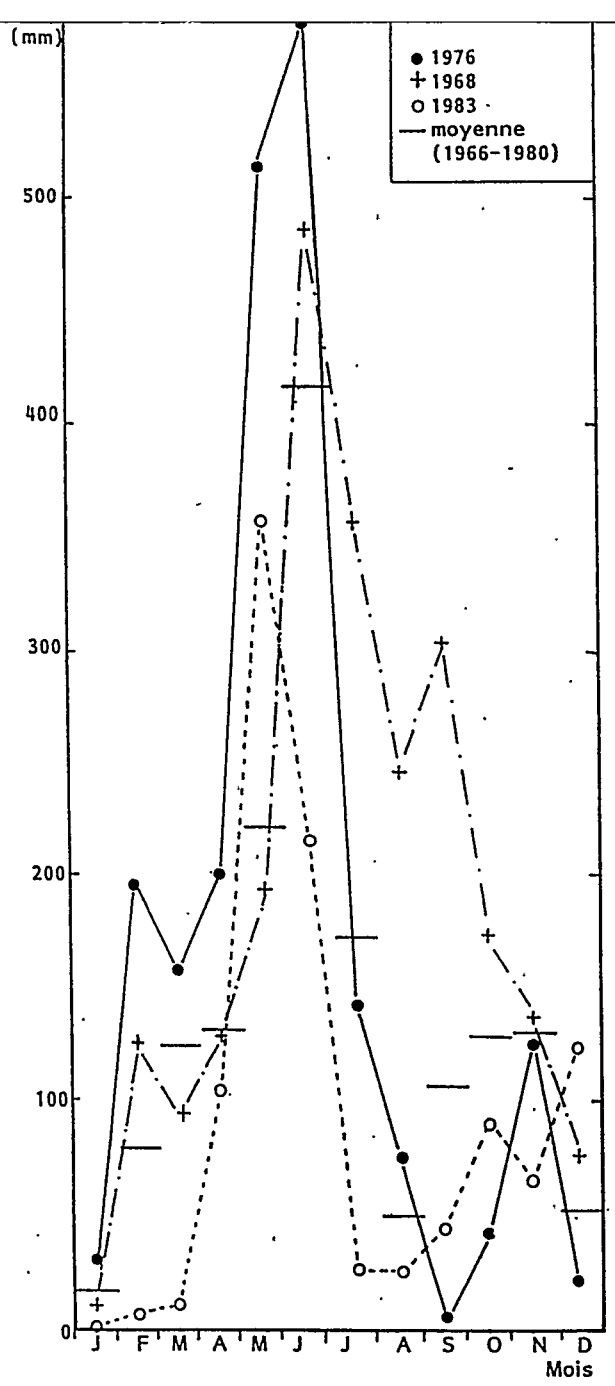


Fig. 21 : Répartition et importance des pluies mensuelles selon les années.

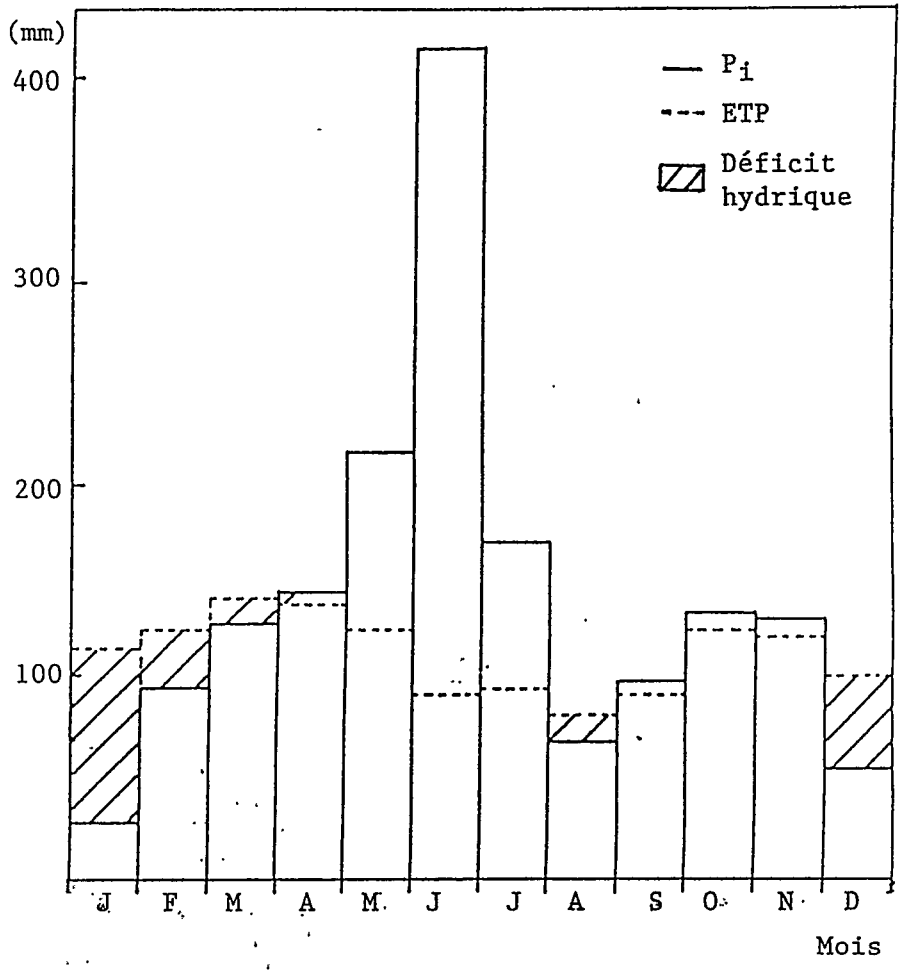


Fig. 22 : Moyenne sur 10 années (1968-1977) de la hauteur d'eau mensuelle (P_i) mesurée à La Mé et de l'évapotranspiration potentielle mensuelle (ETP) mesurée à Adiopodoumé sur gazon.

formation d'importantes masses nuageuses qui elles-mêmes donnent lieu à des pluies abondantes.

Les changements de déclinaison du soleil au cours de l'année modifient les bilans radiatifs avec pour conséquence principale un déplacement latitudinal du F.I.T.. La zone pluvieuse se déplace donc du sud au nord entre janvier et juillet, puis effectue un mouvement inverse et plus rapide entre août et décembre.

Pour plus de détails concernant ces phénomènes on pourra se reporter aux travaux de LEROUX (1981) et MONTENY (1987).

2 - Climat en Basse Côte d'Ivoire

De par sa position géographique, la Côte d'Ivoire se situe dans la zone de basses pressions équatoriales. Ainsi, notre station d'étude voit passer deux fois par an le Front Intertropical ce qui détermine l'existence de 4 saisons: une grande saison des pluies (mi-avril à mi-juillet), une petite saison sèche jusqu'à fin août quand le F.I.T. est plus au nord, une petite saison des pluies lors de son retour (septembre à novembre) puis une grande saison sèche de décembre à mi-avril quand le F.I.T. est plus au sud sur l'océan.

En réalité, le régime des pluies est très variable d'une année à l'autre, ainsi, les différentes saisons peuvent subir des décalages dans le temps, mais surtout le volume mensuel des précipitations est très aléatoire (fig. 21).

D'autre part, le climat est caractérisé par un fort ennuagement associé à l'importante quantité de vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère. L'existence de ces deux phénomènes détermine la faible amplitude thermique journalière ainsi qu'un rayonnement global au sol peu élevé en regard du fort rayonnement au sommet de l'atmosphère.

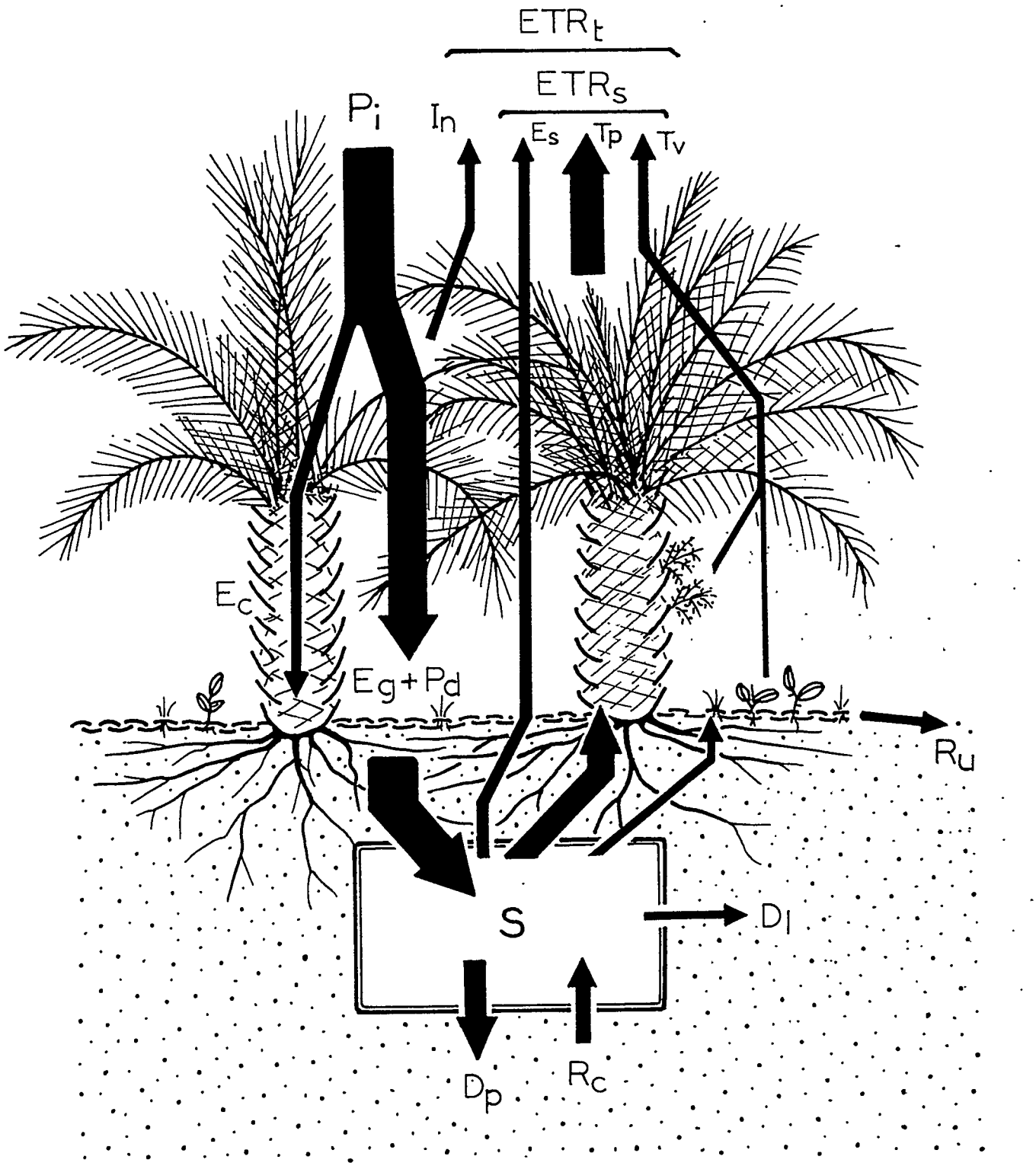


Fig. 23 : Principaux flux hydriques dans "l'agrosystème" palmeraie.

III - MATERIEL ET METHODES

1 - Bilan hydrique

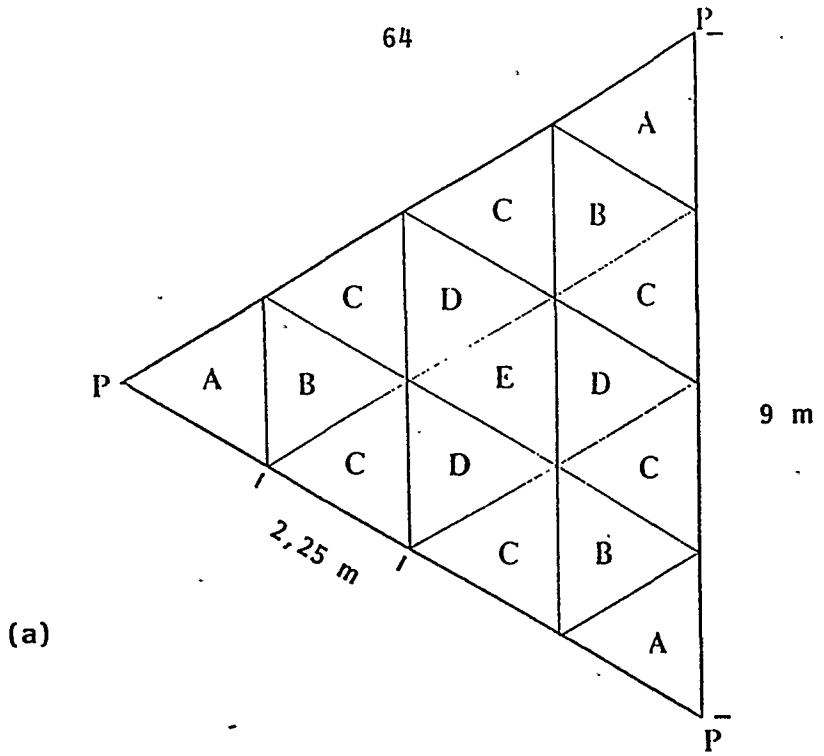
Les principaux paramètres considérés sont représentés sur le schéma de la figure 23, ils sont définis comme suit :

P_i : précipitations journalières incidentes
E_g : égouttement
P_d : précipitations arrivant directement au sol
P_s : précipitations journalières sous couvert, $P_s = E_g + P_d$
E_c : écoulement le long des stipes
I_n : interception nette (représente la fraction des précipitations interceptée par les différents éléments architecturaux du couvert et réévaporée sans arriver au sol) = ETR_c
S : stock d'eau dans le sol
D_p : drainage profond
D_l : drainage latéral
R_u : ruissellement
R_c : remontées capillaires
T_p : transpiration des palmiers
T_v : transpiration de la végétation spontanée
E_s : évaporation du sol
ETR_s : évapotranspiration au sol = $T_p + T_v + E_s$
ETR_t : évapotranspiration totale = $ETR_s + I_n$

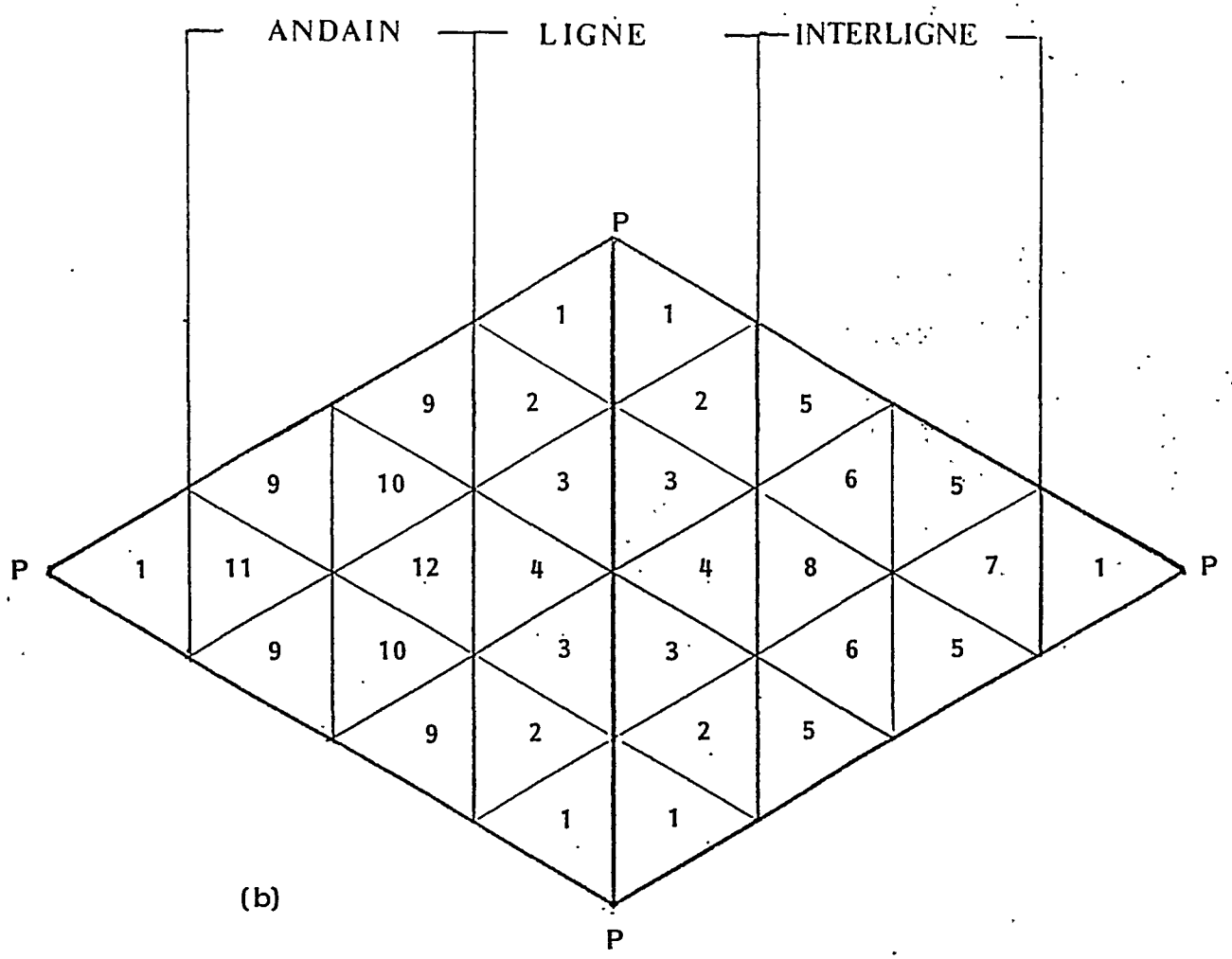
1 - Termes mesurés directement

1 - Précipitations journalières incidentes (P_i)

Elles sont mesurées d'une part, au sommet du couvert végétal au moyen d'un pluviomètre placé à l'extrémité d'un mât de 15 m au centre de la parcelle et d'autre part, au niveau du sol au moyen de 3 groupes de 4 pluviomètres disposé chacun dans des zones dégagées à proximité de la parcelle (moins de 400 m) (fig. 20)..

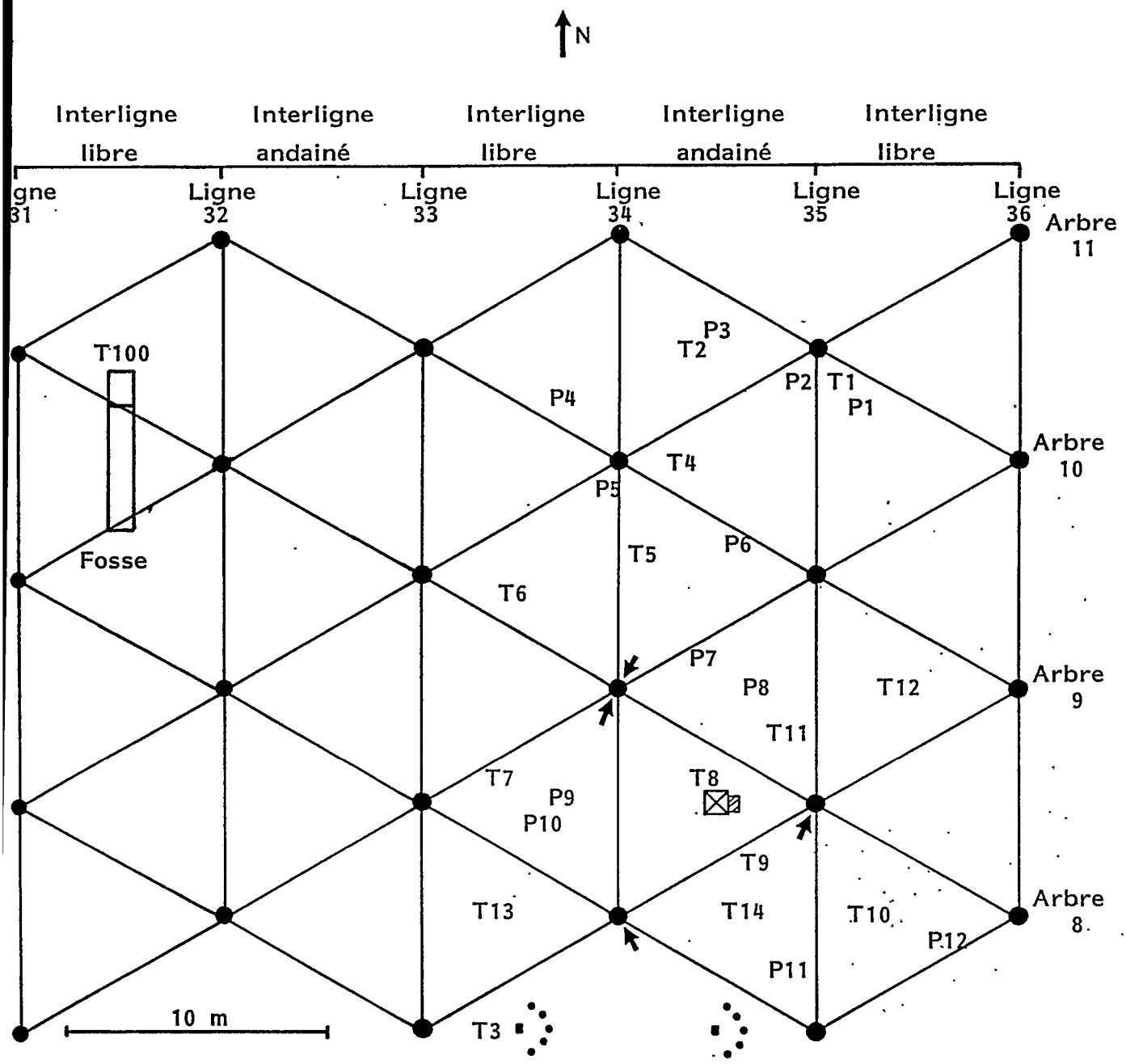


(a)



(b)

Fig. 24 (a) et (b) : Symétrie au sein de la palmeraie. Définition des sous-triangles élémentaires (c = 2,25 m) qui ont permis la mise en place des pluviomètres (a) et des tubes (b).

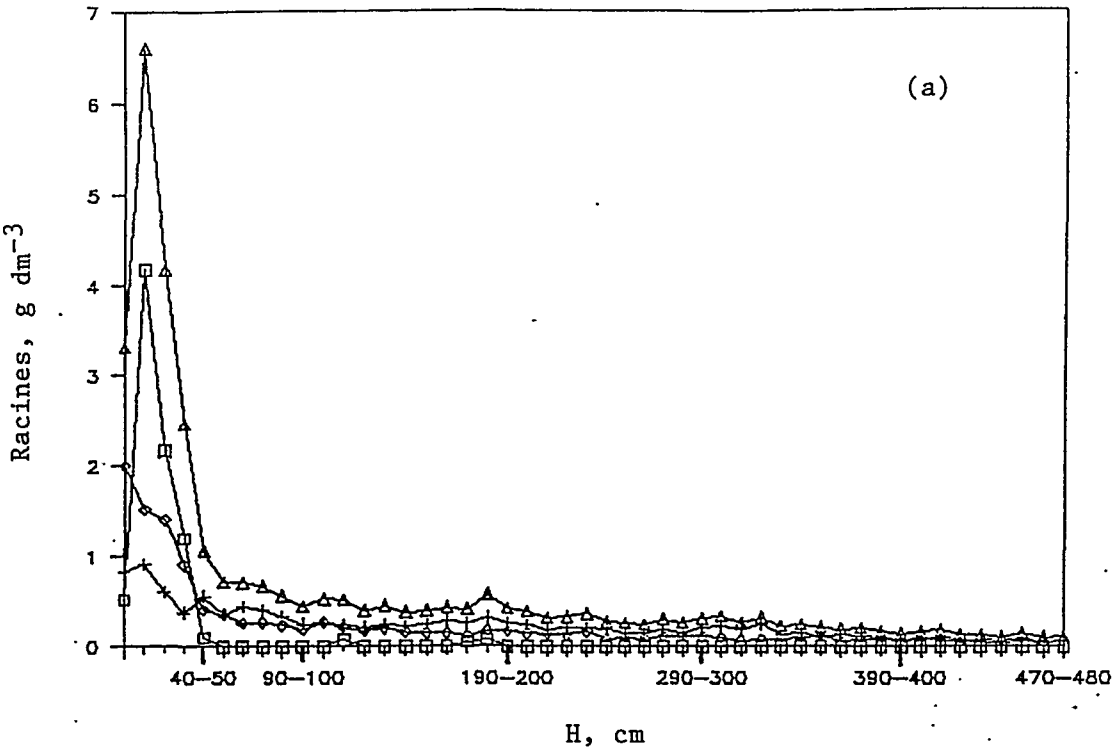


● Palmier
⊠ Mât
▨ Système électrique
➶ Capteurs thermiques
⁘ Tensiomètres

T1 à T12 : Tubes aluminium, 225 cm (courts)
T13, T14 : Tubes aluminium, 515 cm (longs)

P1 à P12 : Groupes de 4 pluviomètres

Fig. 25 : Dispositif expérimental du bilan hydrique. Parcelle E70, essai LMCP28.



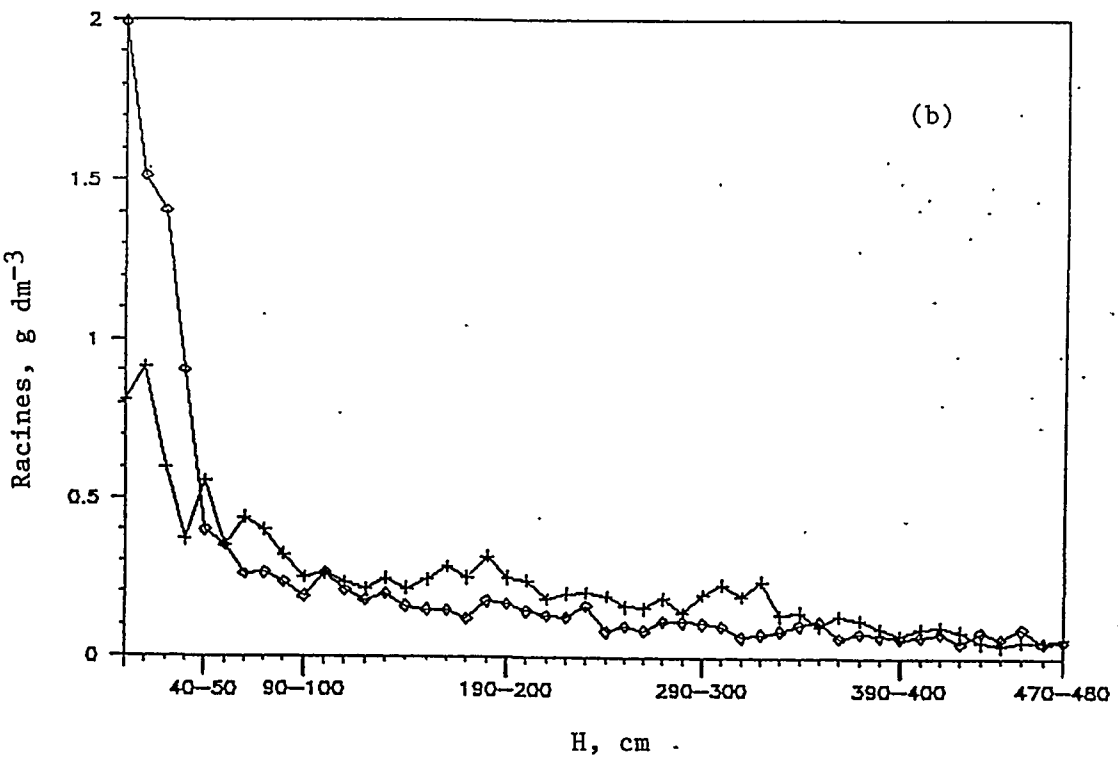


Fig. 27a, 27b : Profils racinaires mesurés sur la fosse.

□ : racines primaires, + : racines secondaires
◇ : racines tertaires et quaternaires,
△ : racines totales

2 - Précipitations journalières sous-couvert (P_s)

Elles sont mesurées au moyen de 12 groupes de 4 pluviomètres répartis au sol en respectant la symétrie de la plantation (fig. 24 et 25).

3 - Humidité volumique (θ) et densité apparente du sol (d_a)

Le suivi de l'humidité volumique du sol nécessite la connaissance du profil de densité apparente. Pour réaliser ces mesures, nous avons utilisé conjointement un humidimètre neutronique et un densitomètre gammamétrique, modèle Solo 40 (Nardeux S.A.).

a - Dispositif expérimental

Le dispositif initial se compose de 12 tubes d'accès en aluminium, enfoncés verticalement à 230 cm dans le sol. Cette profondeur nous a semblé suffisante au départ, la plupart des auteurs s'accordant sur un enracinement profond de 150 cm chez le palmier à huile (PURVIS, 1956 ; RUER, 1969), les profils hydriques se déssèchant jusqu'à 2 mètres (OCHS et al., 1965 ; OCHS, 1977 ; OLIVIN et al., 1978). La répartition des tubes sur la parcelle (fig. 25) prend en compte la symétrie de plantation et l'asymétrie liée aux pratiques culturales : 6 tubes sont disposés dans l'interligne libre (circulation) et 6 autres dans l'interligne andainé.

En complément de ce dispositif expérimental, deux batteries de tensiomètres ont été installées (fig. 25). Les bougies poreuses s'étagent de 35 cm à 260 cm, ceci afin de déterminer le potentiel hydrique du sol (Ψ_s) aux différentes profondeurs, l'existence et le sens des flux verticaux ainsi que leur importance.

Ultérieurement à la mise en place de ce dispositif, nous avons pu constater, lors du creusement de la fosse, la présence de racines absorbantes (tertiaires et quaternaires) ou non (secondaires) jusqu'à près de 5 mètres de profondeur (fig. 27). Par conséquent, nous avons renforcé le dispositif initial au moyen de deux grands tubes d'accès enfoncés de 530 cm.

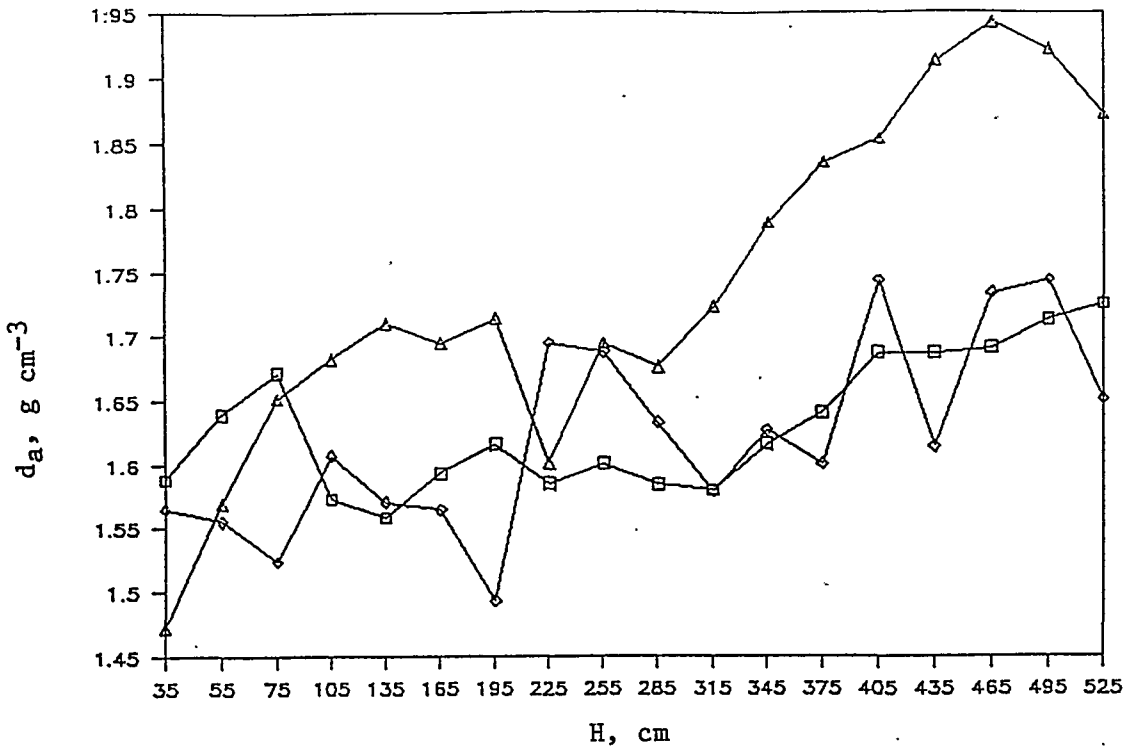


Fig. 26 : Profils de densité apparente mesurés sur la fosse et le tube 100. Comparaison des 3 méthodes.

(□) Anneaux fosse (◇) Membrane fosse (△) Nardeux T100 (Laboratoire)

TABLEAU XII : Comparaison entre les étalonnages in situ de type gravimétrique et l'étalonnage au laboratoire de type "COUCHAT-Cadarache".

$\theta = a\ CN + b$

H cm	ETALONNAGE Cadarache Interligne Andainé		ETALONNAGE Cadarache Interligne Libre		ETALONNAGE IN SITU TUBE N°100			ETALONNAGE IN SITU Moyenne de 6 tubes Interligne libre		
	a	b	a	b	a	b	r^2	a	b	r^2
0- 20	0.067	-3.39	0.067	-2.89						
20- 40	0.069	-3.77	0.068	-2.47						
40- 60	0.067	-3.58	0.068	-3.22						
60-100	0.070	-4.66	0.067	-8.31				0.053	0.33	0.79 ddl = 996
100-160	0.071	-5.15	0.069	-7.55	0.053	1.29	0.96 ddl = 47			
160-260	0.072	-5.14	0.070	-7.81						
260-520										

Les mesures d'humidité volumique sont réalisées sur l'ensemble des tubes d'accès tous les 10 cm de 15 à 225 cm ou 515 cm. Les mesures de potentiel hydrique du sol sont effectuées chaque matin.

b - Etalonnage

Différentes méthodes sont décrites et discutées dans la littérature (HAUSER, 1984 ; POSS, 1984 ; CHANAZYK et al., 1986 ; LASCANO et al., 1986 ; WILSON et al., 1986 ; WILSON, 1988).

Les profils de densité obtenus au moyen des étalonnages de laboratoire (décrits dans l'annexe 3) montrent des valeurs élevées largement supérieures à ce que l'on rencontre habituellement dans ce type de sol (QUENCEZ, communication personnelle).

Aussi, avons nous entrepris la réalisation d'un profil sur une fosse profonde de 6 m (fig. 25) par la méthode des anneaux (ou cylindres) ainsi qu'avec un densitomètre à membrane. A proximité immédiate, nous avons mis en place un tube d'accès de 6 m (T100) sur lequel nous avons mesuré un profil de densité au moyen de la sonde gammamétrique. La comparaison des profils de densité obtenus par les 3 méthodes (fig. 26) montre une nette différence entre le profil "Solo 40" et les profils "cylindres et membrane".

Parallèlement, nous avons choisi de réaliser un étalonnage *in situ* de l'humidimètre par des mesures gravimétriques. Deux séries d'échantillons ont été prélevés à la tarière à proximité de l'ensemble des tubes de notre dispositif. Chacune des séries a donné lieu à la réalisation de 4 profils d'humidité pondérale par tube, la première a été réalisée en saison sèche et la seconde en saison des pluies. Les humidités pondérales obtenues au pas de 10 cm ont été mises en relation avec les comptages neutrons correspondants. La pente de la relation ne variant pas avec la profondeur, nous avons réalisé une régression générale en excluant toutefois l'horizon de surface (15 cm) qui diverge. Ces résultats et ceux obtenus par la méthode "COUCHAT-CEA" sont présentés dans le tableau XII.

On constate que la pente de la régression obtenue sur le tube 100 (T100) à proximité de la fosse est identique à celle des 6 tubes courts répartis dans la parcelle. En revanche, la pente "COUCHAT-CEA" diffère sensiblement de ces dernières. Un calcul simple montre que la variation de stock calculée par l'étalonnage au laboratoire est supérieure d'au moins 20% à celle calculée par l'étalonnage *in situ*. Cet écart peut trouver son

origine dans les abaques utilisés pour l'étalonnage laboratoire et qui ont été obtenus sur des sols de climat tempéré. En effet sur ces sols, les deux étalonnages ne diffèrent généralement que par leur ordonnée à l'origine, les pentes restant sensiblement les mêmes (PONTAILLER et al., 1988). On peut aussi suspecter des éléments tels que le fer et différents hydroxydes d'aluminium susceptibles de perturber l'étalonnage au laboratoire (COUCHAT, 1974).

Le grand nombre de mesures gravimétriques réalisées (environ 2000), la bonne couverture de toute la gamme d'humidité du sol, l'homogénéité des résultats obtenus (pentes) et la dispersion acceptable des points pour les fortes humidités nous ont convaincu d'utiliser l'étalonnage *in situ* de l'humidimètre neutronique pour la réalisation de nos calculs.

Interligne libre : $\theta = 0.053\ CN + 0.33$ $r^2 = 0.79$ ddl = 996
Interligne andainé : $\theta = 0.052\ CN + 0.58$ $r^2 = 0.71$ ddl = 925

L'utilisation de ce dernier en lieu et place de l'étalonnage de laboratoire (Annexe 3) permet de calculer un nouveau profil de densité à l'aide du comptage gammamètrique. On n'obtient aucune amélioration nette du profil, aussi afin de vérifier l'étalonnage constructeur du gammadensitomètre (Annexe 3), nous avons mis en regard le profil de densité apparente mesurée avec les cylindres et les comptages gamma (CG) correspondants du tube 100. La relation obtenue est la suivante :

(6) $CG = -\ 787.40\ (d_a + 1.11\ \theta) + 1866.14$ $r^2 = 0.80$ ddl = 48

L'introduction du logarithme n'apporte que peu d'amélioration :

$Ln\ (CG) = -\ 2.01\ (\ d_a + 1.11\ \theta\ ) + 9.74$ $r^2 = 0.82$ ddl = 48

Cette dernière relation diffère sensiblement de celle fournie par le constructeur :

$Ln\ (CG) = -\ 0.926\ (\ d_a + 1.11\ \theta\ ) + 7.75$

Une nouvelle fois nous avons choisi de faire confiance à notre étalonnage *in situ* sans pouvoir expliquer l'origine d'une telle différence (d'un facteur 2 sur la pente) entre les deux étalonnages. Nous utiliserons, donc, la relation (6) telle quelle, sans introduire le logarithme.

Pour plus de détails sur les problèmes méthodologiques rencontrés on peut se reporter au travail de REY (1988).

2 - Termes non mesurés

1 - Interception nette (I_n)

$$I_n = P_i - E_c - P_s \qquad (mm) \qquad (7)$$

Afin de calculer l'interception nette du couvert, il nous faut connaître l'écoulement (E_c) en plus des termes P_i et P_s qui sont mesurés. L'écoulement est particulièrement difficile à mesurer sur les palmiers dont les bases pétiolaires sont encore adhérentes au stipe. Pour des raisons de temps et de technique, nous n'avons pas mesuré ce terme, aussi nous le calculerons à partir de données bibliographiques.

2 - Evapotranspiration réelle du sol (ETR_s) et évapotranspiration totale (ETR_t).

$$P_i = I_n + ETR_s + \Delta S/\Delta t + (D_p + D_l) + R_u - R_c$$

La parcelle d'étude ne présente pas de pente mesurable, aussi, le ruissellement (R_u) sera-t-il négligé. De par la répartition spatiale des tubes sur la parcelle, le dispositif d'étude tient compte du drainage latéral (phénomène de compensation). Le drainage profond est négligeable au cours de la période sèche. En début de saison des pluies, on peut suivre jusqu'à 5 m le front d'humectation. En première approximation, on négligera les remontées capillaires (R_c) durant la saison sèche (la validité de cette hypothèse sera discutée plus loin).

Pendant les périodes sèches, on pourra calculer l'ETR_s à partir des précipitations incidentes et des variations de stock :

(8) $ETR_s = P_i - I_n - \Delta S/\Delta t$ (mm)

(9) $ETR_t = P_i - \Delta S/\Delta t$ (mm)

2 - Evapotranspiration et transpiration

1 - Mesures climatiques

1 - Station météorologique de La Mé

Elle se situe à 2100 m de notre parcelle d'étude et légèrement en contre-bas (fig. 20).

La station fonctionne conjointement à de nombreuses autres au sein d'un réseau intégré au niveau de la Côte d'Ivoire. Les appareils de mesure ont été installés et fonctionnent selon les normes en vigueur. Le détail des mesures réalisées est donné dans l'annexe 4.

2 - Mesures climatiques au dessus du couvert

Un mât constitué de 5 éléments de 3 m en fibre de verre et surmonté d'une plateforme en aluminium (80 x 70 cm) a été mis en place au centre de notre parcelle (fig. 25). En dehors du pluviomètre déjà cité, un anénomètre à coupelles (Précis mécanique) et un capteur de rayonnement visible (Quantum Sensor, DeltaT Devices) ont été disposés sur la plateforme. Sous cette dernière, on a placé un psychromètre ventilé (DeltaT Devices). Ces trois derniers instruments sont reliés électriquement à une centrale d'acquisition de données (CR21X, Campbell) placée dans un abri surélevé à proximité du mât de même que la batterie qui l'alimente. Le rayonnement visible (PAR) est mesuré toutes les 10 secondes, et la vitesse du vent en continu, les deux sont sommés sur une heure. Le déficit de saturation est mesuré à un pas de temps horaire.

Nous avons utilisé les étalonnages délivrés par les constructeurs pour l'anénomètre et le psychromètre. Le quantum-mètre a été étalonné au laboratoire à Orsay contre un pyranomètre de Kipp-Zonen, lui-même étalonné par la Météorologie Nationale.

Termes de l'équation de PENMAN (1948) : (10)

$F(u)$: fonction empirique de la vitesse moyenne du vent u ($m\ s^{-1}$)

$$F(u) = 0.26\ (1 + 0.54\ u)$$

Δ : dérivée de la fonction reliant la pression de vapeur saturante de l'air à la température de l'air ($mb\ °C^{-1}$)

γ : constante psychrométrique ($mb\ °C^{-1}$) prise comme égale à 0.66 pour le psychromètre ventilé et à 0.79 pour le psychromètre non ventilé

λ : chaleur latente de vaporisation de l'eau ($J\ g^{-1}$)

ρ : masse volumique de l'air ($g\ m^{-3}$)

Cp : chaleur spécifique de l'air ($J\ g^{-1}\ °C^{-1}$)

Rn : rayonnement net ($J\ m^{-2}\ j^{-1}$)

VPD : déficit de saturation en vapeur d'eau de l'air (mb)

r_b : résistance aérodynamique de l'air ($s\ m^{-1}$)

z_r : hauteur de mesure des paramètres climatiques (m)

3 - Calcul de l'évapotranspiration potentielle

La demande évaporative de l'atmosphère a été définie comme suit par PENMAN (1948) :

$$(10) \qquad ETP = [\ \Delta Rn + \rho Cp VPD(z_r)\ F(u)\ ] \ /\ \lambda\ (\Delta + \gamma) \qquad (mm\ j^{-1})$$

Cette équation est applicable au pas de temps d'une journée, soit à une surface d'eau libre, soit à la surface d'une feuille saturée en eau.

Afin de tenir compte des caractéristiques physiques du couvert végétal on a utilisé la formule de PENMAN (1948) modifiée :

$$(11) \qquad ETP = [\ \Delta Rn + \rho Cp VPD(z_r)/r_b\ ] \ /\ \lambda\ (\Delta + \gamma) \qquad (mm\ j^{-1})$$

Cette équation est applicable au pas de temps d'une journée à un couvert végétal dont les surfaces sont saturées en eau. Pour utiliser cette équation on doit mesurer ou calculer le rayonnement net (Rn) et la résistance de couche limite du couvert (r_b).

Dans les climats relativement humides, la part prépondérante de l'ETP provient du terme radiatif : $\Delta Rn \ /\ \lambda\ (\Delta + \gamma)$.

Le rayonnement net (Rn) s'écrit comme la somme des bilans de courtes longueurs d'onde et de grandes longueurs d'onde :

$$Rn = (1 - a)\ Rg + \epsilon\ (Ra - \sigma T_t^4)$$

Rg : rayonnement solaire incident ; Ra : rayonnement atmosphérique
σT_t^4 : rayonnement terrestre ; a : albedo de la surface
ϵ : émissivité de la surface

Dans notre étude nous avons choisi d'utiliser les formules simplifiées donnant le rayonnement net en fonction de Rg qui ont été validées par MONTENY (1987) en Côte d'Ivoire :

(12) Gazon (*Paspalum sp.*) : $Rn = 0.67\ Rg - 23$ ($W\ m^{-2}$)

(13) Palmier à huile : $Rn = 0.71\ Rg - 22$ ($W\ m^{-2}$)

La masse d'air au voisinage du couvert végétal, dite couche limite, possède des caractéristiques de température et d'humidité qui dépendent des échanges de masse et d'énergie entre le couvert et l'atmosphère. Les mouvements d'air dans cette couche sont toujours turbulents et si l'on suppose une surface végétale suffisamment étendue et homogène on peut considérer que les gradients et les flux y sont verticaux. Cette condition remplie, les différents échanges au niveau de cette interface pourront être décrits de façon satisfaisante au moyen de formules semi-empiriques (SAUGIER, 1970, 1974 ; THOM, 1972, 1975 ; PERRIER, 1976).

Le flux de vapeur d'eau entre le couvert végétal et l'atmosphère est proportionnel au gradient de concentration de vapeur d'eau entre ces deux entités et inversement proportionnel à une résistance (r_b). Cette dernière que l'on nomme résistance aérodynamique dépend du profil de vitesse du vent et de l'architecture du couvert qui gouverne sa rugosité.

(14) $$r_b = (\ln[(z_r - d)/z_0])^2 / k^2\ u(z_r) \quad (s\ m^{-1})$$ MONTEITH (1965)

$u(z_r)$: vitesse du vent à la hauteur z_r ($m\ s^{-1}$)
k : constante de von Karman (0.4, sans unité)
z_0 : longueur de rugosité du couvert (m)
d : hauteur de déplacement du plan zéro (m)

L'absence de mesures du profil moyen de vent nous a conduit à adopter les simplifications proposées par MONTEITH (1973) :

(15) $d = 0.63\ h$

(16) $z_0 = 0.10\ h$

La relation linéaire entre le déplacement du plan zéro (d) et la hauteur du couvert (h) a été établie sur des couverts allant de 0.2 à 20 mètres, d étant mesurée expérimentalement.

La longueur de rugosité z_0 est obtenue en extrapolant la régression linaire entre $\ln(z_r - d)$ et u jusqu'au point où la vitesse du vent s'annule. On a alors : $z_0 = z_r - d$

La demande évaporative de l'atmosphère au dessus d'un gazon (ETPgaz) a été calculée à l'aide des relations (11), (12) et (14), (15), (16), et des données météorologiques de la station de La Mé complétées par la vitesse du vent mesurée à la station ORSTOM d'Adiopodoumé. Cette dernière est située à une distance de 38 km dans un contexte climatique voisin de celui de La Mé.

La demande évaporative de l'atmosphère au dessus de la palmeraie (ETPpalm) a été calculée au moyen des données météorologiques obtenues au sommet du mât et des relations (11), (12) et (14), (15), (16)

La demande évaporative permet de caractériser d'un point de vue hydrique l'influence d'un climat donné sur un couvert donné. Sa connaissance revêt donc une grande importance quand on s'interesse au fonctionnement hydrique d'un couvert végétal.

2 - Conductance stomatique et potentiel hydrique foliaire

1 - Matériel et étalonnage

a - Conductance stomatique

* Description et fonctionnement

Nous avons utilisé successivement deux poromètres à diffusion de vapeur d'eau de la marque DeltaT Devices, les modèles Mark II et Mark III. Tous deux reposent sur le même principe de fonctionnement, ils ont été conçus selon la description de MONTEITH et BULL (1970). Une portion du limbe foliaire est enfermée dans une petite chambre, de l'air sec est envoyé dans la chambre au moyen d'une pompe et l'on mesure le temps nécessaire pour que la transpiration accroisse l'humidité d'une valeur déterminée. Ce temps dépend directement de la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau. L'appareil fonctionne automatiquement et plusieurs cycles

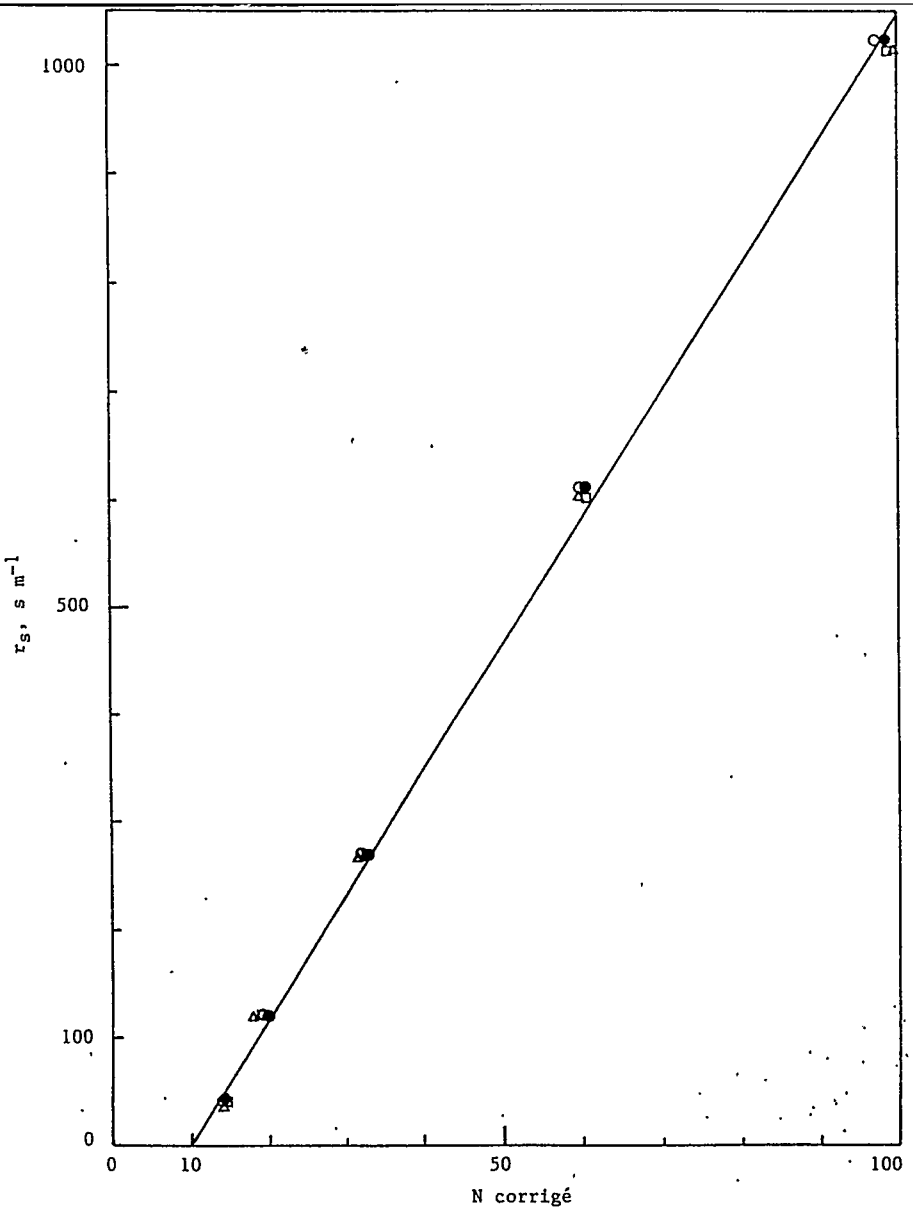


Fig. 28a : Exemple d'étalonnage du poromètre à diffusion. Le 23/1/88, t_f 31°C, 4 séries de mesures (•▵○□).

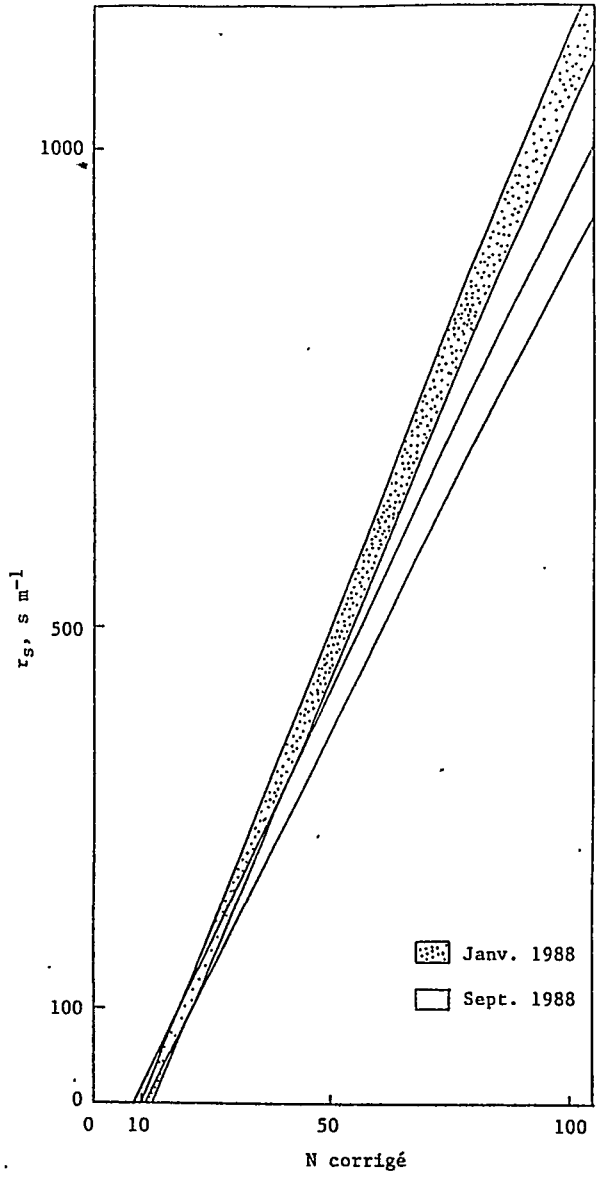


Fig. 28b : Comparaison des enveloppes des faisceaux de droites d'étalonnage obtenues pour des températures variant de 24°C à 34°C à 7 mois d'intervalle.

de déssèchement-réhydratation sont nécessaires pour obtenir une stabilisation de la mesure.

L'humidité relative est mesurée au moyen d'une capacité électrique et les températures de la feuille et de la chambre à l'aide de deux thermistances.

* Etalonnage

Les appareils ont été calibrés selon les recommandations de la notice technique. Pour ce faire on utilise une plaque en polypropylène percée de 6 rangées de trous et recouverte sur sa face inférieure d'un buvard humide. Pour chaque rangée le diamètre des perforations et leur nombre diffèrent de façon à créer des résistances différentes. Un exemple d'étalonnage réalisé en conditions naturelles est présenté sur la figure 28.

* Problèmes d'utilisation

En milieu naturel, les deux sources principales d'erreur sont le rayonnement et le vent. Le premier, en échauffant la pince, crée une différence de température avec la feuille. L'erreur sur la mesure provoquée par cette différence est de l'ordre de 10 % (MONTEITH et BULL, 1970 ; MEYER et al., 1985). Le second favorise les échanges d'air (fuites) entre la chambre et l'air ambiant et l'erreur commise s'accroît avec la différence d'humidité relative entre les deux milieux.

Le matériel utilisé permet de choisir une "humidité de travail" proche de l'humidité ambiante. D'autre part, conformément aux recommandations de la notice technique, une correction sur la mesure est effectuée en fonction de l'écart de températures feuille-chambre. Cependant, afin de minimiser cet écart, nous avons adjoint une protection thermique en polystyrène à la pince (KATERJI et OULID-AISSA, 1983).

b - Potentiel hydrique foliaire (Ψ_f) -

On peut le décrire comme la force avec laquelle l'eau est retenue dans les cellules du limbe. Parmi différentes techniques de mesures, nous avons choisi d'utiliser celle de la chambre à pression (SCHOLLANDER et al., 1965) pour sa facilité de mise en oeuvre et sa bonne adéquation aux conditions de terrain (RITCHIE et HINCKLEY, 1975).

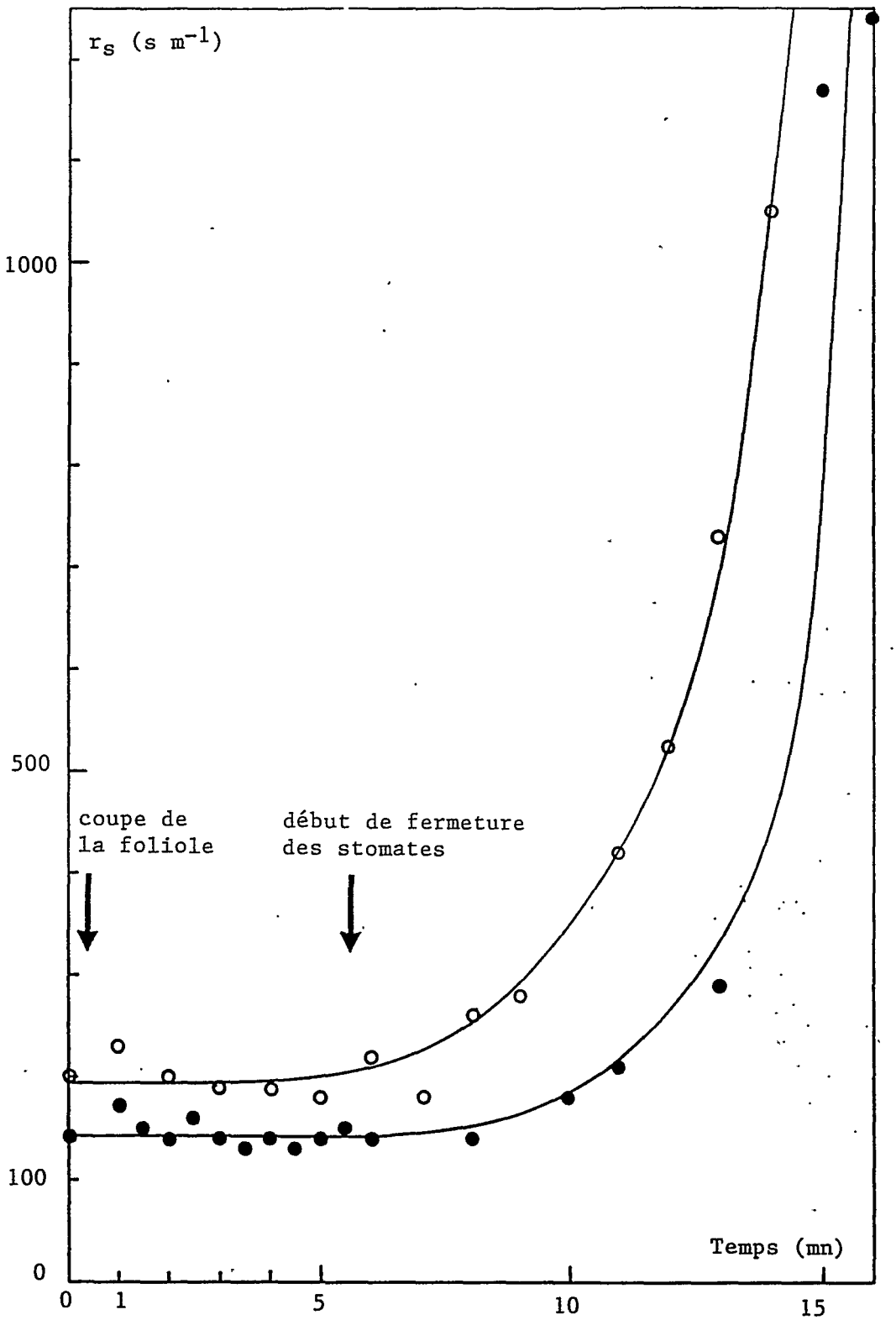


Fig. 29 : Réaction stomatique après la coupe de la foliole.

2 - Protocole de mesure

Le principal objectif de cette expérience était de suivre les variations de l'ouverture stomatique et du potentiel hydrique foliaire dans le couvert au cours de la journée. On sait que ces paramètres sont susceptibles de varier avec l'âge de la feuille, sa position dans le couvert et l'éclairement reçu au cours de sa croissance. Pour le palmier à huile, la hauteur d'une feuille dans le couvert est liée à l'âge et à l'éclairement de croissance qui varie peu (un seul méristème apical). Les deux paramètres à prendre en compte sont donc l'âge de la palme et son orientation dans l'espace.

Sachant qu'un individu supporte environ 11000 folioles et que notre capacité de mesure est de 18 folioles par heure, on conçoit aisèment la difficulté à réaliser un échantillonnage représentatif.

Au cours de chaque journée, nous avons travaillé sur un seul arbre de la parcelle E70. Durant chaque heure, on mesure successivement les 2 paramètres étudiés sur deux folioles dans la partie centrale des palmes de rang (7, 8, 9), (16, 17, 18), (24, 25, 26) : soit à trois niveaux dans la couronne (approximativement à 5 m, 8 m et 11 m de hauteur) et selon trois directions à 120° pour chacun des niveaux. Bien qu'une étude préliminaire n'ait pas montré de variation systématique de la conductance avec la distance au point d'insertion, les mesures ont été réalisées dans la partie centrale des folioles par souci d'homogénéité.

Compte tenu des difficultés techniques et après vérification de la vitesse de réaction des stomates après coupe de la foliole (fig. 29), nous avons choisi de travailler au sol sur des folioles coupées. La lenteur relative de la réaction stomatique peut s'expliquer par la taille importante des folioles ($\simeq$ 70 cm). Ce même type de réaction a été décrit chez le cocotier par BRACONNIER (1988). D'autre part, le travail sous couvert évite en partie les problèmes de surchauffe de la pince qui sont une source d'erreur importante. En prenant la précaution de laisser fonctionner le poromètre plusieurs minutes avant de débuter les mesures, les écarts enregistrés entre la température de la feuille et de la chambre sont restés le plus souvent inférieurs à 0.5°C et n'ont jamais excédé 1°C.

3 - Calcul de l'évapotranspiration réelle du couvert

Il s'agit ici de calculer l'évapotranspiration du couvert au moyen de données météorologiques et physiologiques (résistance stomatique).

La quantité d'eau réellement perdue par le couvert végétal au cours d'un intervalle de temps est donnée par la formule de MONTEITH (1965) :

$$(17) \quad ETR = [\Delta Rn + \rho Cp\ VPD(z_r)/r_b] \ / \ [\lambda\Delta + \lambda\gamma(1 + r_c/r_b)] \quad (mm\ j^{-1})$$

Cette formule s'applique à un "couvert végétal fermé".

r_c : résistance de surface du couvert ($s\ m^{-1}$)

La résistance du couvert (r_c) est calculée comme la somme des résistances de chacune des trois strates (RIPLEY et SAUGIER, 1978 ; KATERJI et PERRIER, 1983) :

$$(18) \quad r_c = 1 \ / \ \left(\sum_{i=1}^{3} LAI_i/r_{si}\right) \qquad (s\ m^{-1})$$

LAI_i : indice foliaire de la strate i

r_{si} : résistance stomatique moyenne des folioles de la strate i ($s\ m^{-1}$)

Quand le feuillage est entièrement recouvert par une mince pellicule d'eau (durant et après une pluie), la résistance du couvert au flux de vapeur d'eau est considérée comme nulle et ce dernier évapore comme une surface d'eau libre. Le phénomène de transpiration et donc les résistances stomatiques n'interviennent que pour un couvert sec.

On pourra utilement comparer l'évapotranspiration calculée de cette façon avec l'ETR_t du bilan hydrique.

3 - Flux de sève brute dans le stipe

La méthode utilisée, dite "thermoélectrique" a été mise au point par HUBER et SCHMIDT (1937). Elle utilise des impulsions de chaleur propagées par les cellules végétales et la sève. Récemment, GRANIER (1985) a amélioré

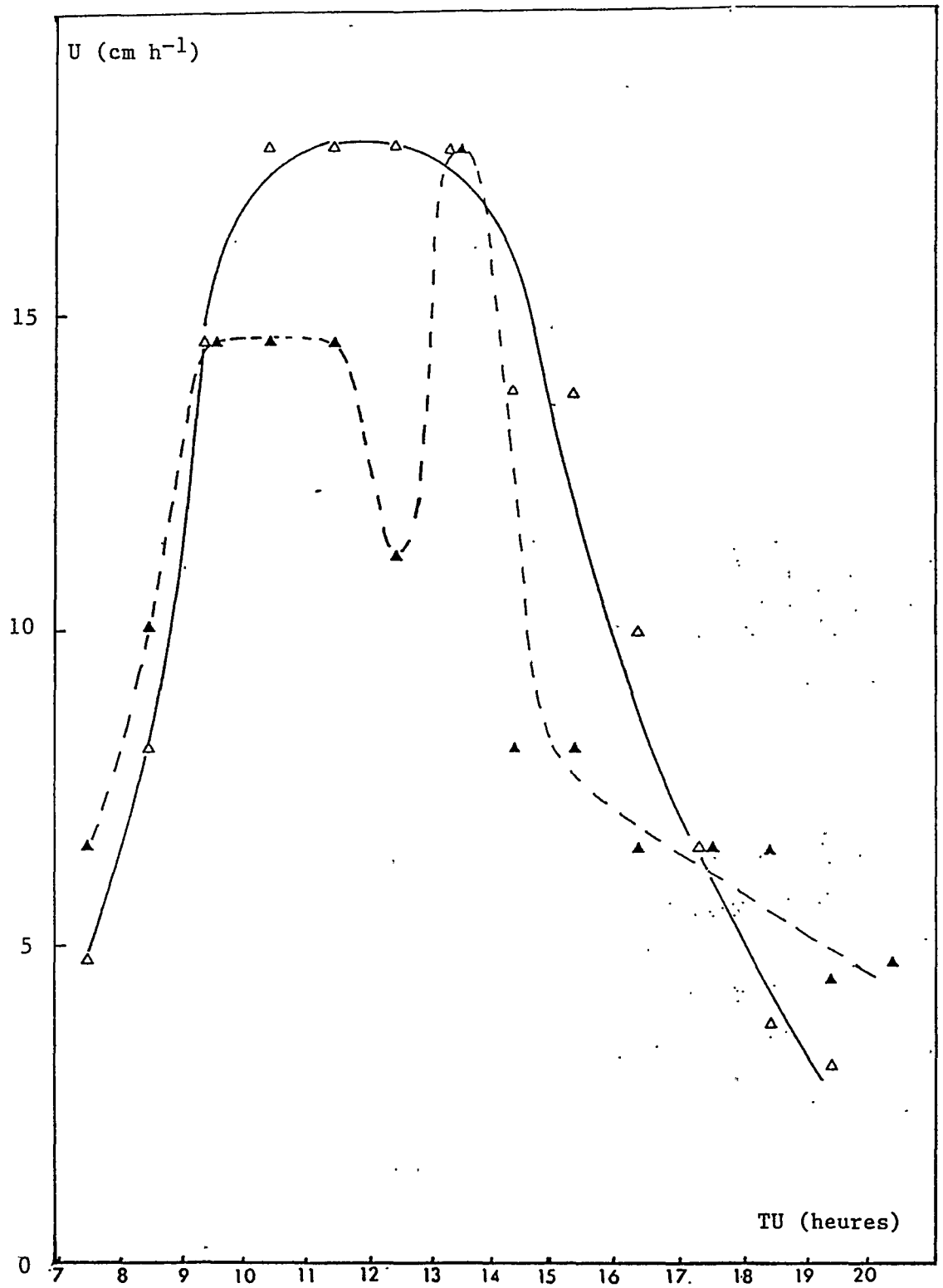


Fig. 30 : Variations au cours de la journée de la vitesse de flux de sève brute (U) mesurée sur un palmier isolé.

(▲) : le 12 05 86 (△) : le 13 05 86

la technique en permettant de mesurer le flux en continu sur des tiges de diamètre important. Cette méthode a, par la suite, été validée sur de nombreuses essences d'arbres feuillus et résineux des régions tempérées (BOBAY, 1985 ; GRANIER, 1987).

1 - Matériel

Le capteur se compose de deux sondes de 20 mm munies chacune d'un thermocouple cuivre-constantan. On les insère perpendiculairement à la surface de la tige séparées l'un de l'autre par une distance de 10 cm. La sonde supérieure renferme un enroulement de constantan alimenté à puissance constante, l'autre non chauffée sert de référence de température. En l'absence de flux de sève, la dissipation de la chaleur à partir de la sonde chauffée dépend essentiellement de la capacité d'échange calorifique du matériau composant le végétal en contact avec l'aiguille. Quand un flux de sève se produit, une quantité de chaleur supplémentaire est dissipée par convection. Le montage électrique et la méthode de calcul sont décrits dans l'annexe 5.

2 - Problèmes rencontrés et intérêt de la méthode

Dans un premier temps, afin de tester cette méthode sur le palmier à huile, nous avons utilisé un seul capteur mis en place sur un arbre isolé proche du bureau. La lecture de la différence de potentiel (ddp) était effectuée manuellement une fois par heure au moyen d'un multimètre (KEITHLEY 136), précis à 30 μV soit 0.8°C, la résolution étant de 0.25°C. Les mesures réalisées au cours du mois de mai 1986 ont donné des résultats suffisamment encourageants (fig. 30) pour nous inciter à effectuer une campagne complète.

Monsieur GRANIER A. (INRA Nancy) nous a fourni 5 capteurs et nous avons installé 4 d'entre eux sur 3 palmiers de la parcelle E70 Bloc 12 qui entourent le "mât-météo". Les capteurs ont été reliés individuellement à une centrale d'acquisition de données (Campbell, CR21X) précise à 0.33 μV soit au 1/100 de °C. La mise en place a été effectuée en décembre 1987, les capteurs ont fonctionné de janvier à juin 1988. Cependant, les nombreux

problèmes de fonctionnement rencontrés (court-circuit, surchauffe, détérioration des sondes, etc) n'ont permis qu'un fonctionnement épisodique du dispositif.

Le principal intérêt de cette méthode réside dans son aspect global. Elle permet d'intégrer la transpiration d'une plante entière en continu grâce à des mesures quasi instantanées. Les difficultés rencontrées pour sa mise en oeuvre sont liées, pour une bonne part, aux conditions climatiques défavorables, mais aussi, à la présence des bases pétiolaires qui restent adhérentes au stipe, ainsi qu'à la faible longueur des sondes (2 cm) comparée au rayon du cylindre central (25 cm).

IV - RESULTATS ET DISCUSSION

1 - Pluie au sol (P_s), Ecoulement (E_c) et Interception nette (I_n).

La figure 31 montre comment varient les précipitions journalières sous couvert en fonction de la pluie incidente. On obtient une excellente relation linéaire entre ces deux paramètres :

$$P_s = 0.916\ P_i - 0.589 \quad (mm) \qquad r^2 = 0.999, \quad ddl = 48$$

Cette relation permet d'estimer de façon indirecte la rétention en eau du couvert qui correspond à la valeur de P_i pour laquelle on n'observe pas de précipitations au sol ($P_s = 0$). Soit, $P_i = 0.64$ mm.

Le rapport P_s/P_i croît avec P_i, puis se stabilise quand le volume des précipitations incidentes devient supérieur à 10 mm (fig. 32).

En moyenne, sur les 50 journées pluvieuses intervenues au cours de la période de mesures (du 1/1/88 au 28/7/88), P_s représente 87,1% de P_i.

Dans l'ensemble la valeur que nous avons trouvée est nettement supérieure à celles observées sur des forêts tempérées et fait partie des plus fortes pour les forêts tropicales (tableau XIII). Elle est cependant comparable aux observations réalisées par différents auteurs (CACHAN et al., 1963 ; HUTTEL, 1975) sur la forêt du Banco en Côte d'Ivoire située à proximité d'Abidjan et faisant partie de la même zone climatique que La Mé. Ceci confirme que la structure journalière des précipitations (nombre d'épisodes pluvieux, intensité des pluies, précipitations diurnes ou nocturnes, etc) et la vitesse du vent associé aux épisodes pluvieux jouent un grand rôle dans le phénomène d'interception.

Sous un couvert de palmiers, dont l'indice foliaire est identique à celui de notre parcelle (LAI compris entre 4 et 5), SQUIRE (1984) a mesuré un rapport global P_s/P_i égal à 78%. Comme le montre la figure 32, les différences entre les rapports P_s/P_i que nous avons obtenu à La Mé et ceux de SQUIRE en Malaisie sont inférieures à 10%. Compte tenu de cet écart relativement faible et de l'absence de mesures d'écoulement sur les

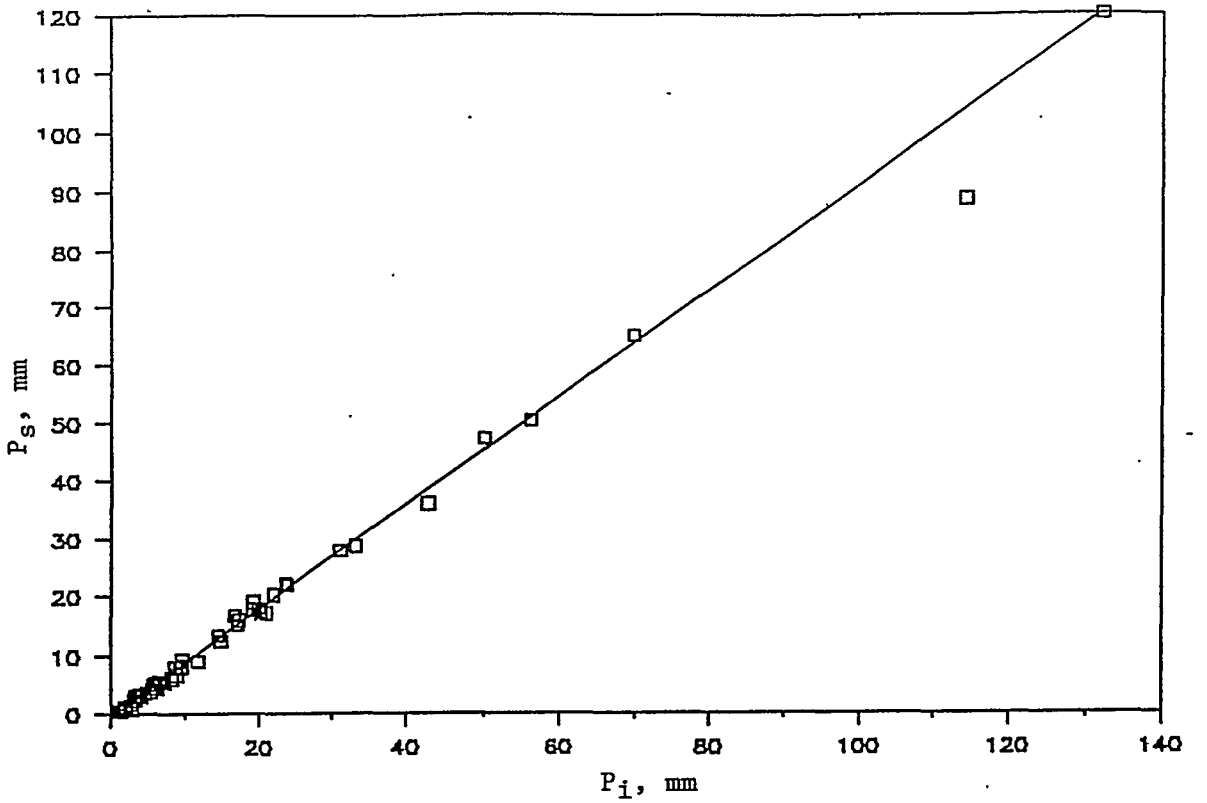


Fig. 31 : Influence des précipitations incidentes journalières (P_i) sur les précipitations au sol journalières (P_s).

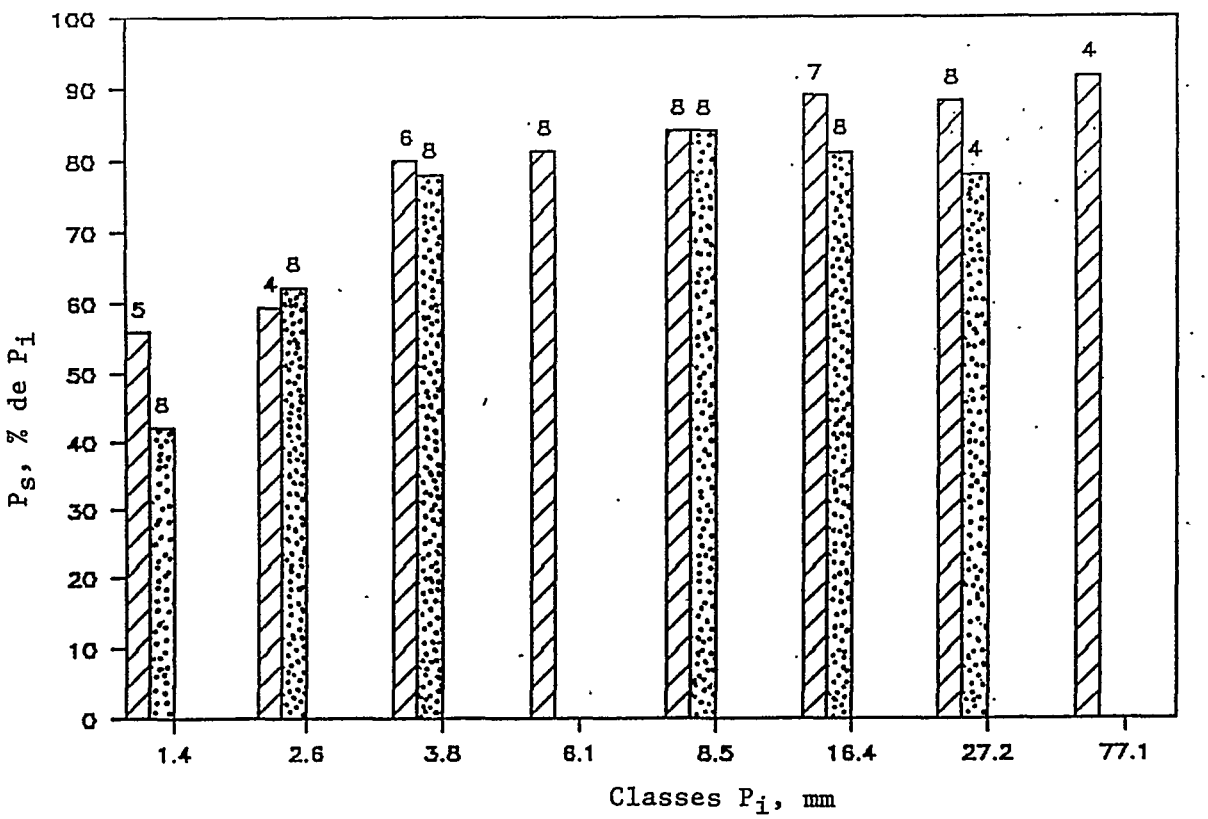


Fig. 32 : Comparaison des pluies arrivant directement au sol (P_s) exprimées en % de P_i pour la Côte d'Ivoire ▨ et la Malaisie ▩
Le nombre de jours de pluie par classe est précisé sur la figure.

TABLEAU XIII : Variations de la pluie au sol (P_s) et de l'écoulement (E_c), selon les essences végétales et les sites étudiés.

PAYS ET SITES	MILIEUX BIOLOGIQUES et ESPECES VEGETALES	AUTEURS	P_s % P_i	E_c % P_i	LAI
COTE D'IVOIRE, Banco	Forêt ombrophile	CACHAN, 1963	86.3	----	----
COTE D'IVOIRE, Banco	Forêt ombrophile	HUTTEL, 1975	85 à 90	1	----
COTE D'IVOIRE, Yapo	Forêt ombrophile	HUTTEL, 1975	78	1	----
MALAISIE, Ringkasan	Palmeraie	SQUIRE, 1984	78	11	4 à 5
OUEST MALAISIE	Forêt décidue	CROWTHER, 1987	65 à 81	< 1	----
OUEST JAVA	Acacia auriculiformis	BRUINJNZEEL et WIERSUM, 1987	75.4 à 79.9	6.6 à 7.9	6.8 à 8.1
FRANCE, Nancy	Pins sylvestres	AUSSENAC, 1970	67 à 68	----	----
	Epiceas		64	----	----
	Sapins de Vancouver		56 à 58	----	----
	Feuillus		76	----	----
FRANCE, Nancy	Hêtres	AUSSENAC et BOULANGEAT, 1980	76	3	----
	Sapins de Douglas		47 à 61	3 à 16	----
FRANCE Fontainebleau	Chênes	NIZINSKI et SAUGIER, 1988	70.2	< 1	4.3

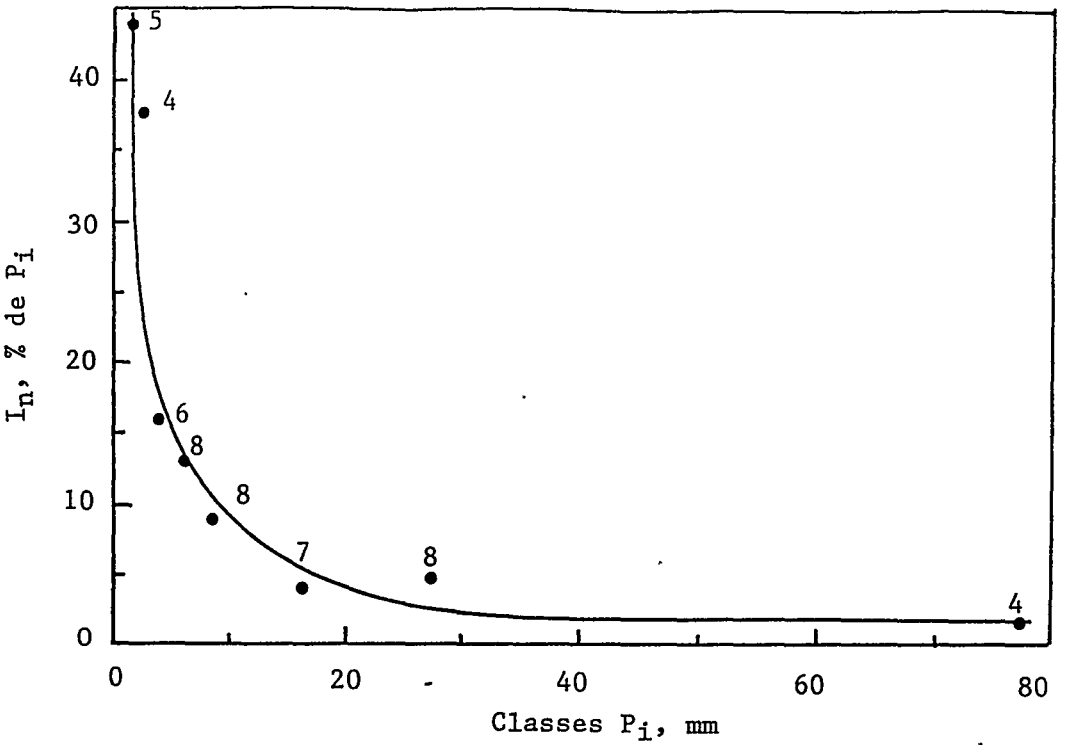


Fig. 33 : Variation de l'interception nette (I_n) exprimée en % de P_i avec la pluie incidente séparée en classes.
Les chiffres indiquent le nombre de pluies journalières par classe.

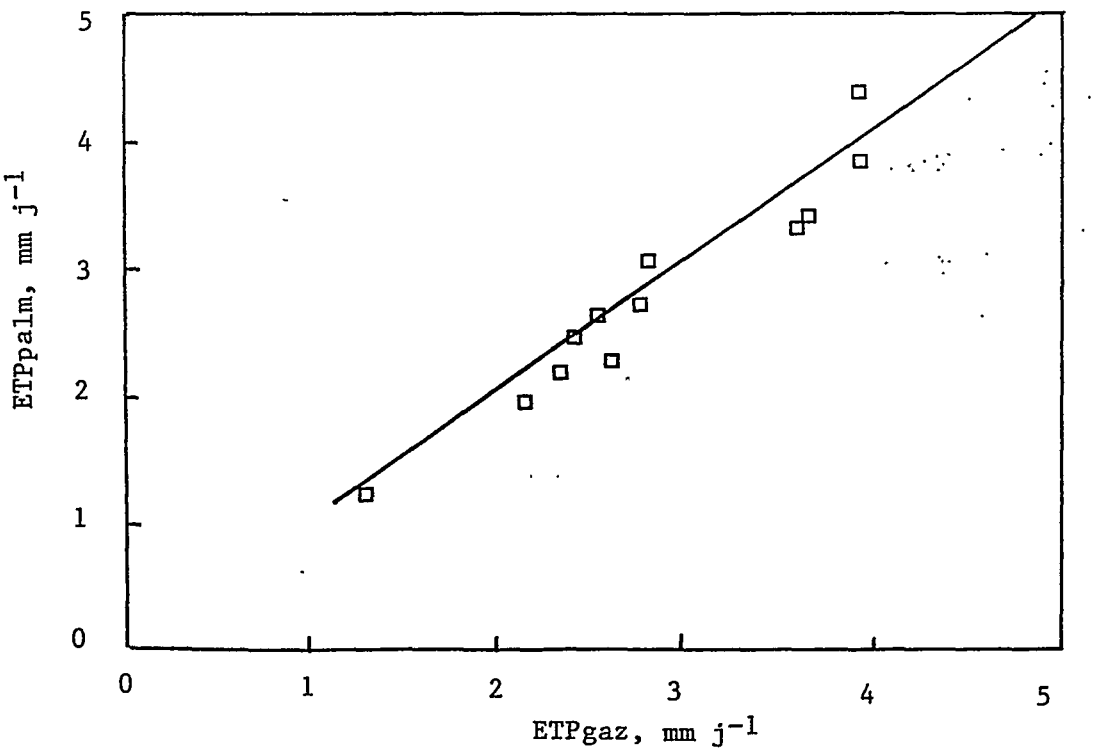


Fig. 34 : Comparaison des évapotranspirations potentielles au dessus de la palmeraie et d'un gazon.

palmiers de notre site, on a utilisé la relation obtenue par SQUIRE (1984d) pour calculer l'écoulement d'eau le long du stipe en foncton de P_i :

$$E_c = 0.0713\ P_i - 0.735 \qquad (mm)$$

On peut déduire de cette relation que l'écoulement débute pour une pluie incidente supérieure à 10.31 mm. L'écoulement calculé de cette façon représente 6.8 % des précipitations incidentes sur l'ensemble de la période étudiée.

L'interception nette journalière, calculée au moyen de l'équation (7), est comprise entre 0.6 mm et 1.3 mm et ce, quelle que soit la hauteur d'eau reçue par le sommet du couvert. Par conséquent, le rapport I_n/P_i exprimé en pourcentage de P_i décroît quand les précipitations incidentes augmentent (fig. 33).

2 - Variations du stock hydrique et Evapotranspiration.

La figure 34 illustre la similitude qui existe entre les évapotranspirations potentielles au dessus d'une palmeraie (ETPpalm) et d'un gazon (ETPgaz) obtenues au moyen de l'équation (11). La relation entre les deux prend la forme suivante :

$$\text{ETPpalm} = 1.02\ \text{ETPgaz} \quad (mm) \qquad r^2 = 0.93, \quad ddl = 13$$

Dans la suite de l'étude, ETPgaz sera utilisée pour caractériser la demande évaporative du climat. Ce choix est fait en raison d'un jeu de données météorologiques plus complet, il est justifié par la relation ci-dessus.

Le profil racinaire (fig. 27) conforté par les profils hydriques au cours de la saison sèche (fig. 37) prouvent que les prélèvements d'eau dans le sol par les palmiers s'exercent bien au delà de 230 cm de profondeur. Afin de déterminer si les deux grands tubes de 520 cm (T13 et T14) sont bien représentatifs des variations spatiales du bilan hydrique au niveau du site étudié, nous avons comparé les différences de stock mesurés à 230 cm

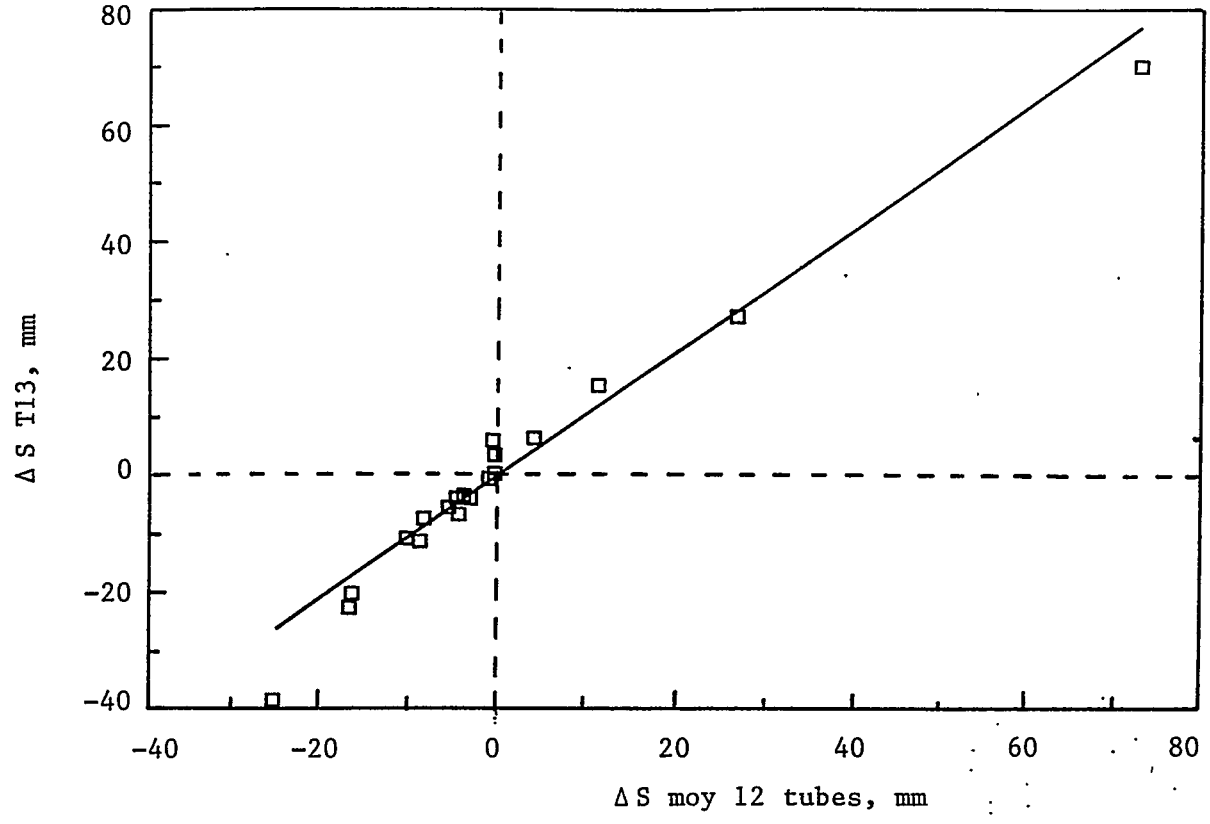


Fig. 35 : Relation entre les différences de stock hydriques hebdomadaires (Δ S) du tube 13 (Δ S T13) et de la moyenne des 12 tubes courts de la parcelle (ΔS moy).

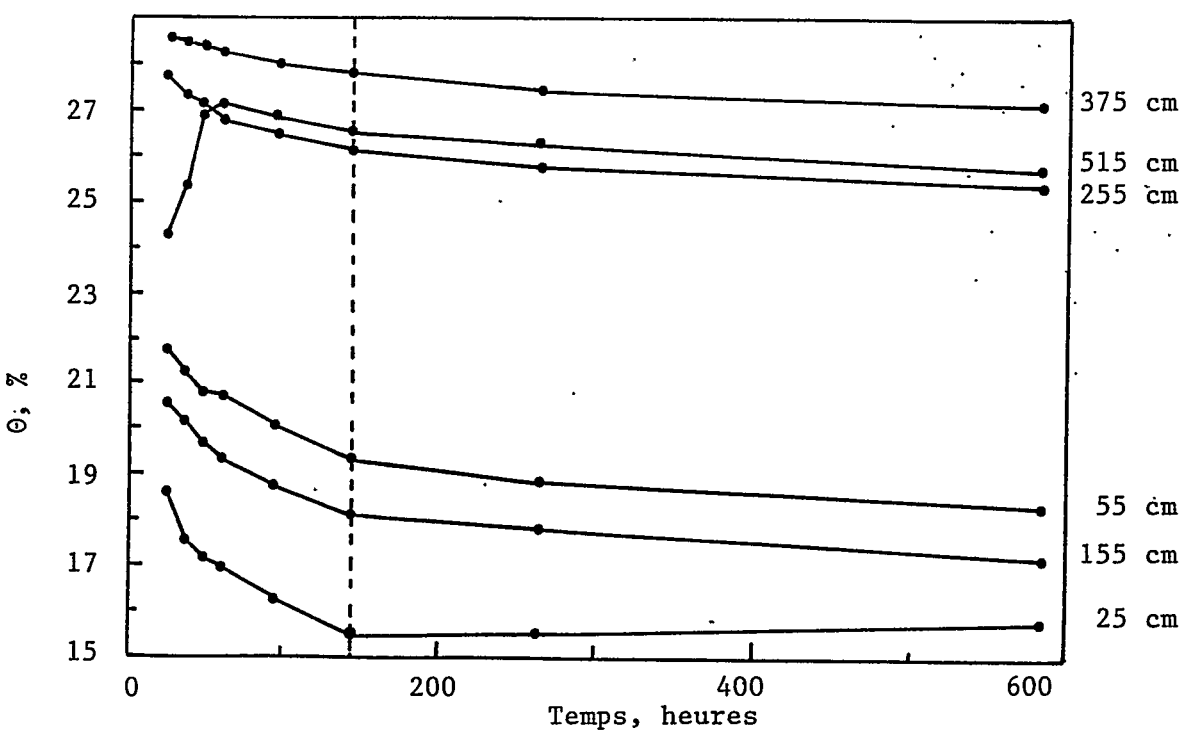


Fig. 36 : Ressuyage de l'eau excédentaire dans le sol, à différentes profondeurs, après une forte pluie (P_i = 133.5 mm) intervenue au temps t = 0.
La ligne pointillée correspond à la date choisie pour séparer les phases de drainage rapide et lent.

de profondeur. Pour T14, une installation tardive et des problèmes techniques ont empêché l'établissement d'une comparaison sérieuse. En revanche, les variations du stock hydrique à 230 cm du tube 13 (ΔST13) se comparent bien avec la moyenne des mêmes variations calculées sur les 12 tubes de 230 cm (ΔSmoy.). Ces valeurs sont présentées sur la figure 35.

$$\Delta ST13 = 1.053\ \Delta Smoy.\ (mm) \qquad r^2 = 0.96, \qquad ddl = 19$$

Le tube 13 est bien représentatif des variations spatiales, au moins jusqu'à 230 cm. Nous avons supposé qu'il en était de même sur l'ensemble du profil (0-520 cm), aussi, utiliserons-nous le tube T13 dans la suite de ce travail pour caractériser le bilan hydrique moyen de la parcelle étudiée. RAMBAL et al. (1984) ont montré, par une analyse en composantes principales, que le bilan hydrique, sous une forêt, mesuré à l'aide de 13 tubes, pouvait être estimé précisément au moyen d'un seul de ces tubes.

Les humidités volumiques à la capacité au champ (θ_{cc}) des différents horizons du sol ont été déterminées *in situ* à l'aide du tube n° 13. Après une forte pluie de 133.5 mm intervenue le 10/7/88, le ressuyage du profil a été suivi au cours du temps (fig. 36). La phase de drainage rapide qui dure généralement de un à trois jours (SOUCHIER et al., 1979) est, ici, nettement plus longue puisque la rupture de pente utilisée pour différencier les deux phases de drainage (rapide et lent) ne s'observe qu'après un délai de 7 jours. OLIVIN et OCHS (1978) ont déjà constaté ce fait pour des sols à fort pourcentage en sables grossiers. La faible inversion de pente observée à 25 cm est le résultat de deux faibles pluies intervenues le 16 juillet (8 mm) et le 18 juillet (2.6 mm) qui ont réhumecté en partie ces horizons (stock d'eau à la capacité au champ, S_{CC} = 1222 mm).

Un profil de dessèchement maximum a été déterminé lui aussi *in situ*, à partir des humidités volumiques minimales mesurées pour chaque horizon de 10 cm.

On dispose, aussi, des humidités volumiques au PF4.2 habituellement considéré comme le point de flétrissement permanent (stock d'eau au PF4.2, $S_{PF4.2}$ = 786 mm).

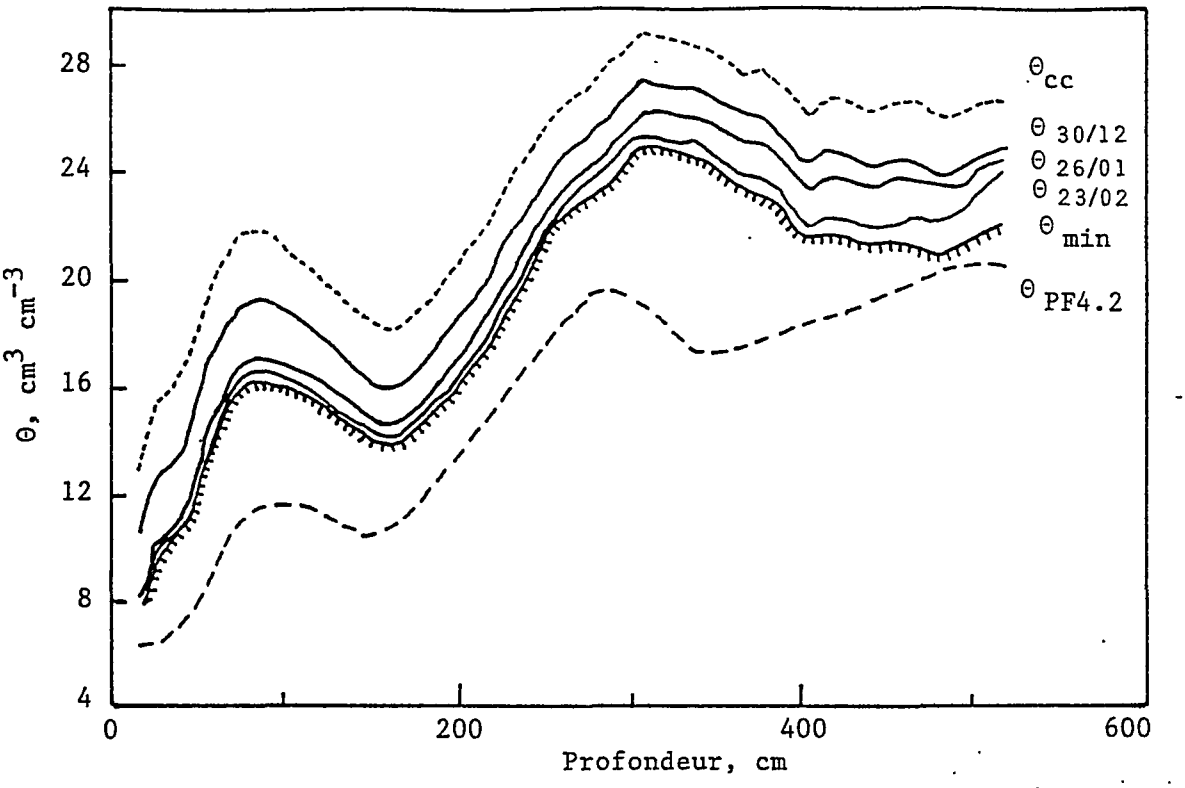


Fig. 37 : Evolution dans le temps des profils hydriques avec la profondeur au cours de la saison sèche, encadrés par les profils extrêmes d'humidité.

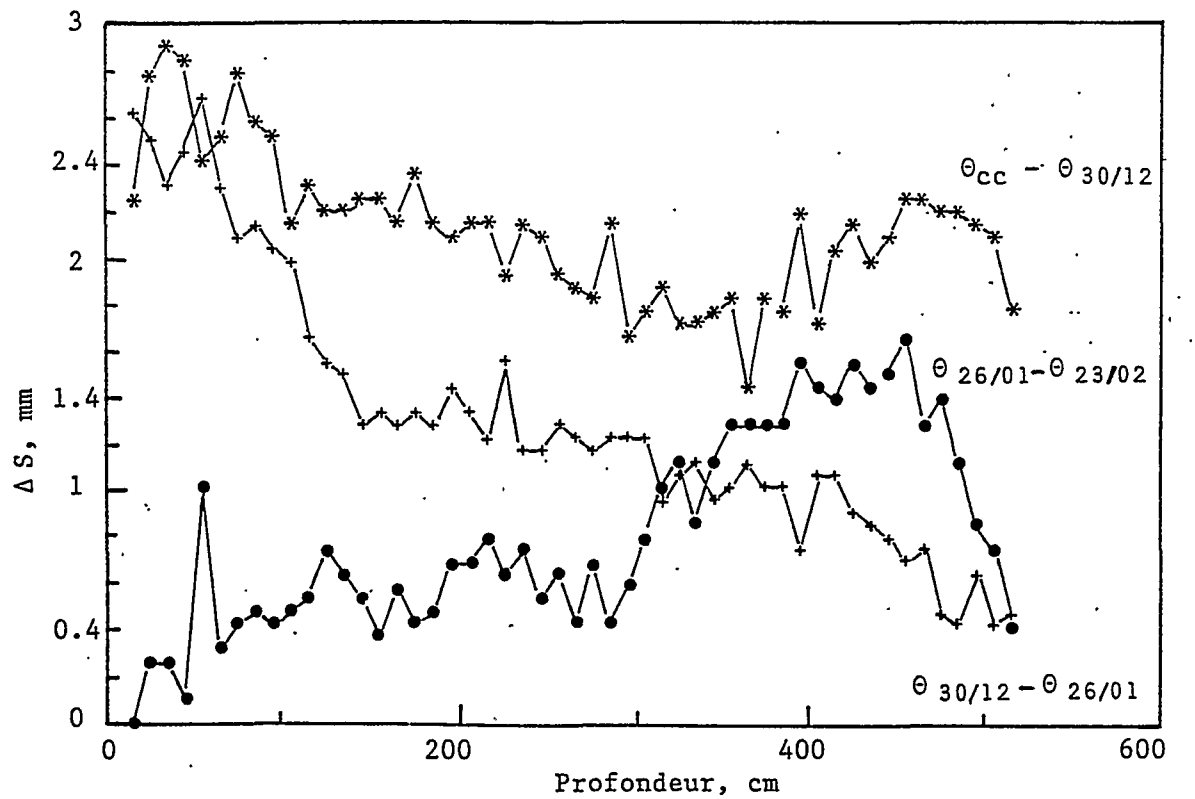


Fig. 38 : Evolution des variations de stock hydrique (ΔS) par horizon de sol (10 cm) au cours de la période sèche.

La réserve en eau utile du sol (RU) est définie comme la différence de stocks hydriques entre celui de la capacité au champ et celui du PF4.2 ($RU = S_{CC} - S_{PF4.2}$, soit 436 mm).

Sur la figure 37, on constate que le profil d'humidité minimale excède largement le profil d'humidité au PF4.2 à l'exception toutefois des horizons profonds. Ainsi, le stock hydrique sur 520 cm correspondant au profil de dessèchement maximum (971 mm) excède largement celui du PF4.2 (786 mm). Aussi, il est légitime de se demander si l'intensité de la grande saison sèche 1987-1988 a été suffisante pour provoquer un stress hydrique sur les palmiers.

En début de saison sèche, il est difficile de comparer les prélèvements d'eau entre la surface du sol et les horizons profonds, et ce en raison des faibles pluies qui réalimentent les horizons superficiels. Toutefois, on constate que le 30 décembre 1987, les écarts entre les humidités volumiques mesurées et celles à la capacité au champ sont homogènes sur l'ensemble du profil avec tout de même une faible réduction en profondeur (fig. 38). Ce dernier phénomène s'accentue tout au long du mois de janvier (sans pluie) où l'on observe un faible prélèvement dans les horizons inférieurs à 2 mètres et plus particulièrement entre 3 et 5 mètres (fig. 38).

Au cours du mois de février, le profil de prélèvement s'inverse, et dès le 26 janvier, les horizons de 0 à 1 mètre très proches du profil d'humidité minimale cessent de se dessécher. En revanche, les horizons profonds continuent à alimenter la transpiration des palmiers (fig. 38). Les prélèvements sont toutefois insuffisants pour permettre un fonctionnement hydrique optimum, et ce, malgré les remontées capillaires probables en provenance des horizons inférieurs à 520 cm (sur la figure 38, les profils à la Capacité au champs et lors du dessèchement maximum ne se rejoignent pas avant 520 cm). Le mois de février correspond donc à une période sèche au cours de laquelle le rapport ETR/ETP est de 29% ($ETR = 1 \text{ mm } j^{-1}$, $ETP = 3.4 \text{ mm } j^{-1}$). Ainsi, bien que le profil d'humidité soit éloigné du PF4.2 : $(S-S_{PF4.2})/RU = 51\%$, les palmiers n'extraient que très peu d'eau en particulier dans le premier mètre de sol qui renferme plus de 50% des racines. On peut donc en conclure que la régulation stomatique intervient précocement au cours du dessèchement du sol.

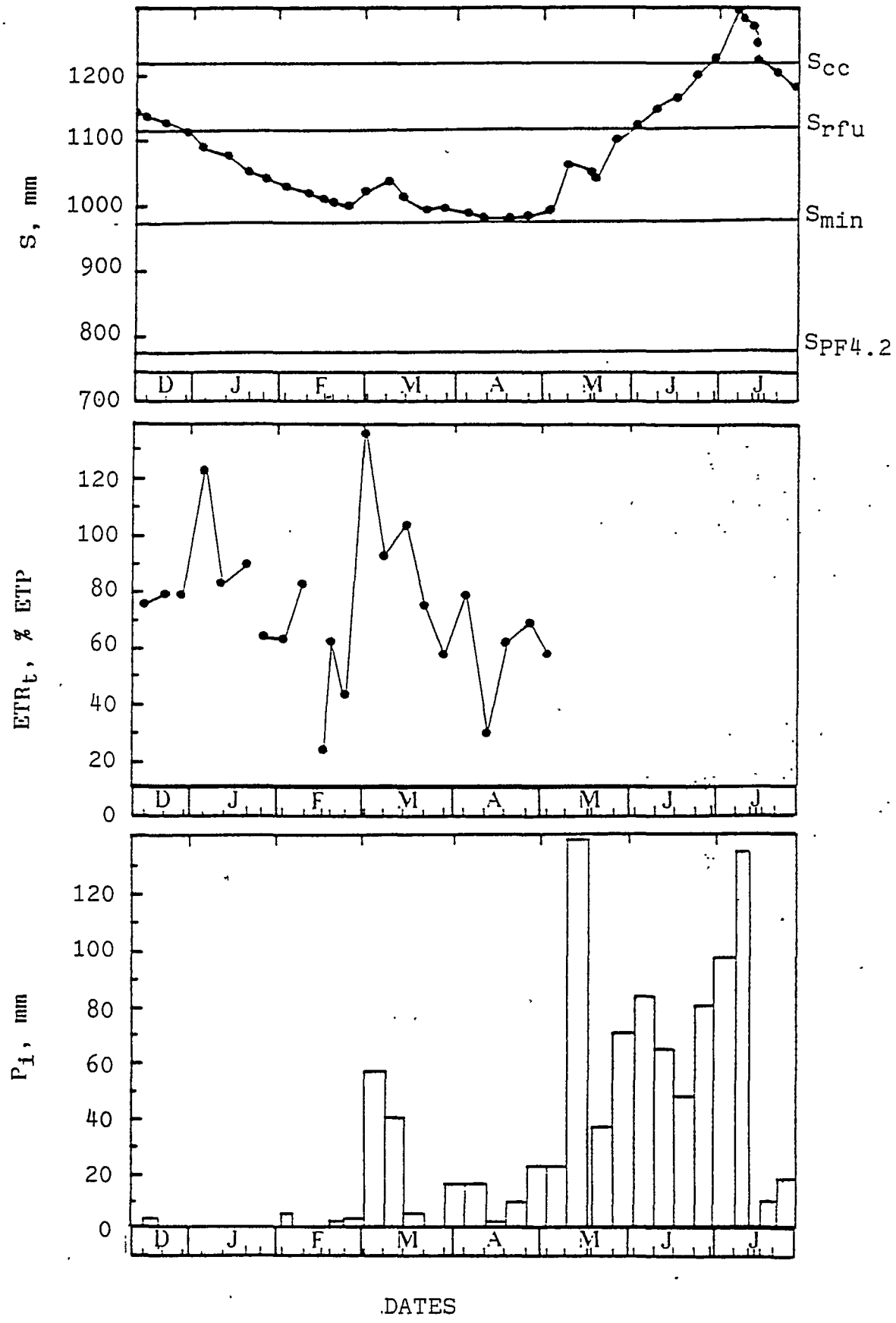


Fig. 39 : variations hebdomadaires du stock hydrique du sol (S) et de l'évapotranspiration réelle (ETR) en regard de la pluviométrie (P_i).

Ensuite, on observe une période confuse allant du 2 mars au 12 avril, durant laquelle le palmier fonctionne sur le plan hydrique grâce à l'apport de précipitations irrégulières. L'insuffisance de ces dernières n'ayant pas permis la reconstitution de la réserve hydrique du sol, leur fin induit l'apparition rapide d'une nouvelle période sèche.

Du 12 avril au 19 avril, le rapport ETR/ETP est de 30% (ETR = 1.4 mm j^{-1}, ETP = 4.6 mm j^{-1}) et le palmier continue à prélever de l'eau à une vitesse réduite : $(S - S_{PF4.2})/RU = 44\%$. Puis, du 19 avril au 10 mai, la sécheresse diminue en intensité en liaison avec l'accroissement des précipitations.

Enfin, les fortes précipitations des 9 et 10 mai, marquent le début de la grande saison des pluies et provoquent la recharge en eau du profil.

En conclusion, on peut dire que la saison sèche, bien qu'interrompue par les pluies du mois de mars, a été suffisamment marquée pour perturber le fonctionnement hydrique des palmiers.

On retrouve dans cette étude un fait connu : la fermeture précoce des stomates du palmier à huile se produit bien avant que le profil du sol n'atteigne le PF4.2 (OLIVIN et OCHS, 1978). On peut définir une réserve hydrique du sol facilement utilisable (RFU) par le palmier comme la différence des stocks hydriques à la capacité au champ (S_{CC} = 1222 mm) et au moment de la fermeture des stomates ($S \simeq 1110$), soit RFU ≃ 112 mm.

On peut s'interroger sur cette incapacité à maintenir un fonctionnement hydrique optimum dans des conditions mésophylles et incriminer plusieurs facteurs possibles tels que :

- la difficulté à abaisser le potentiel hydrique foliaire ce qui entrainerait un défaut de succion racinaire,
- la forte sensibilité stomatique à un signal physique (potentiel hydrique) ou chimique (acide abscissique),
- la synthèse précoce d'acide abscissique pour un déficit hydrique modéré,
- un défaut de circulation dans les vaisseaux lié au caractère pérenne de ces structures chez cette Monocotylédone.

Le fonctionnement stomatique apparait comme directement lié aux précipitations. Sur la figure 39, on constate que le rapport ETR_t/ETP

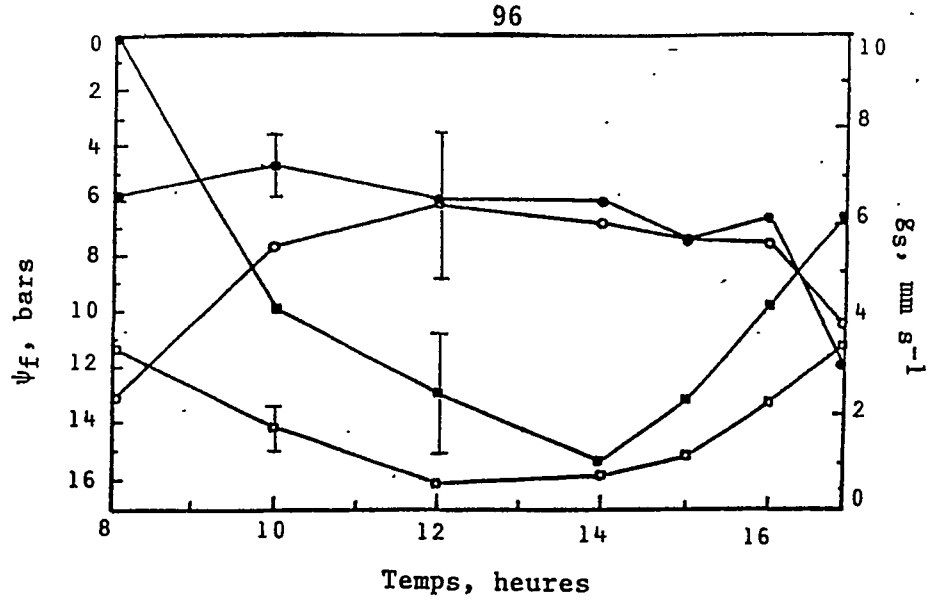


Fig. 40 : Variations de la conductance stomatique g_s (•,○) et du potentiel hydrique foliaire ψ_f (■,□) mesurés sur la feuille 17 au cours de 2 journées : le 03/12/87 : • ■ et le 05/01/88 : ○ □

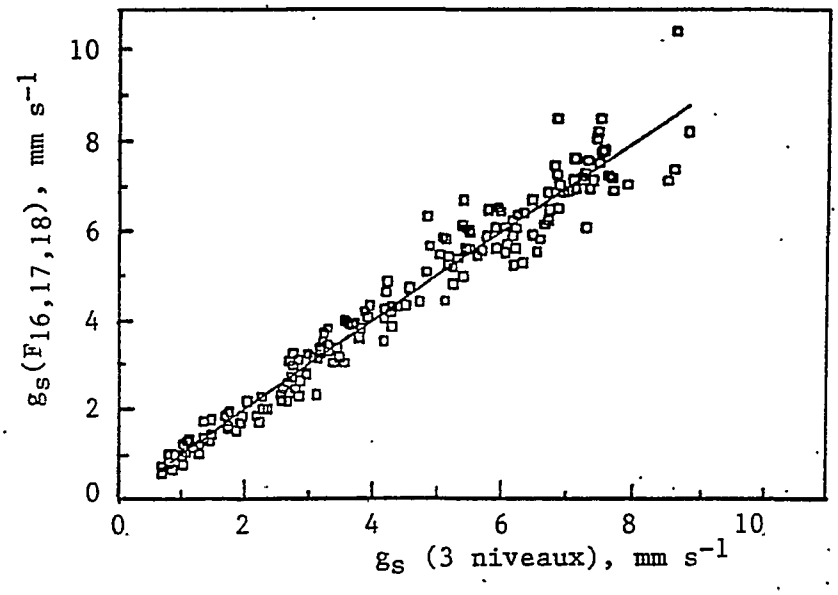
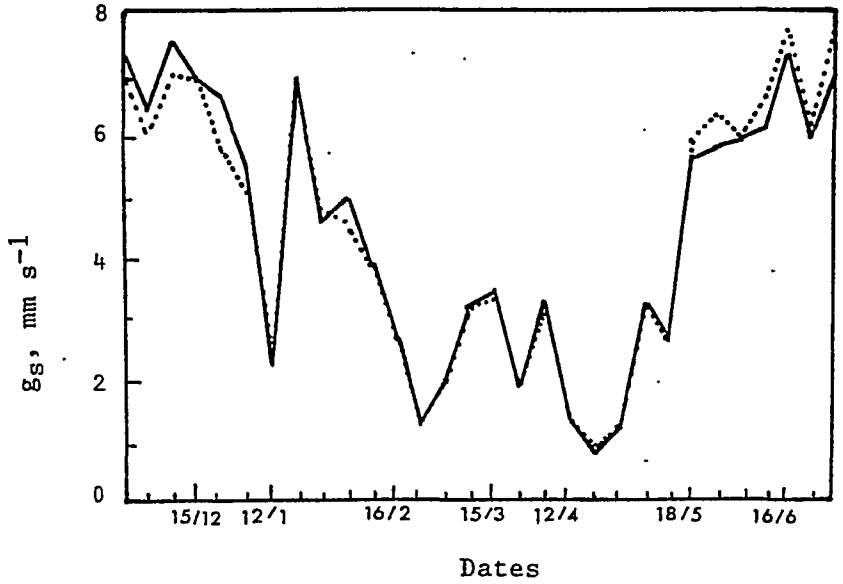


Fig. 41 : Relation entre la conductance stomatique horaire du niveau intermédiaire $g_s(F_{16,17,18})$ et celle du couvert g_s(3 niveaux).



ig. 42 : Evolution au cours du temps de la conductance stomatique journalière du niveau intermédiaire (——) et comparaison avec celle du couvert (.....)

augmente fortement sans qu'il y ait accroissement notable du stock hydrique lorsque des pluies interviennent et ce même si ces dernières sont de faible volume. Ce comportement permet au palmier à huile d'exploiter utilement les pluies qui peuvent intervenir au cours de la saison sèche.

3 - Conductance stomatique (g_s) et Evapotranspiration.

La figure 40 présente les variations typiques de la conductance stomatique et du potentiel hydrique foliaire au cours de deux journées sans déficit hydrique marqué au niveau du sol. Un incident technique a rendu la chambre indisponible et a ainsi empêché la poursuite des mesures du potentiel hydrique au cours de la saison sèche.

Les mesures réalisées n'ont pas permis de mettre en évidence une différence sensible d'ouverture stomatique avec l'orientation de la palme, et ce, même aux heures matinales quand le soleil est bas sur l'horizon. BRACONNIER (1988) a démontré un phénomène inverse chez le cocotier (*Cocos nucifera*), cette différence tient sans doute à la faible sensibilité à la lumière des stomates du palmier à huile (voir Chap. II). Cependant, la situation de la feuille dans la canopée influe sur l'ouverture stomatique. Bien plus qu' un effet du rayonnement, il s'agit plutôt de l'incidence du vieillissement foliaire sur la conductance stomatique. Celle-ci décroît avec la hauteur de la feuille dans le couvert et donc avec son âge, peut-être du fait de la croissance des lichens et des champignons sur le limbe.

Les feuilles du niveau intermédiaire (F16, 17, 18) sont bien représentatives des variations de la conductance stomatique dans le couvert aussi bien à un pas de temps horaire (fig. 41) que journalier (fig. 42).

g_s(F16,17,18) = 1.014 g_s(moy. 3 niveaux) (mm s^{-1}); r^2 = 0.955, ddl = 173

(Relation établie à un pas de temps horaire).

On peut donc envisager d'améliorer le protocole de mesure pour obtenir un meilleur échantillonnage du paramètre à évaluer en effectuant les mesures sur un seul niveau : le niveau intermédiaire mais sur 3 arbres (au lieu d'un seul précédemment).

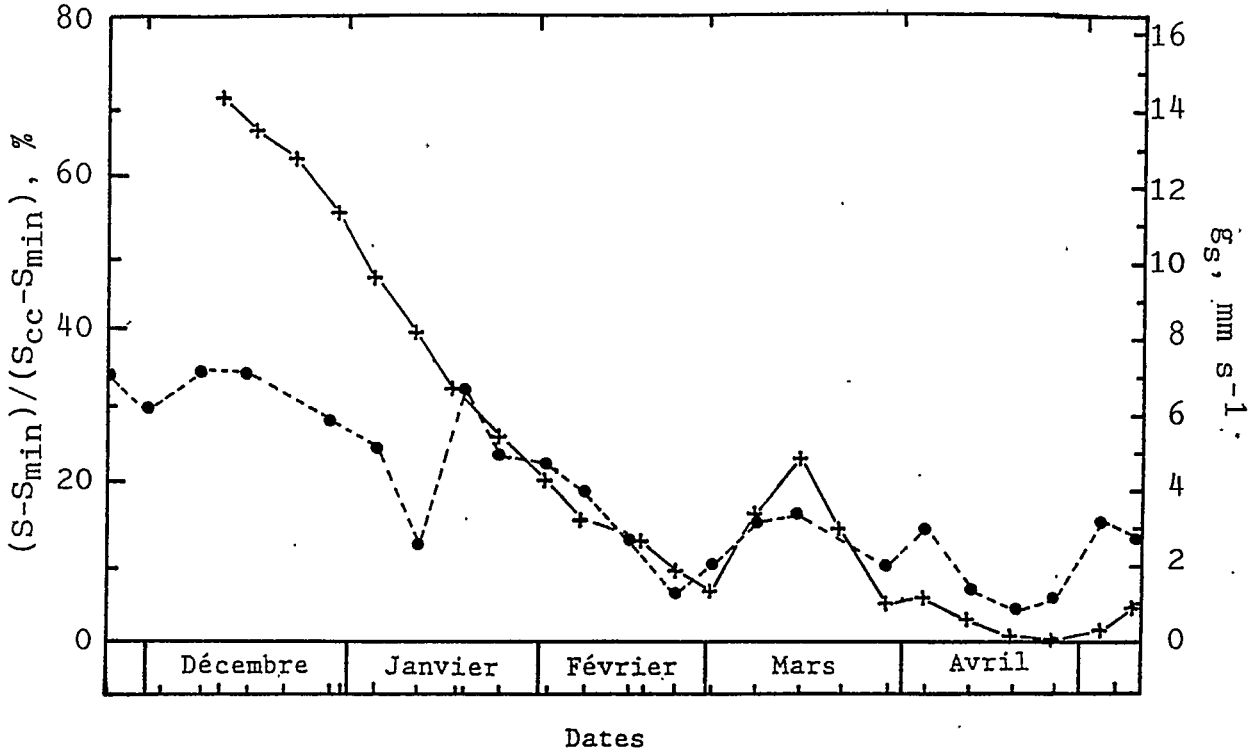


Fig. 43 : Evolution simultanée de la conductance stomatique journalière du couvert (•···•) et de la réserve en eau du sol (+—+)

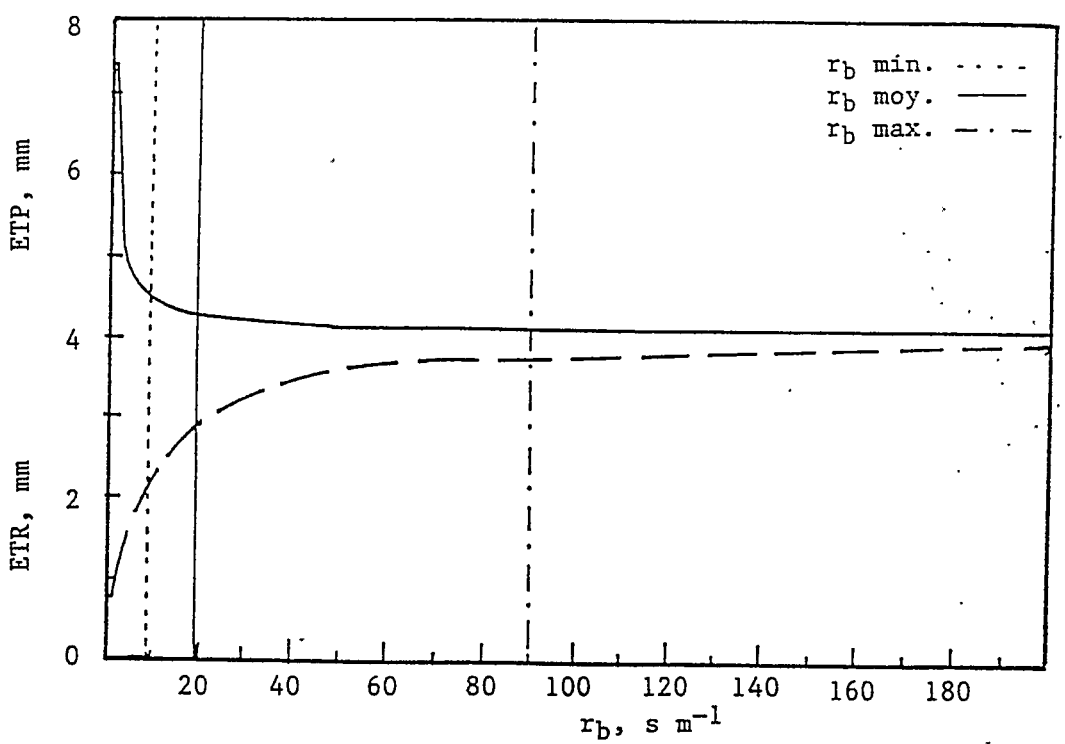


Fig. 44 : Variations de l'évapotranspiration potentielle (ETP ——) et réelle (ETR— —) calculées selon l'équation de Penman-Monteith avec la résistance de couche limite (r_b).
Valeurs climatiques du 18 Mai 1988 : VPD = 0.54 kPa, V = 1.85 m s^{-1}, T = 28.5 °C, Rn = 12.1 MJ m^{-2} s^{-1}, r_c = 38 s m^{-1}

L'évolution comparée de la conductance stomatique journalière moyenne et de la réserve hydrique du sol en pourcentage de la "RFU" montre une bonne convergence de ces deux paramètres (fig. 43). L'aspect similaire de ces deux courbes est remarquable et montre bien l'influence prépondérante de la disponibilité en eau du sol sur le fonctionnement stomatique des palmiers. Cependant, d'autres facteurs, en particulier climatiques, sont susceptibles d'influencer l'ouverture stomatique et peuvent expliquer une partie des écarts entre les deux courbes. Ainsi, le 12 janvier, le fort déficit de saturation de l'air (VPD) provoque la fermeture des stomates. Ce phénomène, lié à l'harmattan (vent sec d'origine saharienne), peut s'étendre sur une durée de 2 semaines certaines années. Les précipitations même faibles sont susceptibles de provoquer l'ouverture stomatique sans que la quantité d'eau dans le sol augmente de manière sensible. Dans ce cas, la conductance stomatique augmente avant la réserve en eau du sol, c'est le cas le 1 mars, le 5 avril et le 3 octobre. Enfin, la conductance stomatique moyenne ne peut dépasser un maximum : $g_s \simeq 8\ 10^{-3} m\ s^{-1}$ (par exemple le 1 juillet 88).

La figure 44 permet de visualiser, l'effet de l'accroissement de la résistance de couche limite du couvert végétal (r_b) sur l'évapotranspiration potentielle (PENMAN modifié) et l'évapotranspiration réelle (MONTEITH). Les valeurs de r_b calculées au dessus de la palmeraie varient entre 9 et 90 s m^{-1} avec une moyenne de 19 s m^{-1}. Ces valeurs sont assez élevées pour un couvert de type forestier. MONTEITH (1965) donne une valeur moyenne de 5 s m^{-1} et BARBIER (1983), sur hévéa en Côte d'Ivoire, trouve des valeurs comprises entre 10 et 15 s m^{-1}. Les résistances r_b observées sont donc intermédiaires entre celles des forêts et celles des cultures basses (STEWART, 1984). On constate, que, lorsque r_b passe de 9 à 90 s m^{-1}, l'ETP diminue de 8 % alors que l'ETR s'accroît de 65 %.

Les mesures de conductance stomatique ont permis de calculer la résistance de surface du couvert (r_c) qui varie de 34 à 243 s m^{-1} au cours de la période d'étude. La diminution du rapport r_c/r_b provoque une forte décroissance du rapport ETR/ETP qui s'atténue progressivement (fig. 45). On constate, par ailleurs sur ce graphique, que le rapport ETR/ETP est compris entre 20 et 80 % de l'ETP ce qui correspond bien aux rapports extrêmes mesurés à l'aide du bilan hydrique du sol (fig. 39).

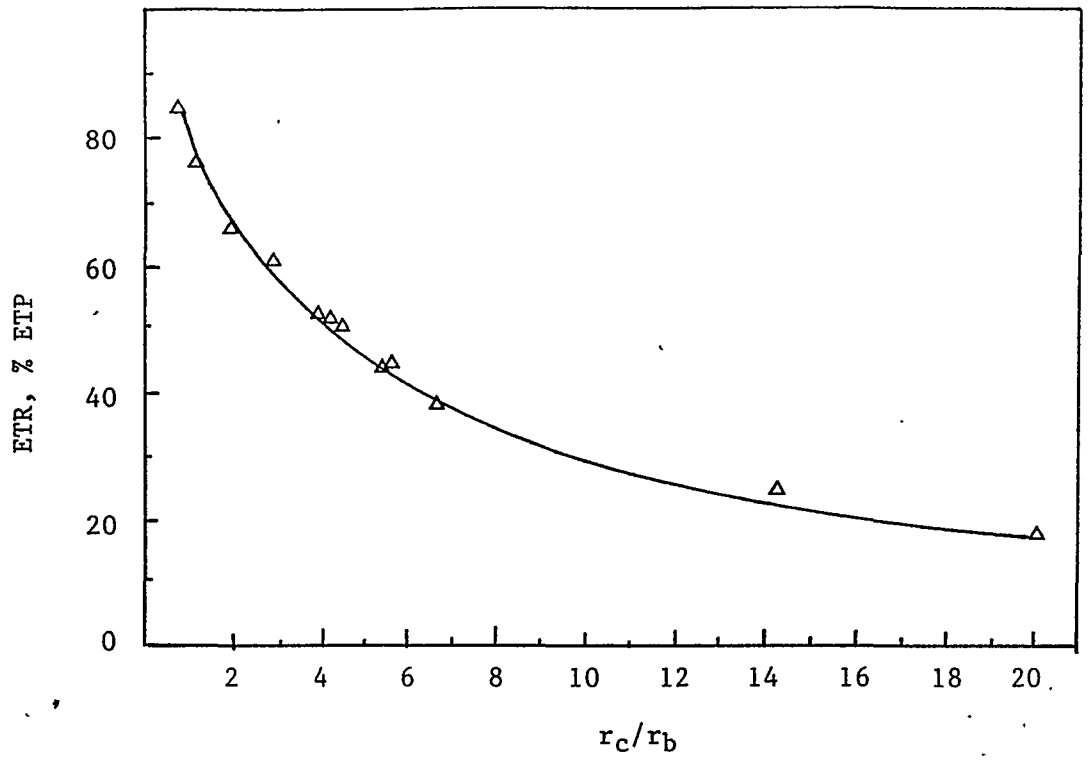


Fig. 45 : Evolution du rapport ETR/ETP avec le rapport r_c/r_b (résistance de surface du couvert / résistance aérodynamique).

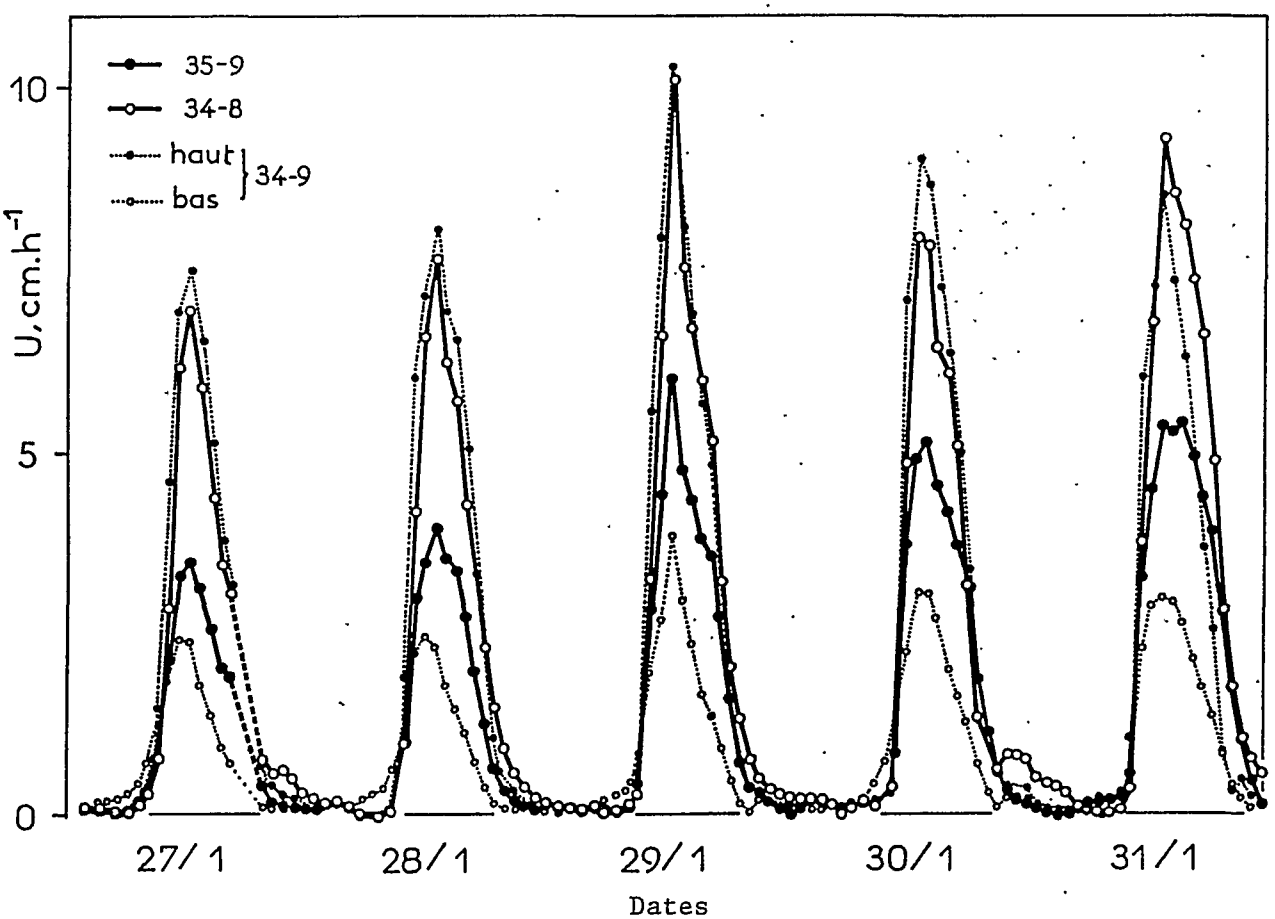


Fig. 46 : Variations de la vitesse de flux de sève brute (U) au cours de plusieurs journées successives en janvier 1988 mesurées sur 3 arbres :
arbre 35-9 —●— , arbre 34-8 : —○— , arbre 34-9 haut : ···●···
arbre 34-9 bas : ···○···

4 - Flux de sève brute et Transpiration.

Les vitesses maximales de flux (10 cm h^{-1}) mesurées en janvier et en avril 1988, n'excèdent pas 60 % des vitesses mesurées en mai 1986. L'interprétation de ces différences reste cependant difficile du fait des écarts de comportement physiologique entre un individu isolé (mai 1986) et un individu intégré à un couvert végétal fermé (1988).

D'autre part, les flux mesurés sur 3 palmiers en janvier 1988 varient d'un facteur 3 pour une même journée, ce qui est considérable (fig. 46). D'autant plus que l'on constate la même variation sur un même arbre à deux hauteurs différentes (sans que la variation du diamètre du stipe liée à la hauteur ne puisse expliquer cet écart).

Il semble que l'on doive mettre en cause l'installation des capteurs pour expliquer les différences observées. En effet, lors des premières mesures réalisées sur un palmier isolé, les sondes ont été installées assez profondément après avoir décapé la surface du stipe sur plusieurs centimètres d'épaisseur. En revanche, par souci de ménager les palmiers de notre parcelle d'étude, les sondes ont été installées en 1988 sans décaper la surface du stipe. Cette dernière est assez hétérogène à cause des bases pétiolaires qui se sont détachées ; aussi, les capteurs ont-ils été installés dans les parties les plus creuses. L'épaisseur du "cortex", bien que peu importante (0.5 cm à 2 cm), est susceptible de modifier le flux mesuré avec les capteurs. En effet, les sondes intègrent la température moyenne sur 2 cm d'épaisseur, et si une fraction n'est pas conductrice ("écorce"), le refroidissement de la sonde chauffée sera moins important d'où une différence de température et un flux calculé plus faibles.

Cette hypothèse pourrait expliquer les vitesses de flux plus faibles pour les capteurs installés en surface par rapport à ceux installés directement dans le parenchyme où sont noyés les faisceaux conducteurs. D'autre part, les variations de l'épaisseur du cortex au niveau des sondes, pourraient expliquer, au moins en partie, les différences de flux au cours d'une même journée enregistrées par les différents capteurs.

Sur la figure 47, on a représenté les variations parallèles du flux de sève brute et les principaux paramètres climatiques (PAR, VPD, T_a)

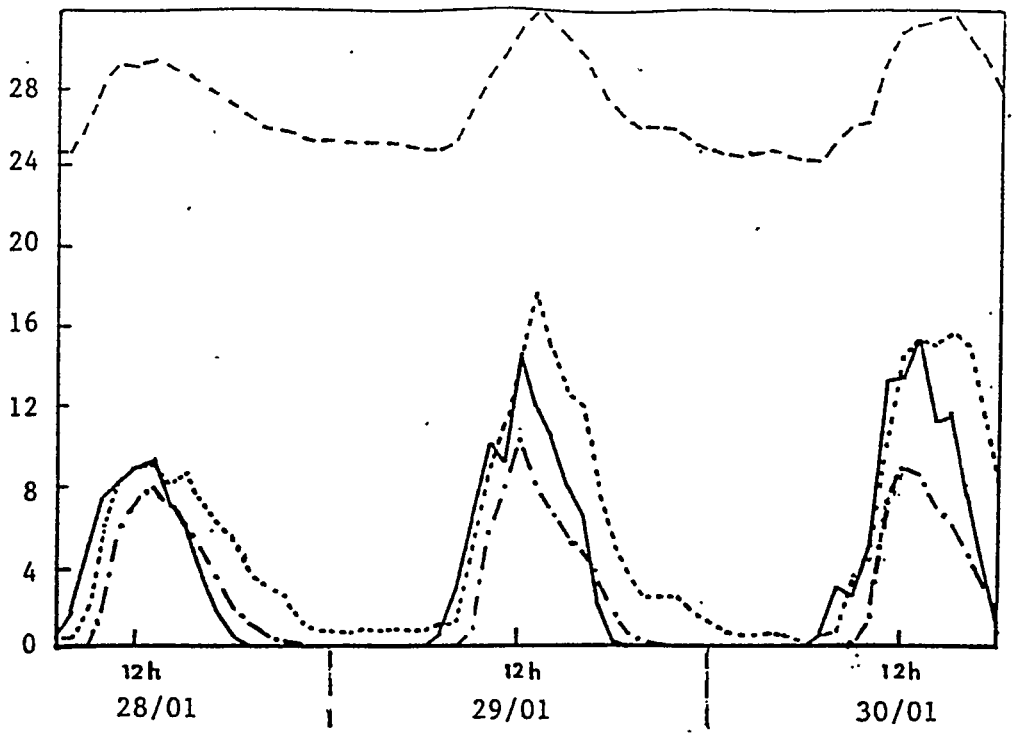


Fig. 47 : Evolution simultanée de la vitesse du flux de sève brute et des principaux paramètres climatiques.

—·—·—: flux de sève brute (cm h^{-1}) ; — — : température (°C)
———: PAR (100 µmol m^{-2} s^{-1}) ····· : VPD (hPa)

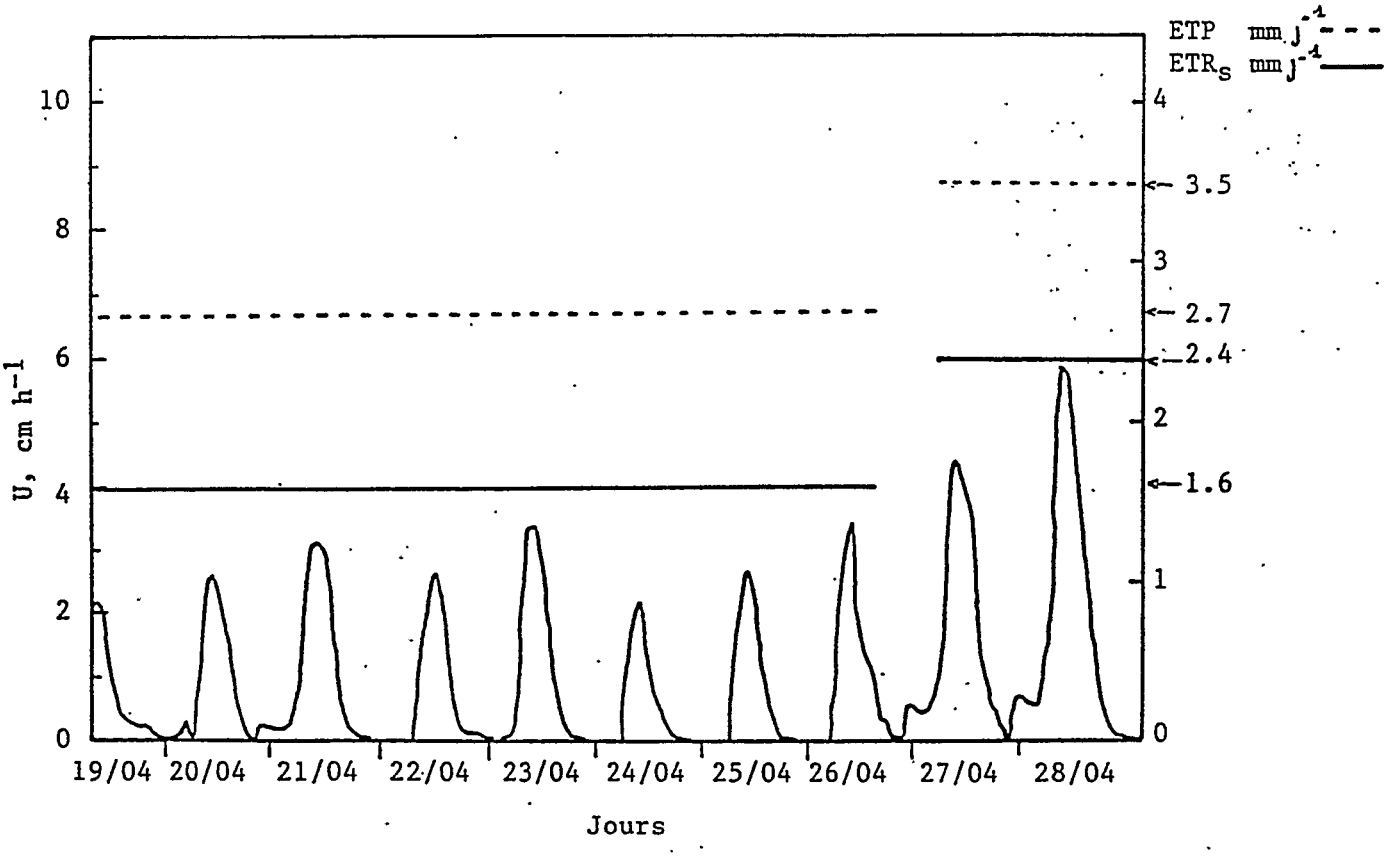


Fig. 48 : Variations des vitesses de flux de sève brute mesurés sur l'arbre 34-9 bas en regard des évapotranspirations potentielles (ETP) et réelles (ETR_S).

susceptibles d'influencer la transpiration des plantes. Les courbes de rayonnement et de température sont très proches, le déficit de saturation apparait décalé avec un maximum entre 14h et 15h. Le flux de sève présente un retard de 2 à 3 heures sur le VPD. On peut donc considérer, qu'au moins sur le plan qualitatif, la méthode permet d'apprécier les variations, au cours de la journée, du flux hydrique dans le végétal en relation avec les principaux paramètres climatiques.

Si l'on suppose que la zone explorée par les sondes est représentative du flux hydrique dans l'ensemble du stipe (ce qui est sans doute faux compte tenu des problèmes liés à l'épaisseur du cortex et d'une possible variation du flux avec la distance au centre du stipe), on peut calculer la transpiration des arbres (Tp). Les valeurs obtenues en 1988 (janvier et avril) sont toujours inférieures à 1 mm j^{-1}, ce qui sous estime probablement la transpiration réelle.

Les trop nombreuses pannes survenues au cours de nos mesures (détèrioration des capteurs, court-circuits, etc) ont malheureusement empéché une comparaison des flux et des ETR_s sur de longues périodes. Cependant, les variations journalières du flux hydrique ascendant, reflètent les variations de l'évapotranspiration réelle ETR_s mesurées par le bilan hydrique du sol (fig. 48).

La méthode nécessite quelques améliorations pour permettre une bonne exploitation des résultats. En particulier, il serait nécessaire d'étudier l'impact de l'implantation des sondes (profondeur) sur les mesures de flux, d'améliorer l'isolation et la résistance des capteurs et du circuit électrique. Par ailleurs, un étalonnage du système par mesure directe du volume d'eau qui traverse une section de stipe devrait permettre d'appréhender les variations de flux entre le centre et la périphérie du stipe. Ces réserves étant faites, on peut espérer par cette méthode, suivre en continu les variations de transpiration et étudier finement l'impact des différents paramètres du milieu sur la consommation hydrique.

V - CONCLUSIONS

Cette étude a permis de mettre en évidence :

- l'influence des horizons profonds du sol sur le fonctionnement hydrique des palmiers à huile au cours de la saison sèche, en liaison avec un système racinaire fasciculé profond.

- elle confirme l'extrême sensibilité stomatique de cette espèce au déficit hydrique du sol, qui se traduit par une perturbation du fonctionnement hydrique de la plante pour une réserve en eau du sol élevée $(S - S_{PF4.2})/RU \simeq 74\%$.

- les précipitations même faibles provoquent l'ouverture stomatique et un accroissement du rapport ETR/ETP.

- les évapotranspirations réelles, calculées par le bilan d'eau ou par la formule de MONTEITH, avoisinent en conditions hydriques non limitantes, 80% de l'évapotranspiration potentielle (PENMAN modifié). Elles se sont abaissées jusqu'à 20% de l'ETP quand le déficit hydrique du sol était à son maximum.

Les résultats présentent une bonne cohérence entre eux. L'établissement de liaisons entre la pluviométrie, le stock d'eau dans le sol, la conductance stomatique, les évapotranspirations réelles et potentielles doit permettre de concevoir un modèle simple du système.

C H A P I T R E IV MODELISATION DE LA PRODUCTION

I - INTRODUCTION

La production du palmier à huile peut atteindre 35 t $ha^{-1}an^{-1}$ (poids frais de régimes) dans les zones écologiques les plus favorables (Malaisie, Indonésie). Ces très fortes productions ne sont jamais obtenues dans les conditions écologiques d'Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire). La mauvaise répartition des précipitations et leur volume plus faible n'expliquent pas entièrement les différences observées. En effet, plusieurs expériences d'irrigation (Bénin, Côte d'Ivoire) et de cultures en zones humides plus ou moins inondables (Côte d'Ivoire), ont montré que la production de régimes ne dépasse pas 25 t $ha^{-1}an^{-1}$. Il subsiste donc une différence d'environ 30% non expliquée par l'alimentation en eau insuffisante. Aussi peut on suspecter d'autres facteurs et en particulier le rayonnement.

Afin de mieux comprendre l'importance relative des caractéristiques génétiques et des paramètres climatiques dans les mécanismes de la production on a construit un modèle simple de bilan carboné. Il simule la croissance et la production d'arbres adultes (13 ans) dans les conditions climatiques de Côte d'Ivoire, avec ou sans déficit hydrique.

II - APPROCHE ET DESCRIPTION GENERALE DU MODELE.

1 - Généralités sur la modélisation

Par définition, un modèle est une représentation plus ou moins simplifiée du monde réel. Ce dernier étant difficile à aborder dans sa totalité, il peut être subdivisé en de nombreux systèmes. La principale caractéristique d'un système est la forte interaction qui existe entre ces éléments propres et la faible influence que ces derniers exercent sur les éléments extérieurs. Ainsi, on peut définir une culture et son sol comme un système dans lequel les processus physiologiques (photosynthèse, respiration, croissance, etc) interagissent fortement entre eux. De même le climat (extérieur au système) agit sur les processus physiologiques mais en

retour ces derniers n'influent que modérément sur le climat tout au moins à l'échelle de la culture.

PENNING de VRIES (1983) classe les modèles de croissance et de production en quatre grands ensembles :

- modèles statistiques
- modèles préliminaires
- modèles de compréhension (explicatifs) } modèles dynamiques
- modèles résumés

Les modèles statistiques font le plus souvent appel à des régressions entre le paramètre étudié (croissance, rendement, etc) et une ou plusieurs variables du milieu. Généralement simples, ils peuvent avoir une bonne capacité de prédiction. En contrepartie ils ont peu ou pas de pouvoir explicatif et sont difficiles à généraliser à d'autres conditions de milieu.

L'I.R.H.O. utilise un modèle de ce type, proposé par SURRE (1968), il relie la production au déficit hydrique, ce dernier étant calculé au moyen d'un bilan hydrique simplifié. Cette simulation donne des résultats satisfaisants en Afrique de l'Ouest où elle a été développée et permet de prédire la production avec une bonne précision la plupart des années.

Plus récemment, des modèles statistiques ont été élaborés dans le but de prédire la production mensuelle. Le premier a été mis au point par ROBERTSON et FOONG (1976) puis développé par FOONG (1980). Assez complexe il utilise de nombreuses fonctions et paramètres intermédiaires avec comme base des paramètres climatiques (températures maximales et minimales, rayonnement global, déficit hydrique du sol, percolation, etc) ou phénologiques (âge des palmiers, compétition entre les régimes présents, effet des productions antérieures, etc). Il est utilisé en Malaisie pour prédire les productions mensuelles dont les variations ont une faible amplitude. FRERE (1986) a élaboré un modèle en Afrique de l'Ouest qui est basé sur des principes similaires mais utilise un nombre de variables réduit qui sont : le déficit hydrique (méthode I.R.H.O.) et le rayonnement utile (SPARNAAIJ et al., 1965) calculés sur différentes périodes. Ces deux modèles expliquent 60 à 70% des variations saisonnières de production.

Les modèles préliminaires reflètent les connaissances scientifiques actuelles, ils quantifient et évaluent différentes hypothèses susceptibles d'expliquer le fonctionnement du système. De ce fait ils présentent un

grand intérêt scientifique et sont susceptibles de stimuler et d'orienter les recherches expérimentales. Leur capacité de prédiction reste généralement modeste.

Les modèles explicatifs nécessitent une bonne connaissance des processus de base qui régissent le fonctionnement du système étudié. L'intégration de ces connaissances rend généralement ces modèles complexes et difficilement utilisables tels quels. En plus de satisfaire la curiosité scientifique ils sont susceptibles de donner naissance à des modèles simplifiés de très bonne valeur prédictive et accessibles aux utilisateurs.

De WIT et PENNING de VRIES (1982) ont proposé de distinguer quatre niveaux dans la production des écosystèmes végétaux. Le premier niveau considère une alimentation hydrique et minérale non limitante. Les facteurs pris en compte sont le climat (rayonnement, température, etc), la répartition des assimilats et les processus physiologiques (photosynthèse, croissance, maintenance). Le second niveau de production prend en compte le bilan hydrique du sol. Les phénomènes impliqués sont les flux hydriques dans le sol (pluie, drainage, etc), dans le végétal (transpiration) et dans l'atmosphère (évaporation). Au troisième niveau la production est limitée par l'azote et les facteurs étudiés sont le bilan d'azote au niveau du sol et de la plante. Le quatrième niveau de production prend en compte le phosphore. Les éléments étudiés sont le bilan au niveau du sol et de la plante.

Comme toutes les classifications, celle-ci a le défaut de séparer des phénomènes qui le plus souvent s'interpénètrent. Cependant elle a le mérite de simplifier et de clarifier les choses ce qui permet une approche sélective des problèmes.

2 - Description générale du modèle

Le système que l'on a étudié est constitué par la végétation, essentiellement composée des palmiers, et par le sol sur lequel ils se développent. A un instant donné, ce système peut être défini par un ensemble de variables. Classiquement on peut distinguer cinq types de variables (de WIT et GOUDRIAAN, 1978) :

- Variables d'état (ex : réserves glucidiques, stock d'eau du sol)

- Variables d'entrées (ex : rayonnement, précipitations)
- Variables (ou taux) de flux (ex : photosynthèse)
- Variables auxiliaires (ex : indice foliaire, évapotranspiration potentielle)
- Variables de sortie (ex : production, évapotranspiration réelle).

L'ensemble des variablés sont interdépendantes et varient dans le temps et l'espace selon des processus divers. Dans le modèle ces processus sont quantifiés par des relations mathématiques qui assurent le fonctionnement du système c'est-à-dire son passage d'un état à un autre. Quand les lois qui régissent un processus sont parfaitement connues on dit que le modèle est déterministe, dans le cas contraire on utilise des relations statistiques et le modèle est dit empirique.

Dans un premier temps on a construit un modèle de bilan carboné qui correspond au premier niveau de production et suppose donc une alimentation hydrique et minérale optimale.

Les caractéristiques du modèle sont définies comme suit :

Variables d'état :

Biomasse de Folioles	(BFOL)
" de Pétioles	(BPET)
" de Rachis	(BRCH)
" de Stipe	(BS)
" de Racines	(BR)
RESERVES	(RES)

Variables d'entrées :

Rayonnement global	(R_g)
Température moyenne de l'air	(T)
Jour de l'année	(N)

Variables de flux

Photosynthèse nette	(PN)
Respiration d'entretien	(MR)
Croissance	(DB)
Mortalité	(MB)

Variables auxiliaires

Durée du jour	(H)
Rayonnement visible intercepté	(PAR)

Constantes

Constante solaire	(Io)
Latitude	(L)
Indice foliaire	(LAI)
Coefficient d'extinction du couvert	(k)
Efficience photosynthétique (rendement quantique)	(AL)
Photosynthèse maximale	(PM)

Parallèlement on a élaboré un modèle simple de bilan hydrique qui, couplé au bilan de carbone, permet d'atteindre le second niveau de production.

Caractéristiques du modèle de bilan hydrique :

Variables d'état :

Stock d'eau dans le sol	(S)

Variables d'entrée :

Rayonnement global	(Rg)
Température moyenne de l'air	(T)
Vitesse moyenne du vent	(V)
Précipitations incidentes	(PRI)
Déficit de saturation en eau	(VPD)

Variables de flux

Evapotranspiration	(ETR)
Ecoulement le long des stipes	(EC)
Drainage profond	(D)

Variables auxiliaires

Résistance aérodynamique	(r_b)
Rayonnement	(R_n)

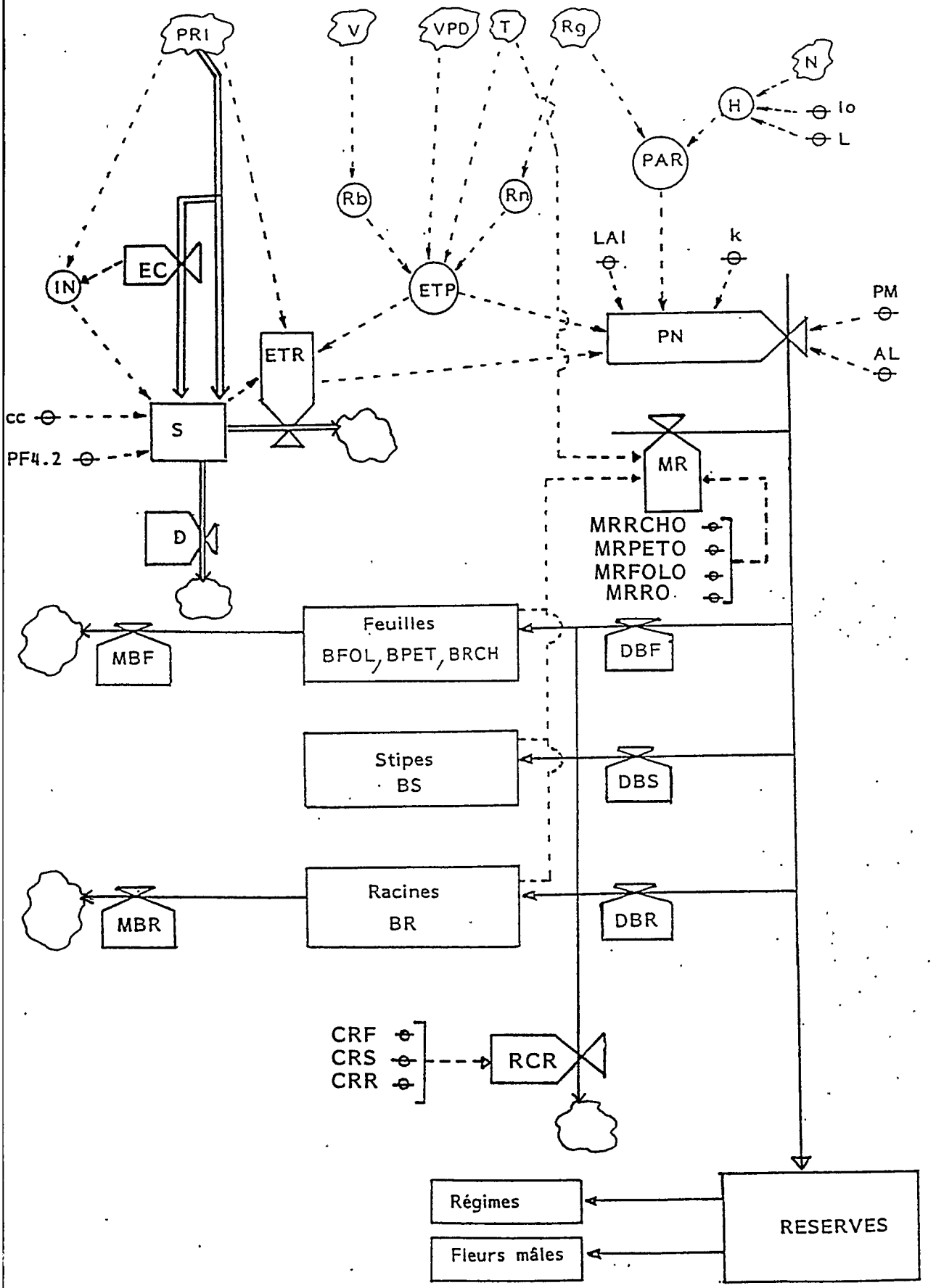


Fig. 49 : Schéma fonctionnel du modèle.

flux d'H_2O

flux de C

information

Evapotranspiration potentielle (ETP)
Interception d'eau par le couvert (I_n)

Constantes

Stock d'eau à la capacité au champ (S_{cc})
Stock d'eau au pF 4.2 ($S_{PF4.2}$)

Le schéma fonctionnel de l'ensemble bilan carboné et bilan hydrique (fig. 49) permet de visualiser la structure interne du modèle. Les codes utilisés sont ceux proposés par FORRESTER (1971) cité par de WIT et GOUDRIAAN (1978) :

Variables d'état

Variables d'entrée

Variables de flux

Variables auxiliaires

Constantes

Flux de carbone

Flux d'eau

Flux d'information

III - ENERGIE LUMINEUSE INTERCEPTEE ET PHOTOSYNTHESE DU COUVERT.

1 - Rayonnement visible incident et transmis

Dès que les palmiers sont agés de 4 à 5 ans les couronnes foliaires commencent à se rejoindre et à s'interpénétrer. On peut considérer qu'à 6 ans le couvert est fermé. Sur la parcelle étudiée les palmiers ont 13 ans et forment un couvert continu dont l'indice foliaire (LAI) mesuré est de 4.5. Dans le modèle les variations d'indice foliaire liées à l'élagage et au rythme d'émission saisonnier ne sont pas prises en compte.

Le rayonnement visible (PAR) est mesuré simultanément au sommet et sous le couvert (Fig. 50) au moyen de deux cellules au silicium (MACAM) reliées à une centrale d'acquisition de données (CAMPBELL). Le capteur au

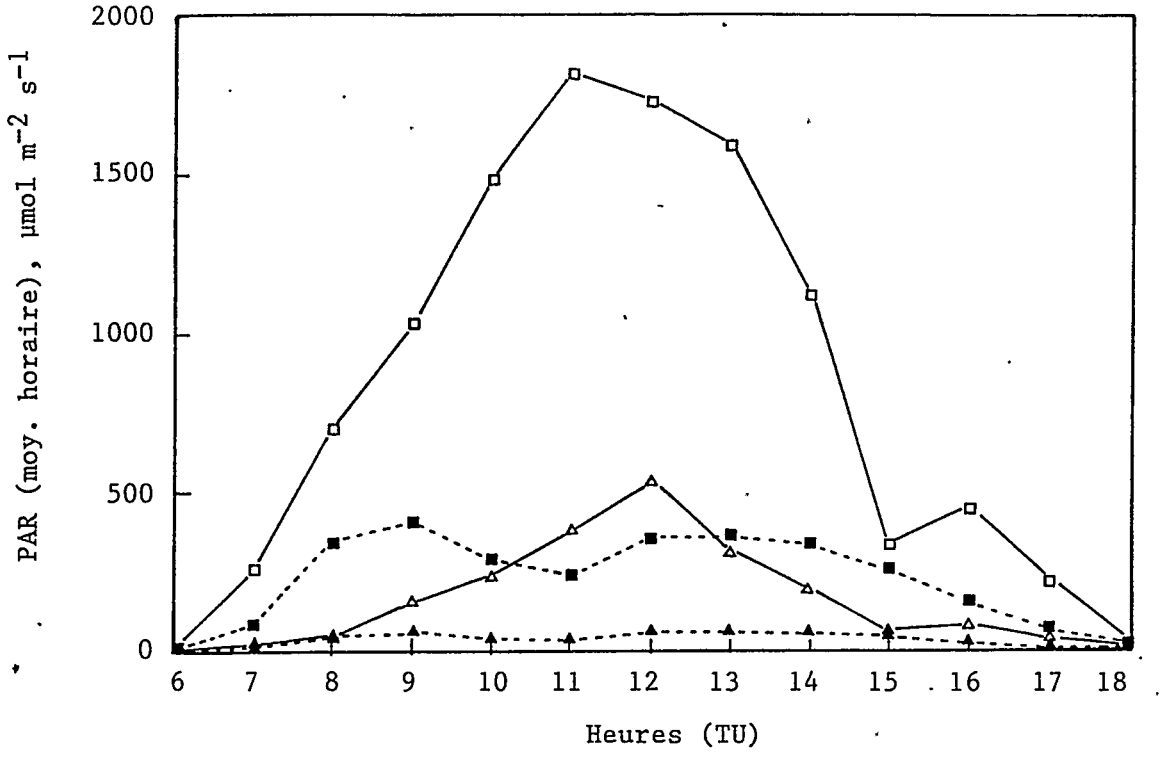


Fig. 50 : Variations horaires, au cours de 2 journées, du PAR incident (—□— le 17/4, ---■-- le 1/6) et du PAR transmis (—△— le 17/4, ---▲---le 1/6).

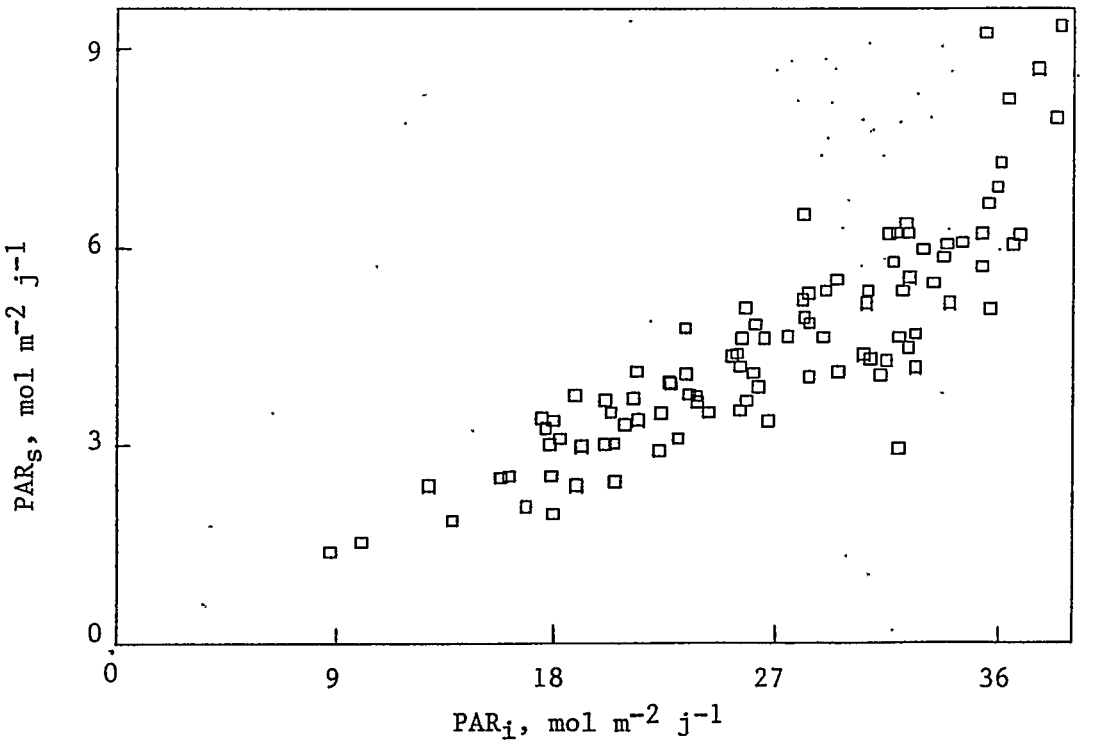


Fig. 51 : Relation entre le PAR transmis (PAR_s) et le PAR incident (PAR_i) journaliers.

sol occupe chaque jour un des 16 sous-triangles composant le triangle élémentaire entre 3 palmiers. La proportion de rayonnement visible transmis varie avec la position du capteur du fait de l'hétérogénéité du couvert (symétrie de plantation). Elle est égale à 16.1% quand le capteur se situe à 1.2m du stipe le plus proche et atteint 17.5% à 4.7m. D'autre part, la proportion du rayonnement visible transmis n'est pas constant au cours d'une journée. Elle varie avec la hauteur du soleil et donc l'heure de la journée.

Le PAR journalier arrivant au sol varie linéairement avec le PAR journalier mesuré au sommet du couvert (Fig. 51). Selon les journées considérées le rapport des deux peut varier de 0.12 à 0.20 avec une moyenne de 0.167 ± 0.038, sur 98 journées.

On a utilisé un modèle classique proposé par MONSI et SAEKI (1953), dans lequel l'extinction du rayonnement dans le couvert suit une loi exponentielle :

(19) $$I_t = I_o \, e^{-kLAI} \qquad \mu mol \, m^{-2} \, s^{-1}$$

I_t : PAR transmis en $\mu mol \, m^{-2} \, s^{-1}$
I_o : PAR incident en $\mu mol \, m^{-2} \, s^{-1}$
k : coefficient d'extinction du couvert
LAI : indice foliaire (Leaf Area Index)

Connaissant les trois autres paramètres on a pu calculer k. Au cours de 98 journées de mesures de janvier à juin, le coefficient d'extinction moyen journalier est de 0.401 ± 0.010. Cette valeur est faible, cependant elle est supérieure à la valeur obtenue par SQUIRE (1984) sur des palmiers de 10 ans en Malaisie (k = 0.31) et se compare bien aux résultats de BREURE (1987) obtenus en Nouvelle Guinée ($0.34 \leq k \leq 0.44$ pour des LAI compris entre 5 et 6) et à Sumatra (k compris entre 0.33 et 0.38)

2 - Photosynthèse

La photosynthèse foliaire a été mesurée *in situ* à l'aide d'une chambre d'assimilation et d'un analyseur de gaz carbonique portable ADC (voir CHAPITRE II). La réponse au rayonnement est peu variable entre les individus et on peut l'ajuster au moyen d'une hyperbole équilatère :

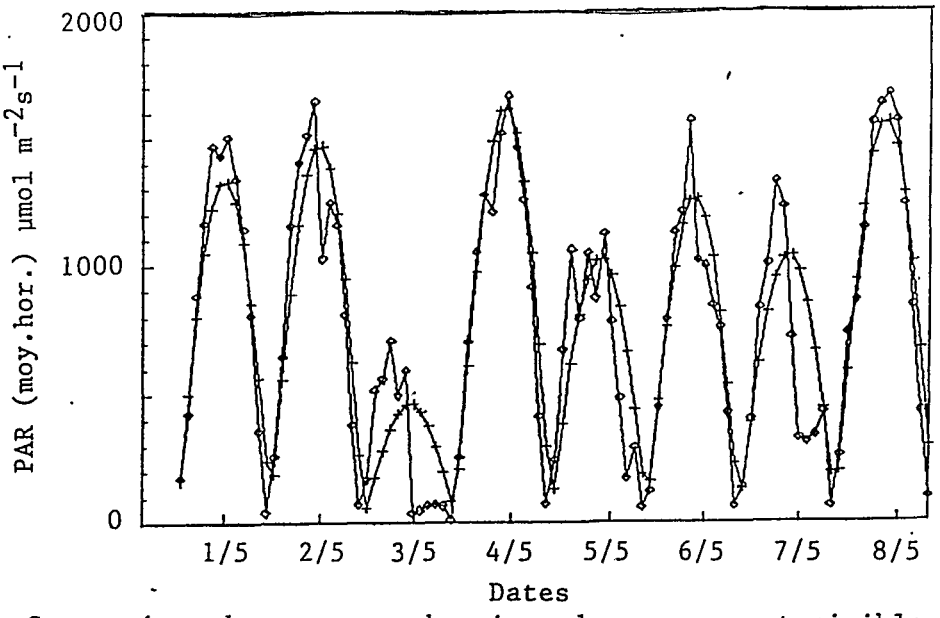


Fig. 52 : Comparaison des moyennes horaires du rayonnement visible mesuré (◇) et du rayonnement visible calculé (+), du 1/5 au 8/5.

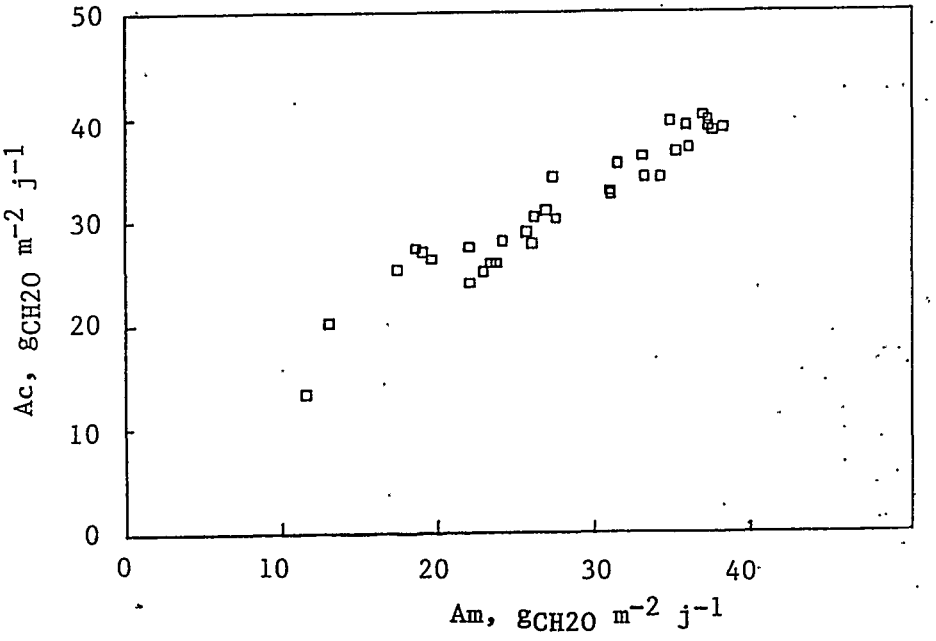


Fig. 53 : L'assimilation journalière obtenue avec le PAR calculé (Ac) ne diffère pas sensiblement de celle obtenue avec le PAR mesuré (Am).

Tableau XIV : moyennes mensuelles du rayonnement global journalier (R_g) et de l'assimilation nette journalière du couvert (A).

MOIS	JAN	FEV	MAR	AVR	MAI	JUN	JUL	AOU	SEP	OCT	NOV	DEC
R_g en MJ m^{-2} j^{-1}	13.7	14.8	17.0	16.3	16.3	13.6	13.3	10.2	14.0	12.3	17.1	12.9
A en $g_{CH2O} \cdot m^{-2}$ j^{-1}	27.4	29.4	32.6	31.6	31.8	27.2	26.7	21.2	28.0	24.9	32.9	26.0

(20) $$A = (\alpha\ I_i\ A_{inf}) / [\ \alpha\ I_i + A_{inf}\ ] \qquad \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$$

α : rendement quantique apparent en mol mol^{-1}

A_{inf} : photosynthèse maximale pour un rayonnement infini en μmol m^{-2} s^{-1}

I_i : PAR reçu (intercepté) par la surface foliaire en μmol m^{-2} s^{-1}

α varie peu avec le rang foliaire, il a été choisi comme la moyenne des efficiences mesurées sur les feuilles de rang 8 et 9 (α = 0.053 mol mol^{-1}). A_{inf} est calculé de façon à obtenir A_{max} = 23.7 μmol m^{-2} s^{-1} pour un rayonnement de 2000 μmol m^{-2} s^{-1} soit A_{inf} = 30.7 μmol m^{-2} s^{-1}.

Comme on l'a montré, l'assimilation maximale décroît lentement avec l'âge de la feuille jusqu'au rang 20, puis plus fortement au-delà. Cependant les feuilles de rang supérieur à 20 occupent une position basse dans la couronne et ne sont pas susceptibles de recevoir un rayonnement saturant. Aussi la photosynthèse maximale utilisée correspond aux feuilles de rang 8 et 9 qui sont une bonne moyenne pour les 20 premiers rangs.

L'équation (19) donne le PAR moyen transmis par un couvert d'indice foliaire LAI et mesuré sur une surface horizontale. Le PAR moyen reçu par les feuilles au même niveau est :

(21) $$I_i = k\ I_o\ e^{-kLAI} \qquad (\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1})$$

Si l'on remplace dans l'équation (20), I_i, par sa valeur donnée par l'équation (21) on obtient :

(22) $$A = A_{inf}\ (k\ I_o\ e^{-kLAI}) / (k\ I_o\ e^{-kLAI} + A_{inf}/a) \qquad (\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1})$$

En intégrant l'équation (22) sur LAI on obtient l'expression de l'assimilation du couvert :

(23) $$A = (A_{inf}/k)\ Ln\ [(\alpha\ k\ I_o + A_{inf}) / (\alpha\ k\ I_o\ e^{-kLAI} + A_{inf})] \qquad \div \mu mol\ m^{-2}\ s^{-1})$$

A partir de cette expression on obtient la valeur instantanée de l'assimilation du couvert pour des valeurs instantanées du PAR incident (I_o).

On détermine le rayonnement global extraterrestre horaire (qui arrive au-dessus de l'atmosphère) au moyen des formules données par BROCK (1981). Connaissant le rayonnement global journalier au sol et en supposant une

transmission atmosphérique constante du rayonnement extraterrestre on en déduit un rayonnement glogal horaire au sol. Ce dernier est transformé en PAR, en supposant que la proportion de rayonnement visible est de 47 % et que 1 μmol m^{-2} s^{-1} correspond à 2.11 W m^{-2} dans le visible. Le PAR calculé a été confronté au PAR mesuré au-dessus du couvert (moyennes horaires). On peut constater sur la figure 52 que les deux valeurs sont proches à l'exception des jours où le couvert nuageux est très variable.

Le LAI est supposé constant et égal à 4.5, valeur moyenne trouvée sur notre parcelle d'étude à La Mé. Les valeurs horaires de l'assimilation du couvert sont calculées au moyen de l'équation (23) et sommées pour obtenir la photosynthèse journalière du couvert.

En dehors de tout déficit hydrique la photosynthèse journalière du couvert calculée avec le PAR mesuré et le PAR calculé donne des résultats très proches. Ceci justifie la méthode employée qui utilise le rayonnement global journalier, donnée accessible dans la plupart des stations météorologiques.

La relation observée entre le PAR journalier et la photosynthèse journalière est quasi linéaire (Fig. 53) dans la gamme de rayonnements observés en Côte d'Ivoire. On peut donc utiliser cette relation pour faire fonctionner un modèle simplifié avec un temps de calcul réduit.

En 1988, le rayonnement global journalier varie de 3 à 22 MJ m^{-2} j^{-1} et l'assimilation nette journalière de 6 à 41 g_{CH2O} m^{-2} j^{-1}. La moyenne pour l'année 1988 est de 14.3 ± 0.4 MJ m^{-2} j^{-1} à laquelle correspond une assimilation de 28.3 ± 0.7 g_{CH2O} m^{-2} j^{-1}. L'énergie journalière moyenne reçue par le couvert est largement inférieure aux valeurs citées par LUDLOW (1985) qui sont comprises entre 17 MJ m^{-2} j^{-1} (Australie et Salvador) et 29 MJ m^{-2} j^{-1} (Californie).

Les moyennes mensuelles sont données dans le tableau XIV. Le mois d'août présente le rayonnement le plus faible alors que mars et novembre ont les plus forts rayonnements. On peut constater que la période comprise entre juin et octobre inclus présente un rayonnement journalier faible (12.7 MJ m^{-2} j^{-1}) alors qu'elle est généralement sans déficit hydrique compte tenu de la réserve en eau du sol. En revanche la grande saison sèche (de novembre à mars inclus) présente un rayonnement journalier plus élevé (15.2 MJ m^{-2} s^{-1}) en particulier en fin de saison sèche (février, mars).

IV - BIOMASSE ET CROISSANCE DES ORGANES

1 - Biomasses respectives des différents organes

Afin de mieux connaître la répartition des assimilats entre les différents organes on a entrepris une campagne d'abattage et de dissection. Dans un premier temps 16 palmiers de 10 ans appartenant à la lignée témoin ont été traités.

Mesures réalisées :

* Sur toutes les feuilles :
  - longueur de pétiole
  - longueur du rachis

* Sur les feuilles de rang 1 à 9 et 17, 25, 33
  - poids frais du pétiole, du rachis et des folioles
  - poids secs du pétiole, du rachis et des folioles
  - surface foliaire

* Sur le stipe
  - hauteur à l'aisselle de la feuille 33
  - sur des rondelles prélevées tous les 50 cm :
    volume (épaisseur, diamètre), poids frais, poids sec.

* Inflorescences :
  - poids frais et poids secs de toutes les inflorescences présentes sur l'arbre (pédoncule, rafle, spathes, fruits).

1 - Partie végétative

Les poids secs des feuilles (rachis, pétioles et folioles) sont présentés sur la figure 54.

Les poids secs foliaires, de stipe et racinaires par hectare sont présentés dans le tableau XV. On a supposé 40 palmes par arbre et une densité de 143 palmiers à l'hectare.

La biomasse racinaire a été mesurée *in situ* sur des palmiers de 13 ans par prélèvement dans une fosse jusqu'à la profondeur de 480 cm où l'on constate la quasi disparition des racines (voir Chapitre III).

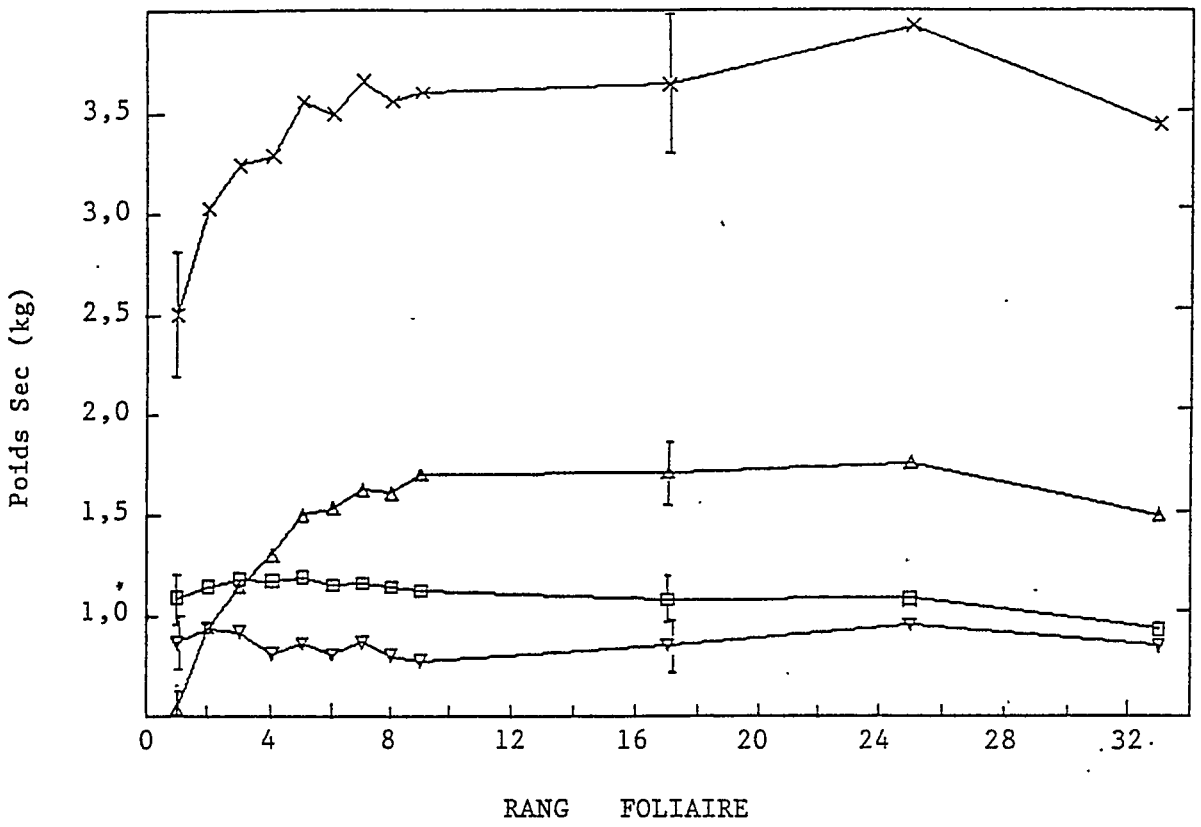


Figure 54 : Variations avec l'âge de la feuille du poids sec moyen de ses éléments constitutifs : (▽) folioles, (□) rachis, (△) pétiole, (×) totalité.

Tableau XV : Biomasses et pourcentages respectifs des organes végétatifs du palmier à huile à 13 ans.

ORGANES	FEUILLES			STIPES	RACINES			TOTALITE
	FOLIOLES	PETIOLES	RACHIS		I	II	III+IV	
$t_{ms}\ ha^{-1}$	4.95	8.97	6.05	21.75	8.33	11.36	11.79	73.20
% mstot.	6.8	12.3	8.3	29.6	11.4	15.5	16.1	100.0
	27.4			29.6	43.0			100.0

Afin de ramener les données obtenues sur des arbres de 10 ans à des arbres de 13 ans on a mesuré les hauteurs respectives des stipes à 10 et 13 ans (à l'aisselle de la feuille 33) :

$H_{10} = 3.21 \pm 0.36$ m et $H_{13} = 5.92 \pm 0.45$ m.

Le diamètre et donc la surface de la section du stipe est constante (pas de croissance radiale). Aussi connaissant la densité (184 $kg_{ms}\ m^{-3}$) mesurée lors des dissections, on a calculé la biomasse des stipes à 13 ans qui est de 21.75 $t_{ms}\ ha^{-1}$. La biomasse d'une feuille d'un palmier de 10 et 13 ans est la même aussi on peut en déduire la biomasse végétative totale :

$$MSTOT = 73.20\ t_{ms}\ ha^{-1}$$

Elle se décompose en 27.3% dans les feuilles, 29.7% dans les stipes et 43% dans les racines. Soit une biomasse aérienne de 41.7 $t_{ms}\ ha^{-1}$ comparable aux résultats de JAFFRE (1984) obtenus sur la lignée L2T xD10D à Dabou en Côte d'Ivoire qui trouve 37.5 $t_{ms}\ ha^{-1}$ à 9 ans et 54.6 $t_{ms}\ ha^{-1}$ à 15 ans.

2 - Biomasse des organes reproducteurs

Les inflorescences apparaissent à l'aisselle de chaque feuille en cycles mâles ou femelles qui se succèdent dans le temps. Ces cycles ne sont pas synchrones entre les arbres. Cependant il existe des cycles de production saisonniers et l'on a une majorité d'arbres en phase femelle ou mâle. En Côte d'Ivoire ces pics sont en partie corrélés avec le déficit hydrique 18 à 30 mois avant la récolte. Mais il existe aussi des pics de production dans des zones sans déficit hydrique (Indonésie, Malaisie).

Il semble donc que les périodes sèches puissent agir directement ou indirectement sur la sexualisation. Ce phénomène reste à étudier dans le détail pour envisager de le prendre en compte dans un modèle. Aussi avons nous pris un sex ratio moyen sur l'année de 0.65 qui est une valeur couramment admise pour la lignée témoin à La Mé. On a donc 14 régimes par palmier et par an et 8 inflorescences mâles (22 feuilles par an).

Les biomasses totales fraîches et sèches ainsi que les longueurs mesurées lors des dissections sont données dans les tableaux XVI et XVII.

Pour obtenir la biomasse sur pied, dans le cas de la production potentielle, qui est supposée constante on applique aux sommes des biomasses mâles et femelles leur proportion respective :

$BMAL = 0.35 \times 3149\ 10^{-6} \times 143$ soit $0.158\ t_{ms}\ ha^{-1}$

$BFEM = 0.65 \times 46682\ 10^{-6} \times 143$ soit $4.339\ t_{ms}\ ha^{-1}$

Tableau XVI : longueur (L), poids frais (Pf) et poids secs (Ps) moyens des inflorescences femelles selon le rang de la feuille axillante.

RANG	L mm	Pf g	Ps g
-2	8.8 ± 1.1	3.4 ± 1.1	0.04 ± 0.02
-1	9.7 ± 1.1	4.0 ± 1.3	0.05 ± 0.01
0	10.8 ± 1.3	4.8 ± 1.3	0.07 ± 0.02
1	12.5 ± 1.6	6.6 ± 1.9	0.09 ± 0.03
2	15.4 ± 1.9	9.3 ± 2.9	0.14 ± 0.05
3	17.4 ± 1.7	12.4 ± 3.3	0.20 ± 0.06
4	19.3 ± 2.3	14.6 ± 3.9	0.25 ± 0.07
5	22.3 ± 2.4	20.9 ± 5.4	0.39 ± 0.12
6	25.5 ± 2.7	28.3 ± 7.2	0.58 ± 0.19
7	30.1 ± 3.0	45.5 ± 14.1	0.87 ± 0.23
8	35.8 ± 4.7	79.6 ± 36.2	1.38 ± 0.52
9	44.3 ± 9.0	164 ± 98.9	2.81 ± 1.44
10	64.5 ± 19.4	264 ± 140	4.81 ± 2.88
11	113 ± 42.9	565 ± 308	16.9 ± 15.5
12	194 ± 113	1183 ± 874	78.9 ± 78.9
13	249 ± 121	1700 ± 1121	188 ± 192
14	352 ± 111	3111 ± 1276	450 ± 247
15	471 ± 70.5	4683 ± 1078	833 ± 269
16	458 ± 47.6	6091 ± 1413	1231 ± 354
17	458 ± 36.5	6773 ± 1362	1423 ± 330
18	476 ± 28.0	7987 ± 1008	1718 ± 247
19	462 ± 35.5	8821 ± 1660	1862 ± 333
20	451 ± 28.8	9884 ± 2019	2189 ± 510
21	441 ± 38.1	11197 ± 2347	2488 ± 527
22	441 ± 27.8	11543 ± 2124	2838 ± 577
23	438 ± 17.5	11617 ± 1065	3133 ± 452
24	468 ± 28.3	13355 ± 2582	3407 ± 882
25	448 ± 23.1	12820 ± 2053	3547 ± 840
26	453 ± 23.2	13667 ± 1411	4380 ± 1009
27	460 ± 24.4	14000 ± 1280	4329 ± 759
28	407 ± 10.6	11633 ± 2148	3660 ± 1192
29	440 -	13000 -	4175 -
30	450 ± 13.9	11971 ± 2951	4723 ± 804
Total	-	176260	46682

Tableau XVII : longueur (L), poids frais (Pf) et poids secs (Ps) moyens des inflorescences males selon le rang de la feuille axillante.

RANG	L mm	Pf g	Ps g
-2	6.0 -	1.2 -	0.02 -
-1	11.0 -	5.5 -	0.04 -
0	- -	- -	- -
1	9.5 ± 1.7	3.4 ± 1.5	0.04 ± 0.02
2	10.2 ± 1.5	4.7 ± 2.1	0.06 ± 0.04
3	13.6 ± 2.1	6.8 ± 1.9	0.10 ± 0.04
4	15.0 ± 1.9	8.8 ± 2.4	0.13 ± 0.05
5	16.5 ± 2.6	12.9 ± 1.6	0.17 ± 0.03
6	22.5 ± 7.9	26.4 ± 21.4	0.44 ± 0.39
7	19.0 ± 5.5	13.2 ± 6.1	0.22 ± 0.15
8	28.8 ± 8.3	27.6 ± 13.7	0.60 ± 0.29
9	35.6 ± 8.1	37.4 ± 11.0	0.74 ± 0.32
10	84.3 ± 33.6	213 ± 126	5.21 ± 4.61
11	175 ± 60.0	625 ± 259	23.9 ± 13.6
12	280 ± 56.7	1065 ± 278	54.4 ± 73.3
14	542 ± 40.4	3570 ± 721	539 ± 160
15	590 ± 81.5	5086 ± 1549	959 ± 281
16	710 -	8322 -	1564 -
Total	-	19029 -	3149 -

2 - Croissance des organes

1 - Feuilles

Le rythme d'émission foliaire est susceptible de varier avec la lignée considérée, l'âge du palmier et les conditions climatiques. Dans le cas de la lignée étudiée (L2T x D10D), le rythme moyen annuel pour des palmiers adultes est d'une feuille tous les 17 jours. Au cours de la saison sèche les feuilles continuent de se former mais ne s'épanouissent pas. Ainsi on peut observer plusieurs "flèches" qui ne s'ouvrent qu'à l'arrivée des pluies. Une étude en cours sur la station de La Mé devrait permettre de quantifier le phénomène qui influence plus la surface foliaire que la biomasse sur pied.

Pour notre modèle on a retenu le chiffre d'une feuille formée tous les 17 jours comme constant au cours de l'année, soit 3 g_{ms} m^{-2} j^{-1} ou encore 10.9 t_{ms} ha^{-1} an^{-1} ce qui est assez proche des 9.2 t_{ms} ha^{-1} an^{-1} mesurées par HIRSCH (1980) sur des palmiers de 11 ans à La Mé..

2 - Stipe

La croissance du stipe a été étudiée en détail en ce qui concerne la lignée témoin à La Mé (JACQUEMARD, 1979; JACQUEMARD et BAUDOIN, 1987). A l'âge qui nous intéresse elle est de 0.45 m an^{-1}) en prenant une section constante de surface (mesurée) égale à 0.41 m^2. La densité moyenne étant de 184 kg_{ms} m^{-3}, la biomasse produite est de 2.21 t_{ms} ha^{-1} an^{-1} ou encore 0.61 g_{ms} m^{-2} j^{-1}. HIRSCH (1980) calcule une croissance plus élevée qu'il estime à 3.8 t_{ms} ha^{-1} an^{-1}.

3 - Racines

La croissance des organes souterrains est sans doute un des paramètres les plus difficiles à appréhender. Les techniques sont souvent difficiles à mettre en oeuvre, lourdes et peu fiables aussi on n'a pas tenté de mesurer ce paramètre. RUER (1968) a mesuré sur les 60 premiers centimètres du sol les biomasses racinaires et leur variation au cours du temps par des prélèvements à la tarière. On peut déduire de ces travaux, des taux de renouvellement annuels de 15 % pour les racines primaires (RI), 31 % pour les secondaires (RII) et 57 % pour les racines fines tertiaires et quaternaires (RIII + RIV). On a appliqué ces taux aux biomasses racinaires que nous avons mesurées ce qui donne une croissance racinaire totale de 11.5 t_{ms} ha^{-1} an^{-1} ou 3.15 g_{ms} m^{-2} j^{-1}. D'après RUER (1968) la croissance des racines absorbantes (RIII + RIV) n'intervient qu'en novembre

Tableau XVIII : biomasse et croissance des inflorescences en l'absence de déficit hydrique ou minéral. La densité de plantation est de 143 palmiers à l'hectare.

	Nombre par arbre et par an	Poids moyen kg_{ms}	Production $t_{ms}\ ha^{-1}\ an^{-1}$	Biomasse sur pied, $t_{ms}\ ha^{-1}$
Inflorescences males	8	1.4	1.60	0.158
Inflorescences femelles	14	5.0	10.01	4.339
Total	22	6.4	11.61	4.497

Tableau XIX : teneurs en azote ([N]) et en minéraux ([Mx]) d'après GRAY (1969) et coefficients "biochimiques" (TURN,GI) d'après de WIT et al. (1978).

Organes	[N]	[Mx]	TURN	GI
Folioles	0.025	0.038	0.036	0.07
Pétioles	0.040	0.018	0.036	0.07
Rachis	0.030	0.016	0.036	0.07
Inflorescences jeunes	0.034	0.134	0.036	0.03

et décembre. En revanche la croissance des racines plus grosses (RI et RII) existe tout au long de l'année. Ces paramètres ont été pris en compte dans le modèle.

4 - Inflorescences et régimes

La croissance des inflorescences n'est pas simulée dans le modèle. Les carbohydrates en excès, une fois l'entretien et la croissance des parties végétatives satisfaites, sont alloués à un compartiment réserves. Les réserves présentes à la fin de l'année sont transformées en inflorescences.

Pour ce faire on doit connaître les coefficients respiratoires d'entretien et de croissance (voir V Respiration) ainsi que les biomasses sur pied et la croissance journalière. Dans le cas d'une production potentielle on connaît la biomasse sur pied (supposée constante) quand à la croissance on peut la calculer à partir du nombre d'inflorescences produites par an et de leur poids (tableau XVIII). Ainsi il faut 2.42 g de glucose pour produire 1 g_{ms} d'inflorescence (mâles et femelles confondues).

V - RESPIRATION

La séparation de la respiration totale d'un organe en respirations de croissance et d'entretien permet de mieux interpréter les résultats de mesure (De WIT, BROUWER et PENNING de VRIES, 1970; Mc CREE, 1970). Les équations employées sont de la forme :

$$R = a\,A + b\,B$$

avec R respiration totale, A photosynthèse journalière et M biomasse sèche de la plante. a et b sont des coefficients qui dépendent de l'espèce considérée.

PENNING de VRIES (1972, 1975) a développé une analyse théorique sur l'usage des assimilats dans une plante. Connaissant la composition chimique des éléments présents et en croissance, il s'appuie sur des connaissances biochimiques qui permettent de calculer le coût de transport, d'entretien et de croissance des différents organes. Dans notre modèle, on a utilisé cette approche développée par de WIT et al. (1978) dans son modèle BACROS.

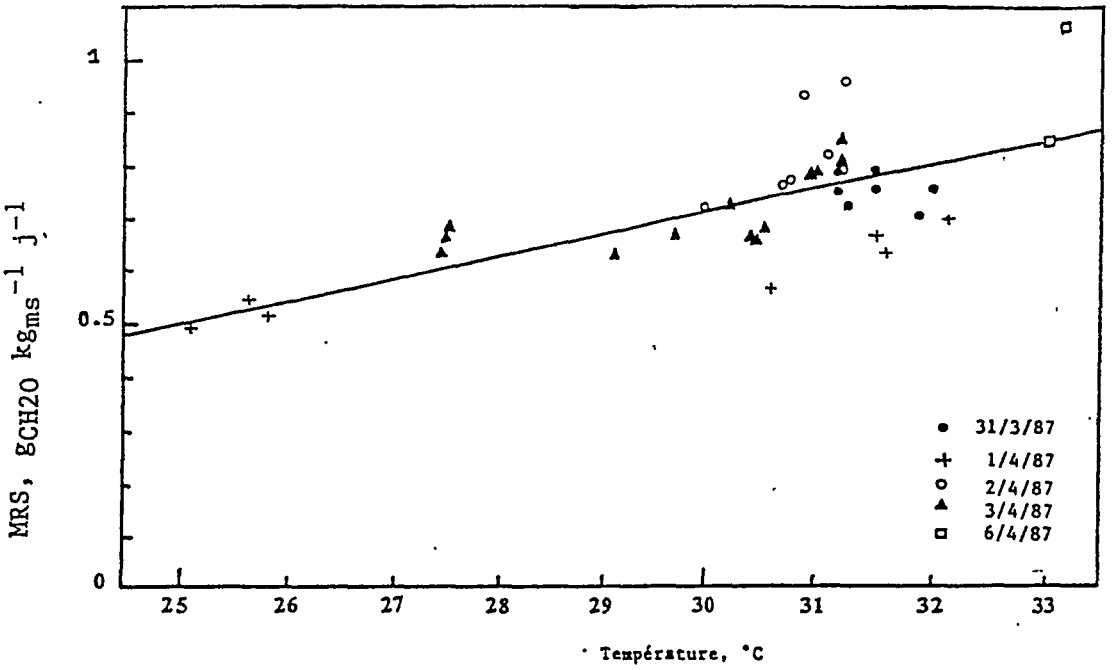


Fig. 55 : Evolution de la respiration "d'entretien" du stipe (MRS) avec la température.

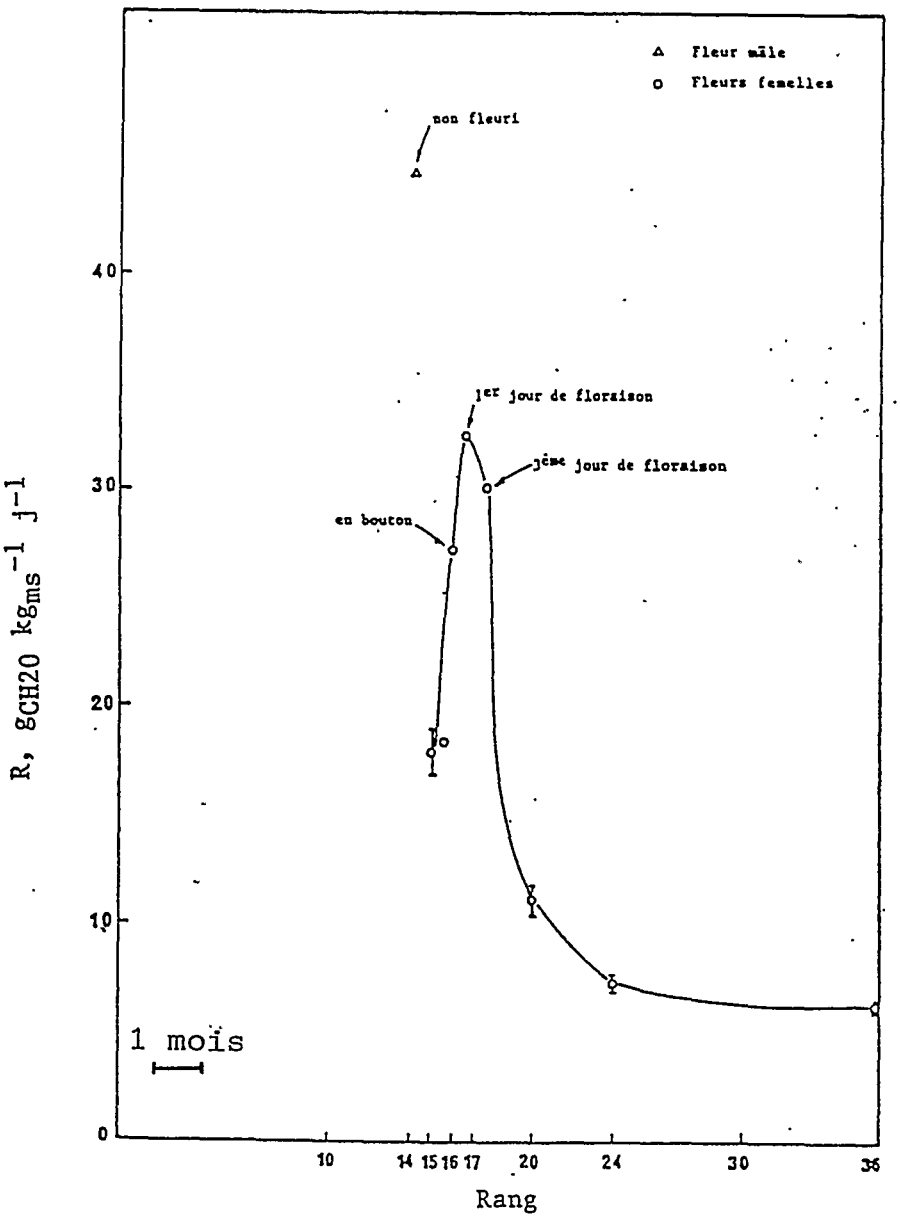


Fig. 56 : Evolution de la respiration totale des inflorescences avec leur rang.

1 - Respiration d'entretien

Le coefficient respiratoire de chacun des organes est calculé à partir de la formule suivante :

(24) $$MR = TURN \times PROT \times [\ N\ ] + GI \times [\ Mx\ ] \qquad (g_{CH2O}\ g_{ms}^{-1})$$

[N] : teneur en azote en g g_{ms}^{-1}

[Mx] : teneur en minéraux (cendres totales) en g g_{ms}^{-1}

PROT : coefficient qui permet de transformer l'azote en protéines PROT = 6.25

GI : coefficient qui prend en compte le coup de maintenance des gradients ioniques.

TURN : coefficient qui prend en compte le "turn over" des protéines libres (0.1) et des membranes (1.0).

Les différents coefficients et teneurs utilisées sont données dans le tableau XIX, les coefficients s'appliquent pour une température de 25°C.

La respiration du stipe a été mesurée sur un seul palmier, à 1 mètre de hauteur en enfermant une partie de ce dernier dans une enceinte en plastique souple. A cette hauteur, le stipe ne présente aucun méristème et donc aucune croissance. La respiration mesurée correspond donc à une respiration d'entretien. Un flux d'air est envoyé dans l'enceinte au moyen d'un compresseur, le débit et la teneur en CO_2 sont mesurés à l'entrée. L'air est récupéré et sa teneur en CO_2 est mesurée à la sortie. Parallèlement on suit la température moyenne du stipe dans l'enceinte. Le volume de stipe enfermé dans l'enceinte est mesuré, connaissant la densité sèche (184 kg m^{-3}) on en déduit la respiration par unité de poids sec. Les résultats sont présentés sur la figure 55, on obtient la relation suivante:

$$MRS = 0.0417\ T - 0.5409 \qquad (g_{CH2O}\ kg_{ms}^{-1}\ j^{-1}), \quad r^2 = 0.47,\ ddl = 35$$

avec MRS le coefficient de respiration d'entretien du stipe et T la température du stipe (°C).

De la même façon que pour le stipe, la respiration totale (entretien et croissance) des inflorescences femelles a été mesurée depuis le rang 15 jusqu'au rang 36 (Fig. 56). Au moment de la floraison (rang 15 à 18) on observe un très fort accroissement de la respiration liée à une émission de chaleur qui s'accompagne d'un dégagement de substances odorantes ("anis").

Ce phénomène est encore plus marqué chez les fleurs mâles et nous n'avons pas pu réaliser de mesures en pleine floraison (saturation de l'analyseur infra-rouge).

Le coefficient respiratoire mesuré sur un régime mûr (rang 36) à 29°C est de 0.0063 $g_{CH2O}\ g_{ms}^{-1}\ j^{-1}$. Si l'on suppose qu'à ce stade il n'y a plus de croissance, il s'agit d'un coefficient de maintenance. D'autre part, la partie grasse (huile) ne respire pas et représente environ 48% du poids sec (DESASSIS, 1961; KRAALINGEN, 1985). On peut donc calculer un coefficient respiratoire d'entretien des "parties actives" du régime (rafle, épillets, partie des fruits sans huile) :

$$MRINF = 0.0063 / 0.52 \quad \text{soit} \quad 0.0121\ g_{CH2O}\ g_{ms}^{-1}\ j^{-1}$$

Ce dernier est très proche du coefficient que l'on peut calculer par la méthode des teneurs en azote et en minéraux pour les inflorescences males et femelles :

$$MRINF = 0.0117\ g_{CH2O}\ g_{ms}^{-1}\ j^{-1}$$

Notre résultat valide donc indirectement et partiellement la méthode de calcul de De WIT et al. (1978).

Les coefficients retenus pour le modèle sont les suivants (en $g_{CH2O}\ g_{ms}^{-1}\ j^{-1}$ et à 25°C) :

Folioles : MRFOL = 0.0083 (nocturne)
Pétioles : MRPET = 0.0022
Rachis : MRRCH = 0.0018
Racines : MRR = 0.0022
Stipes : MRS = 0.0005
Inflorescences avant floraison : MRINF = 0.0117
Inflorescences après floraison : MRGRA = 0.0022 (KRAALINGEN, 1985)

D'après RUGET (1981), la respiration d'entretien des parties souterraines peu excéder ou non celle des parties aériennes. Dans le modèle on a fixé MRR = MRPET.

Les températures moyennes sont utilisées pour calculer des

Tableau XX : composition biochimique des différents organes et coût en glucose de la synthèse des composés, d'après KRAALINGEN (1985).

Organes	Principaux composés biochimiques en pourcentage de la matière sèche					
	Glucides	Lipides	Lignines	Ac. organiques	Proteines	Minéraux
Folioles	75	5	5	5	6	4
Stipes	68	2	20	2	4	4
Racines	71	2	20	2	3	2
Régimes	41	48	4	2	3	2
Coût de synthèse $g_{ms}\ g_{CH2O}^{-1}$	0.761	0.304	0.435	1.017	0.503	1

coefficients journaliers. On a supposé un doublement de la respiration par une augmentation de la température de 10°C ($Q_{10} = 2$)

$$MR\ (T) = MR\ (T25)\ e^{0.069\ (T-25)}$$

2 - Respiration de croissance

Elle est calculée à partir de la composition chimique de chacun des organes (Tableau XX) et de la quantité de glucose nécessaire pour former les différents composés chimiques.

Les coefficients respiratoires de croissance obtenus en $g_{CH2O}\ g_{ms}^{-1}$ sont les suivants :

Folioles : CRFOL = 1.37
Stipes : CRS = 1.45
Racines : CRRAC = 1.45
Régimes : CRGRA = 1.89

Les coefficents des pétioles (CRPET), rachis (CRRCH) et inflorescences (CRINF) avant floraison sont pris égaux à 1.45.

Les régimes ont un coût de synthèse sensiblement supérieur aux autres organes en raison de leur forte teneur en lipides (48%) riches en énergie.

VI - BILAN HYDRIQUE

1 - Description

A partir des connaissances acquises au cours de notre étude, on a cherché à modéliser de façon simplifiée le fonctionnement hydrique du système.

L'évapotranspiration potentielle est calculée à l'aide de données climatologiques et de la formule de PENMAN modifiée.Cette formule est généralement considérée comme la plus appropriée, le choix de la formule n'est pas innocent et peut faire varier la simulation de la production dans de fortes proportions (DUGAS et AINSWPRTH, 1985).

La réserve utile du sol est calculée comme la différence entre le stock hydrique à la capacité au champ ($S_{cc} = 1222$) et celui au PF 4.2 ($S_{PF\ 4.2} = 786$).

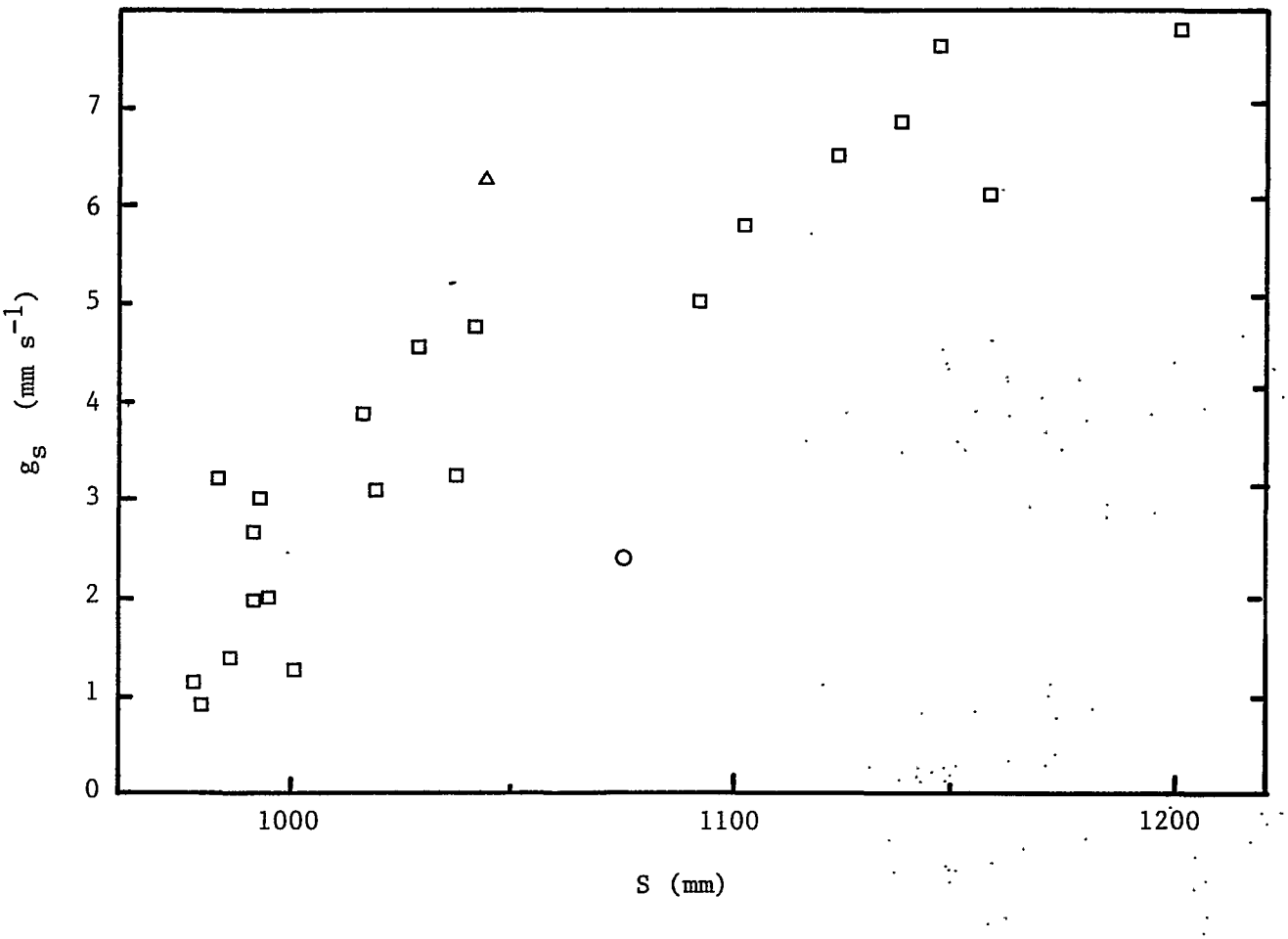


Figure 57 : Conductance stomatique moyenne du couvert (g_s) et stock hydrique du sol (S). (△) jour de pluie, (○) jour d'Harmattan.

Sur la figure 57 on a représenté la conductance stomatique moyenne du couvert en fonction du stock hydrique. La conductance décroît pour une réserve du sol (R) inférieure à 75% de la réserve utile, $R = (S_{cc} - S)$ soit $R \simeq 112$ mm. Ce seuil est élevé, la fermeture stomatique intervient le plus souvent pour une réserve comprise entre 40% et 60% de la réserve utile (TURNER et al., 1985; GOLLAN et al., 1985).

Quand la réserve du sol est supérieure à ce seuil, la conductance stomatique est maximale et le rapport ETR_t/ETP est de 0.81 en moyenne. BOISVERT et DYER (1987) présentent les différentes relations utilisées dans les modèles empiriques de bilan hydrique. La démarche retenue est celle de IDIKE et al. (1981) où l'on suppose qu'en dessous du seuil fixé, le rapport ETR_t/ETP décroît proportionnellement au rapport R/Ru jusqu'à atteindre 21% quand R/Ru = 0.44 qui correspond au minimum enregistré dans nos mesures. Si ce dernier s'abaisse encore on suppose que le rapport ETR_t/ETP décroît linéairement avec R/Ru jusqu'à 0 soit $ETR_t/ETP = 0.47\ R/Ru$.

On utilise donc 3 relations qui permettent de calculer ETR connaissant Ru, R et ETP :

si $R/Ru \geq 0.74$	ETR_t/ETP	$= 0.81$
si $0.44 \leq R/Ru < 0.74$	ETR_t/ETP	$= 2\ R/Ru - 0.67$
si $R/Ru < 0.44$	ETRt/ETP	$= 0.47\ R/Ru$

Ces relations permettent de simuler l'ETR journalière et ce faisant de calculer la nouvelle réserve du sol si l'on connaît les précipitations incidentes (P_i) et l'interception par le couvert (I_n) :

$$R\ (N+1) = R\ (N) - ETR_s\ (N) + P_i\ (N) - I_n\ (N)$$

N : jour calendaire

on suppose le ruissellement, le drainage et les remontées capillaires négligeables.

La simulation à l'aide de ces relations fonctionne bien au début de la saison sèche en l'absence de pluie (décembre à mars). Lorsque les pluies interviennent on sous-estime l'ETR et donc on surestime la réserve en eau du sol (fig. 58a). Ce phénomène s'explique par la très forte sensibilité stomatique aux précipitations, même modestes .

Afin de le prendre en compte on a utilisé des relations empiriques entre la pluie et l'évapotranspiration réelle :

si $P_i \geq 2$ mm, $P_i\ (N-1) \geq 5$ mm, $P_i\ (N-2) \geq 10$ mm ou $P_i\ (N-3) \geq 15$ mm alors $ETR = 0.81\ ETP\ (N)$

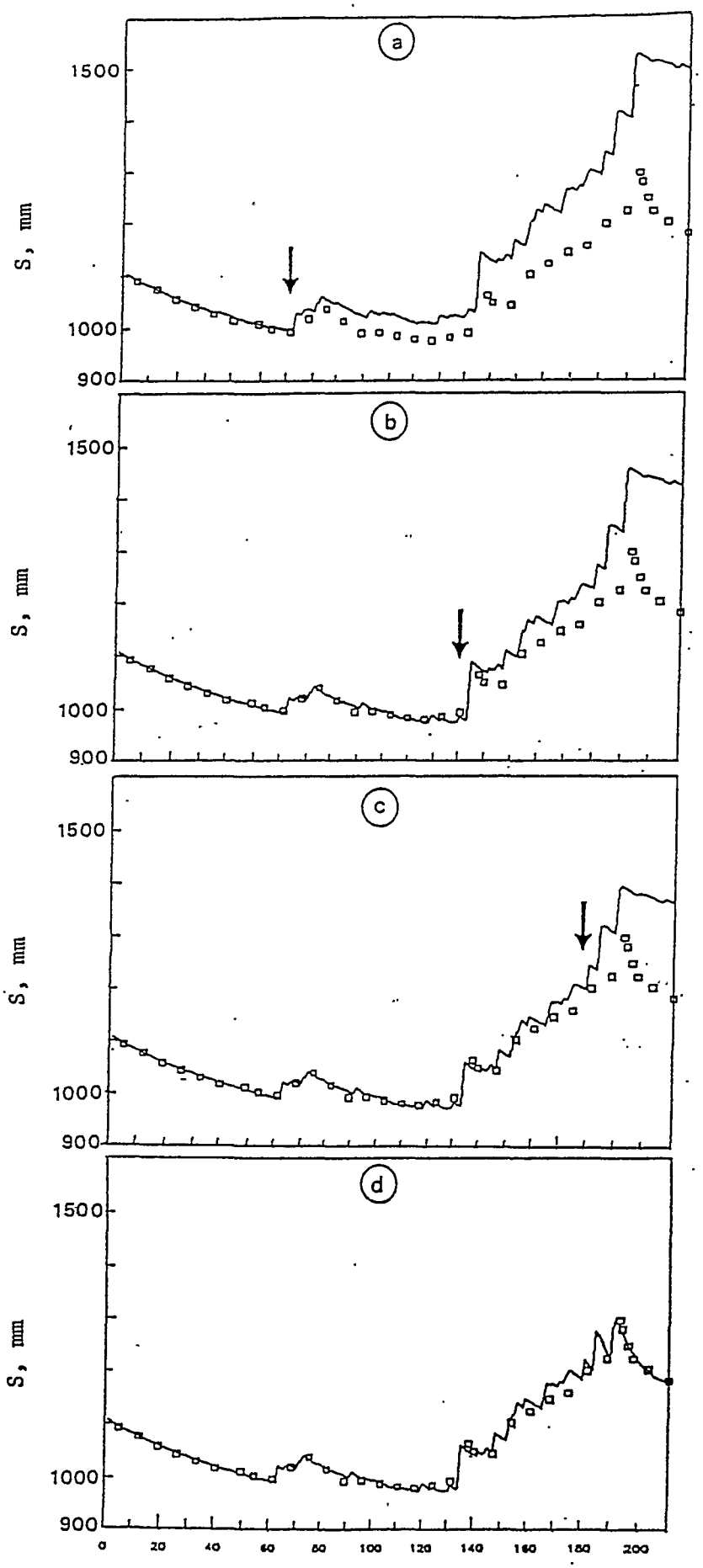


Fig. 58 : Ajustement du stock hydrique simulé (—) aux données mesurées (□). Effet cumulé de la prise en compte de différents facteurs sur la simulation : ⓑ réaction stomatique aux pluies
ⓒ ruissellement associé aux fortes pluies
ⓓ drainage profond

Ces relations permettent de simuler l'ouverture stomatique en cas de faible pluie, mais aussi le maintien de cette ouverture pour une réserve hydrique du sol faible. D'autre part elles permettent d'anticiper la reconstitution de la réserve en eau du sol en cas de pluies importantes. Ces trois comportements stomatiques ont été mis en évidence au chapitre III.

La simulation que l'on obtient en prenant en considération ces relations rend mieux compte de l'influence des précipitations sur l'ETR ce qui permet de simuler correctement l'évolution de la réserve en eau avec les épisodes pluvieux (Fig. 58b).

On a pu constater lors de la très forte pluie du 14 juin 1988 qu'une partie de l'eau tombée ne participe pas au stock du sol. Le drainage étant exclus (horizons profonds secs), il faut supposer qu'une partie de cette eau est perdue par ruissellement. Même sur des parcelles dont la pente est négligeable on peut observer du ruissellement en cas de très forte pluie (OCHS, communication personnelle). Pour cette pluie de 124.1 mm, on a retrouvé dans le sol l'équivalent d'une pluie de 85 mm. Aussi, faute de données supplémentaires, les pluies journalières dépassant 85 mm sont ramenées à cette valeur dans le modèle (fig. 58c).

Le drainage profond a débuté fin juin dans notre campagne de mesure (réhumectation des horizons jusqu'à 520 cm) avec l'ensemble des horizons très proches de la capacité au champ. La nuit du 11/7 au 12/7, le drainage mesuré a été de 6 mm alors que le profil était sursaturé en eau après la pluie de 119.4 mm (nuit du 9 au 10 juillet).

Ne connaissant pas la cinétique de drainage on a ajusté le modèle par itération :

si R > RU on suppose le drainage égal à 8 mm par 24 heures.

si R > 0.97 RU on suppose le drainage égal à 4 mm par 24 heures.

si R > 0.90 RU on suppose le drainage égal à 2 mm par 24 heures.

Une étude actuellement en cours à La Mé doit permettre de mieux comprendre et simuler la cinétique du drainage en appliquant une quantité d'eau sur un profil suivi à l'humidimètre neutronique.

Ce modèle très simple permet de simuler l'évolution du stock hydrique au cours de la saison 1988 (fig. 58d). La précision obtenue est satisfaisante en particulier au cours de la grande saison sèche qui reste notre principal objectif.

La poursuite des mesures de bilan hydrique permettra de le tester sur plusieurs saisons sèches et humides avec des évènements pluvieux variables. A l'aide d'un nombre de données plus important on pourra chercher à simuler, de façon continue au moyen d'une seule équation,les variations de l'évapotranspiration en fonction de l'eau disponible dans le sol (STEWART et al., 1985). Compte tenu de la sensibilité stomatique et du rôle probablement important des horizons superficiels du sol il est envisagé de réaliser un modèle à deux compartiments en s'inspirant de CHOISNEL (1985) et CHASSAGNEUX et CHOISNEL (1986,1987).

2 - Relation avec le bilan de carbone

Dans la version actuelle du modèle, le bilan hydrique est couplé au bilan carboné par une relation de proportionnalité entre l'assimilation et la transpiration.

$$PNR/PNJ = [0.7\ ETR_t/(0.81\ ETP) + 0.3]$$

PNR : photosynthèse journalière effective
PNJ : photosynthèse journalière potentielle (sans déficit hydrique)
ETR_t : évapotranspiration réelle totale
ETM = 0.81 ETP : évapotranspiration maximale

PNJ est calculée au moyen du modèle de photosynthèse potentielle décrit précédemment.

VII - RESULTATS ET DISCUSSION

1 - Importance relative des différents puits de carbone

Le fonctionnement du modèle au premier niveau de production, c'est-à-dire en conditions d'alimentation hydrique et minérale non limitantes, a permis de calculer l'entrée des assimilats et leur utilisation annuelle.

La figure 59 représente schématiquement l'utilisation des assilimats telle quelle est modélisée. On constate que la respiration totale (RSOM) représente 67% de l'assimilation nette (PNJSOM) ce qui est une valeur élevée par rapport aux chiffres de 20% à 50% généralement observés (RUGET, 1981). Les parts respectives occupées par les différents organes végétatifs dans la respiration d'entretien et celle de croissance sont représentées

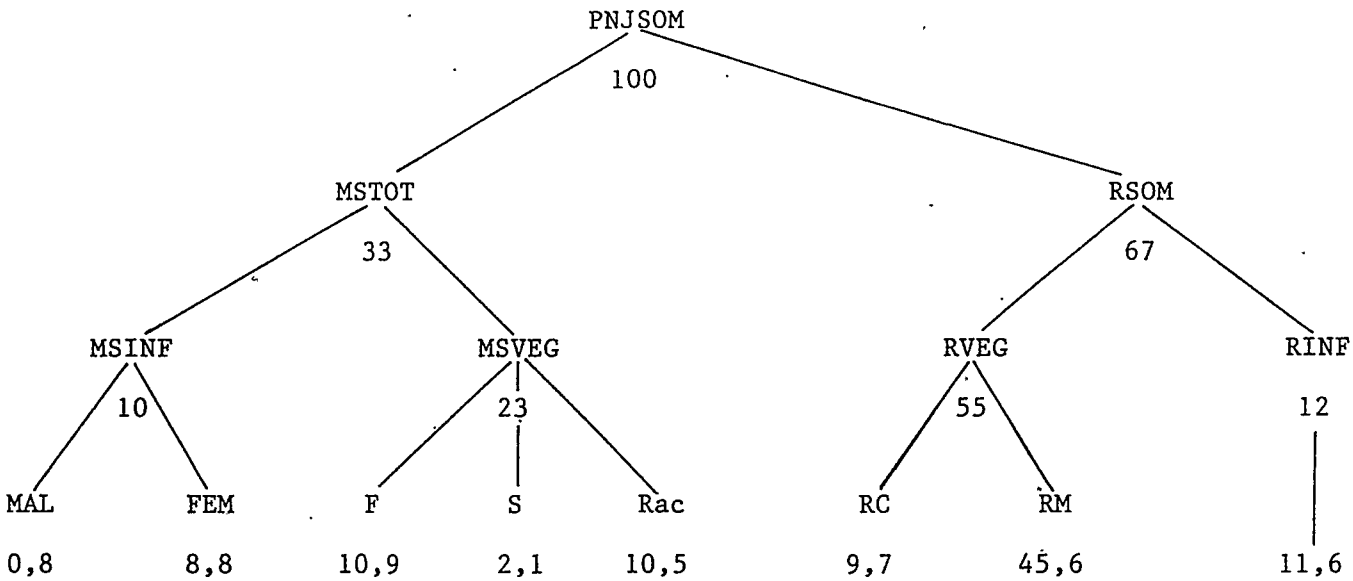


Fig. 59 : Répartition annuelle des assimilats en pourcentage de l'assimilation nette. Avec PNJSOM (assimilation) = 105,1 t_{ms} ha^{-1} an^{-1}. MS : matière sèche, R : respiration, VEG : végétatif, INF : reproductif, RC :croissance, RM : entretien, F : feuilles, S : stipe, Rac : racines, MAL : fleurs mâles, FEM : régimes.

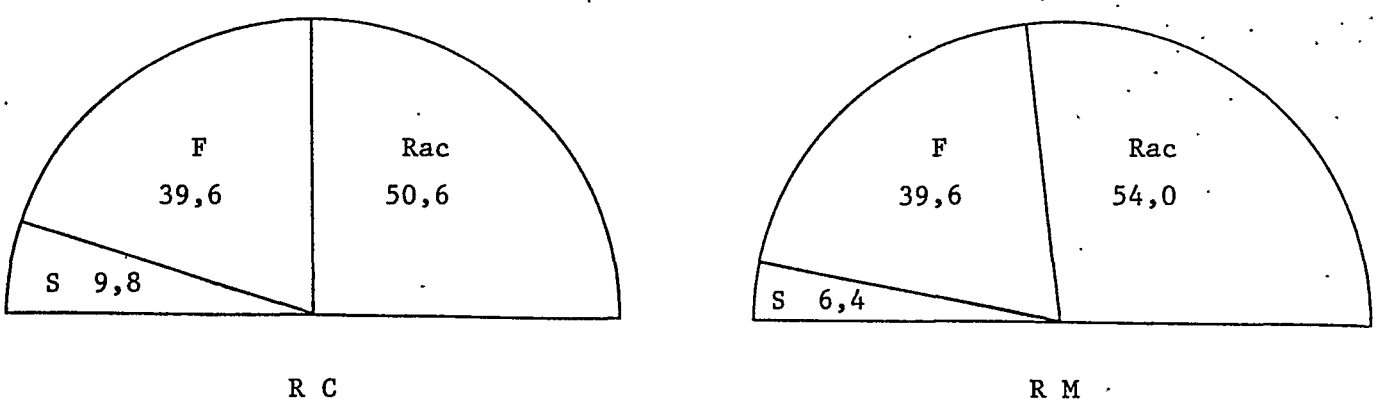


Fig. 60 : Répartition en pourcentage entre les différents organes de la respiration d'entretien (RM) et de croissance (RC) des parties végétatives. S : stipe, F : feuilles, Rac : racines.

sur la figure 60. On peut noter le faible impact du stipe en particulier sur le coût d'entretien ce qui explique pourquoi les palmiers âgés, dont le stipe atteint un fort développement, maintiennent une bonne production. A l'aide des figures 59 et 60 on peut montrer la part prépondérante comme puits de carbone de l'entretien des racines (25% de PNJSOM) et des feuilles (18% de PNJSOM).

La matière sèche formée (MSTOT) annuellement représente 33% des entrées de carbone. Sa répartition entre les différents organes est présentée sur la figure 61. Les puits principaux sont les feuilles et les racines. Dans le modèle, la partie allouée aux organes reproducteurs représente la différence entre les entrées de carbone d'une part, la respiration et la croissance des organes végétatifs d'autre part.

2 - Test de sensibilité du modèle

L'influence du déficit hydrique sur l'assimilation et la production est déterminante. Pour l'année 1988, l'assimilation est réduite de 9%, la biomasse sèche totale formée de 13%, la production de régime en poids frais de 43%.

Afin de se placer dans des conditions proches de la réalité, le test de sensibilité à été réalisé sur la production calculée avec déficit hydrique. Ce qui correspond à 13.2 tonnes de régimes (poids frais) et 30.4 tonnes de matière sèche produite. Chacun des paramètres testés a été augmenté de 10%, le résultat sur la production de régimes (poids frais) et la production de matière sèche est présenté dans le tableau XXI.

La respiration du stipe et de l'ensemble des inflorescences semble avoir une action limitée sur la production. Les paramètres photosynthétiques (AL et PA) sont probablement estimés correctement compte tenu de l'homogénéité des réponses photosynthèse-éclairement mesurées. Le modèle reflète leur importance sur les phénomènes de production. Les coefficients respiratoires d'entretien foliaire et racinaire revêtent aussi une grande importance qui reflète les fortes biomasses de ces différents organes. Si la biomasse foliaire est bien établie, en revanche, pour les racines les mesures peu nombreuses devront être vérifiées. De plus, si le coefficient respiratoire d'entretien foliaire peut aisément être mesuré *in situ*, il n'en est pas de même pour celui des racines. Cependant ce dernier a été pris égal à celui du pétiole ce qui tendrait plutôt à le sous-estimer (on ne tient pas compte de l'énergie nécessaire pour extraire les sels minéraux du sol).

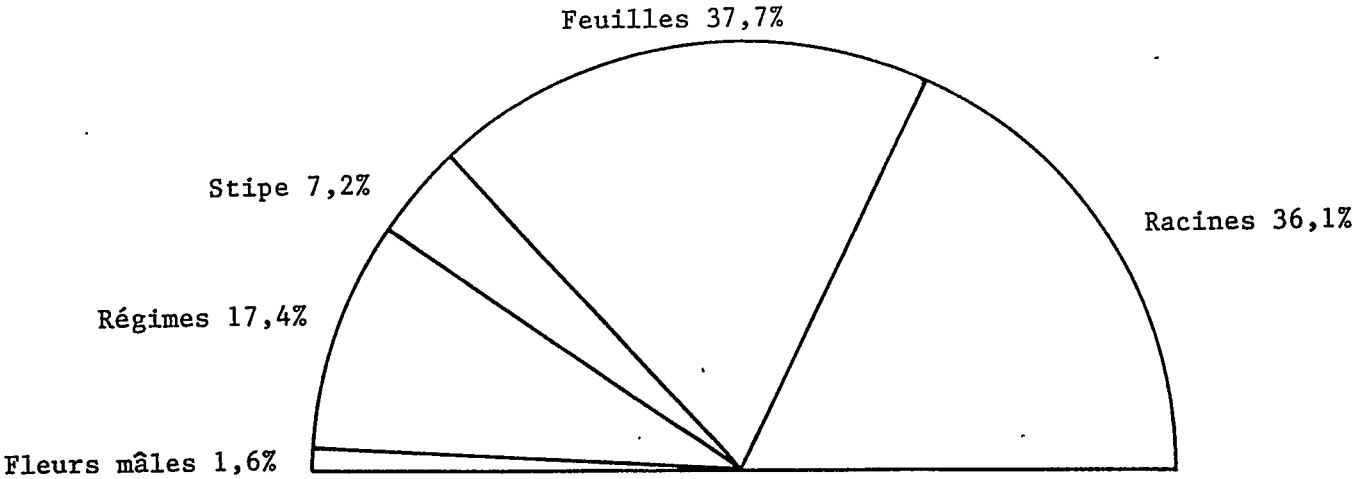


Fig. 61 : Répartition entre les différents organes des assimilats produits annuellement (MSTOT).

Tableau XXI : test de sensibilité du modèle. Pourcentage de variation du poids frais de régimes et de la matière sèche formée au cours d'une année (MSTOT) lorqu'on fait varier chacun des paramètres de 10 %.

Paramètres testés (+10 %)		Variations de la production	
		% de régimes	% de MSTOT
<u>Paramètres photosynthétiques</u>			
Rendement quantique apparent	AL	56.1	10.5
Photosynthèse maximale	PM	15.9	3.0
<u>Paramètres d'architecture du couvert</u>			
Indice foliaire	LAI	14.4	3.0
Coefficient d'extinction	K	12.1	2.3
<u>Coefficients respiratoires</u>			
Entretien racinaire	MRRO	-20.5	-3.9
Entretien foliaire	MRFO	-15.9	-3.0
Croissance racinaire	CRRAC	-13.6	-2.3
Croissance foliaire	CRF	-12.1	-2.3
Respiration totale des inflorescences	RINF	-5.3	-1.0
Entretien du stipe	MRSO	-3.0	-0.3
Croissance du stipe	CRS	-3.0	-0.3

On peut supposer que les coefficients respiratoires de croissance ainsi que le taux de renouvellement des feuilles sont corrects. En revanche le "turn over" racinaire est difficile à mesurer et donc sujet à caution.

Les paramètres architecturaux (K et LAI) sont assez fiables. On peut constater l'importance du LAI bien qu'elle soit compensée par l'acccroissement de biomasse foliaire qui consomme des assimilats. Si on peut accroître le LAI sans accroître la biomasse de feuilles (en diminuant la masse surfacique des folioles ou la masse de pétioles) on aura un effet d'autant plus fort sur la production.

3 - Conclusion

Le modèle présenté dans ce travail s'appuie pour une bonne part sur les résultats des mesures effectuées conjointement à son élaboration. Ceci lui confère un avantage par rapport à un modèle plus théorique comme celui de KRAALINGEN (1985). L'importance des mesures effectuées se révèle, entre autres, au niveau de l'assimilation. En effet, la photosynthèse mesurée, bien qu'elle excède les valeurs citées dans la bibliographie, est tout à fait compatible avec les productions attendues.

On peut noter la bonne cohérence des données obtenues sur le bilan carboné qui permettent de simuler la production sans déficit hydrique ou minéral. Les paramètres photosynthétiques, en liaison avec l'architecture du couvert, ont un rôle déterminant sur la production. En toute rigueur, il est souhaitable de s'interroger sur l'importance du compartiment racinaire qui utilise 50% de l'assimilation nette pour sa croissance et son entretien. Cette proportion est-elle réaliste?

En dehors de tout déficit hydrique, le rayonnement est parfois insuffisant pour que le bilan carboné journalier soit positif. Il est probable que ce facteur limitant explique les productions modestes enregistrées dans les expériences de drainage en Côte d'Ivoire. Le fonctionnement du modèle avec des données climatologiques Est-Asiatiques devrait permettre de confirmer cette hypothèse.

Le modèle de simulation du bilan hydrique s'appuie sur des données expérimentales originales comme la profondeur d'enracinement et la réaction stomatique aux conditions climatiques. Il devra être validé au cours de plusieurs cycles saisonniers avant de prétendre à une utilisation pratique.

L'importance des effets non stomatiques du manque d'eau dans le sol n'a pas été mesurée ni prise en compte dans le modèle. Cependant, la très forte régulation stomatique de cette espèce laisse supposer que les effets du stress hydrique sur le mésophylle, tel que la réduction de la capacité photosynthétique, sont peu importants (TENHUNEN et al.,1985) et n'apparaissent que tardivement pour des sécheresses très importantes.

C O N C L U S I O N G E N E R A L E

L'objectif principal de ce travail était de parvenir à la construction d'un modèle de production utilisable comme outil pour orienter les recherches à venir et pour prédire la production. Pour ce faire il a fallu acquérir les connaissances qui faisaient défaut sur l'assimilation et le fonctionnement hydrique des palmiers.

Au cours de cette étude on a pu montré que :

*** concernant les échanges gazeux foliaires :**

- l'assimilation nette maximale est élevée (23 μmol m^{-2} s^{-1}) et placé cette espèce parmi les meilleures plantes en C_3.
- les fortes températures (jusqu'à 38°C) ont un impact négligeable sur l'assimilation maximale.
- le déficit de pression en vapeur d'eau de l'air réduit l'assimilation quand il excède 1.7 kPa.
- l'assimilation maximale décroît avec le rang foliaire.
- la conductance stomatique maximale est élevée (10 mm s^{-1}) mais comparable à de nombreux arbres tropicaux.
- le déficit de pression en vapeur d'eau de l'air abaisse de façon drastique la conductance stomatique.
- l'augmentation de température provoque un accroissement de la conductance stomatique.
- la conductance stomatique maximale décroît pour les feuilles de rang supérieure à 20.

*** concernant le bilan hydrique :**

- les horizons profonds du sol participent de façon significative au fonctionnement hydrique des palmiers au cours de la saison sèche. Cette participation se fait sous forme de prélèvements directs par le système racinaire jusqu'à 5 mètres et par des remontées capillaires au-delà.

- l'évapotranspiration du couvert avoisine 80% de l'évapotranspiration potentielle (PENMAN modifié) en conditions d'alimentation hydrique non limitantes. Elle s'est abaissée jusqu'à 20% de l'ETP quand le déficit hydrique du sol était maximum (R = 0.44 Ru).

- les stomates sont très sensibles au déficit hydrique du sol ainsi qu'aux faibles pluies. Ils régulent fortement les échanges gazeux.

*** concernant le modèle :**

- au premier niveau de fonctionnement (sans déficit hydrique ou minéral) on peut prédire la production maximale pour une latitude et un rayonnement donné. En Côte d'Ivoire le rayonnement apparaît comme un facteur limitant au cours de la petite saison sèche et de la grande saison des pluies.

- le sous-modèle bilan hydrique simule bien le stock d'eau, en particulier la phase de dessèchement du profil à l'arrivée de la grande saison sèche.

- les paramètres qui influent significativement sur la production sont : la photosynthèse (rendement quantique apparent et photosynthèse maximale); la respiration racinaire et foliaire (entretien et croissance) et l'architecture du couvert (indice foliaire et coefficient d'extinction du rayonnement dans le couvert).

On peut considérer l'objectif comme partiellement atteint par la construction d'un modèle préliminaire fonctionnel. Ce dernier soulève de nombreuses questions auxquelles il faudra s'efforcer de répondre dans un avenir proche afin de prédire la production de façon précise.

P E R S P E C T I V E S

On dispose d'un modèle préliminaire susceptible de prédire la production pour des conditions climatiques variées. Il est désormais possible de tester une liaison entre la production totale de matière sèche et les paramètres du climat que sont le rayonnement global, la température, les précipitations et l'évapotranspiration potentielle.

Le modèle de bilan hydrique, basé sur des principes simples, fonctionne correctement et, sous réserve de quelques améliorations (drainage) et d'une validation sur plusieurs saisons, il doit permettre de simuler le stock d'eau avec une bonne précision. Cependant pour répondre à notre préoccupation principale, qui reste la prédiction de la production, il est nécessaire d'étudier *in situ* l'effet non stomatique du déficit hydrique du sol sur l'assimilation.

Devant l'importance du compartiment racinaire, dont la croissance représente 15% et l'entretien 25% de l'assimilation nette, il apparaît souhaitable d'étudier les paramètres qui s'y rattachent (biomasse, renouvellement, respiration). En effet si les connaissances concernant la partie aérienne sont fiables ou aisément vérifiables il n'en est rien pour la partie souterraine. L'étude de la respiration mitochondriale au niveau racinaire a permis de relier ce paramètre à la production des différentes lignées (KOUAME, 1976). Une étude de la respiration racinaire sur plantules combinée avec des travaux *in situ* sur la respiration du sol apparaît nécessaire pour valider les coefficients respiratoires utilisés dans le modèle.

La rentabilité d'une plantation est liée à la date d'entrée en production des jeunes palmiers. Aussi la croissance au jeune âge et la fermeture du couvert végétal sont des paramètres intéressants à analyser. Une voie, pour progresser dans la compréhension de la production, consiste à construire un modèle de croissance. Pour ce faire il est nécessaire d'approfondir les connaissances sur la liaison entre l'âge du palmier et la

photosynthèse. D'après CORLEY et al. (1973), les caractéristiques photosynthétiques des lignées de palmier sont très stables. Une étude de ces dernières en liaison avec la production est nécessaire pour juger de l'utilité de ce critère en vue de la sélection

Un aspect intéressant qui n'a pàs été abordé dans ce travail est l'étude de la compétition entre les arbres pour la lumière, l'eau et les éléments minéraux. La modification du modèle existant dans le sens de la compétition devrait permettre de simuler les effets de la densité sur la production et réduire ainsi le nombre des expérimentations longues et coûteuses.

L'élaboration d'un modèle de production à un pas de temps plus court (mensuel) nécessite de simuler les cycles d'inflorescences mâles et femelles sinon arbre par arbre au moins à l'échelle d'une parcelle. Actuellement, le déterminisme sexuel n'est pas connu encore qu'il soit probablement lié au niveau des réserves carbonées ou à leur sens de fluctuation au moment de la sexualisation. D'autre part, les inflorescences sont susceptibles d'avorter précocement ou tardivement ce qui complique d'autant la prévision. Comme on peut le constater une telle étude relève d'un travail multidisciplinaire probablement centré sur la biochimie, la biologie moléculaire et l'anatomie.

BIBLIOGRAPHIE

ADJAHOSSOU D.F., 1977 - Contribution à l'étude des caractères physiologiques de résistance à la sécheresse du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse 3ème cycle, Université Paris VII, 145p., 30fig., 15tabl.

ADJAHOSSOU D.F., 1983 - Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse Doct. Etat, Université Paris VII, 203p., 39fig., 31tabl.

ARASU N.T., 1970 - Foliar spiral and yield in oil palms (*Elaeis guineensis* Jacq.). Malay. Agric. J., 47: 409-415.

AUSSENAC G., 1970 - Action du couvert forestier sur la distribution au sol des précipitations. Ann. Sci. Forest., 27(4): 383-399.

AUSSENAC G. et BOULANGEAT C., 1980 - Interception des précipitations et évapotranspiration réelle dans des peuplements de feuillus (*Fagus silvatica* L.) et de résineux (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco). Ann. Sci. Forest., 37(2): 91-107.

BARBIER J.M., 1983 - Bilan d'énergie et évapotranspiration d'un couvert d'hévéas (*Hevea brasiliensis*) en Côte d'Ivoire. Thèse Doct. Ing., spécialité Ecologie Végétale, Université Paris-Sud Orsay, 173p.

BAUDOIN L., ASMADY et NOIRET J.M., 1987 - Importance des facteurs de l'environnement dans le choix des têtes de clones chez le palmier à huile. Oléagineux, 42(7): 263-267.

BENARD G. et DANIEL C., 1971 - Economie de l'eau en jeunes palmeraies sélectionnées du Dahomey. Castration et sol nu. Oléagineux, 26: 225-232.

BERCHOUX de C. et GASCON J.P., 1965 - Caractéristiques végétatives de cinq descendances d'*Elaeis guineensis* Jacq.. Premières données biométriques. Relations entre divers caractères et la production. Oléagineux, 20(1): 1-7.

BERCHOUX de C. et DUFOUR F.O., 1985 - Croissance et développement du palmier à huile. (III): Morphologie de la croisance et du développement des différents organes du palmier à huile en plantations . Rapport Interne I.R.H.O., La Mé, 133p.

BOATMAN S.G. and CROMBIE W.M., 1958 - Fat metabolism in the West African oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). (II): Fatty acid metabolism in the developping seedling. J. Exp. Bot., 9: 52-74.

BOBAY V., 1985 - Application d'une nouvelle méthode de mesure de la transpiration à un jeune taillis de châtaigners *Castanea sativa* Mill. Mémoire DEA Ecologie Végétale, Université Paris-Sud Orsay, 31p.

BOISVERT J. et DYER J.A., 1987 - Le coefficient de sol dans les modèles empiriques de bilan hydrique. Can. Agric. Eng., 29: 7-14.

BOLLE-JONES E.W., 1968 - Variations of chlorophyll and soluble sugar in oil palm leaves in relation to position, time of day and yield. Oléagineux, 23(8/9): 505-511.

BRACONNIER S., 1988 - Physiologie de la nutrition en chlorure chez le palmier à huile et le cocotier. Thèse Doct. ès Sciences, Physiologie et Biologie des Organismes et des Populations, Université Sci. Tech. du Languedoc, Acad. Montpellier, 206p.

BREDAS J. et SCUVIE L., 1960 - Aperçu des influences climatiques sur les cycles de production du palmier à huile. Oléagineux, 15(4): 211-222.

BREURE C.J., 1982 - Factors affecting yield and growth of oil palm *tenera* in West New Britain. Oléagineux, 37(5): 214-227.

BREURE C.J., 1987 - Factors associated with the allocation of carbohydrates to bunch dry matter production in oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). Ed. Harrisons Fleming Advisory Serv. Limited, London & Dami Oil Palm Research Station, Papua New Guinea, 259p.

BREURE C.J. and CORLEY R.H.V., 1983 - Selection of oil palms for high density planting. Euphytica, 32(1): 177-186.

BROCK T.D., 1981 - Calculating solar radiation for ecological studies. Ecological Modelling, 14: 1-19.

BRUIJNZEEL L.A. and WIERSUM K.F., 1987 - Rainfall interception by a young *Acacia auriculiformis* (A.cunn) plantation forest in West Java, Indonesia : application of Gash's analytical model. Hydrological Processes, 1 : 309-319.

CACHAN P, 1963 - Signification écologique des variations microclimatiques verticales dans la forêt sempervirente de basse Côte d'Ivoire. Ann. Fac. Sci. Dakar, 8: 89-155.

CAEMMERER von S. and FARQUHAR G.D., 1981 - Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta, 153: 376-387.

CHANASYK D.S. and KENZIE Mc R.H., 1986 - Field calibration of a neutron probe. Can. J. Soil Sci., 66: 173-176.

CHASSAGNEUX P. et CHOISNEL E., 1986 - Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. (I): Principes physiques et description du modèle. Ann. Sci. Forest., 43(4): 505-520.

CHASSAGNEUX P. et CHOISNEL E., 1987 - Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. (II): Calibrages et résultats du modèle. Ann. Sci. Forest., 44(2): 171-188.

CHEVALLIER A., 1910 - Document sur le palmier à huile. Rufisque, 1 vol.. In SCHNELL, 1976.

CHOISNEL E., 1985 - Un modèle agrométéorologique opérationnel de bilan hydrique utilisant des données climatiques. In Les Besoins en Eau des Cultures, C.I.I.D., éd. I.N.R.A., Paris, 115-132.

CORLEY R.H.V., 1973a - Midday closure of stomata in the oil palm in Malaysia. M.A.R.D.I. Res. Bull., 1(2): 1-4.

CORLEY R.H.V., 1973b - Effects of plant density on growth and yield of oil palm. Expl. Agric., 9: 169-180.

CORLEY R.H.V., 1976a - Inflorescence abortion and sex differenciation. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 4: 37-55.

CORLEY R.H.V., 1976b - Photosynthesis and productivity. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 5: 55-74.

CORLEY R.H.V., 1976c - Physiological aspects of nutrition. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 12: 157-163.

CORLEY R.H.V., 1976d - Planting density. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 18: 273-283.

CORLEY R.H.V., 1983a - Potential productivity of tropical perennial crops. Expl. Agric., 19: 217-237.

CORLEY R.H.V., 1983b - Photosynthesis and age of oil palm leaves. Photosynthetica, 17(1): 97-100.

CORLEY R.H.V., GRAY B.S. and NG S.K., 1971 - Productivity of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) in Malaysia. Expl. Agric., 7: 129-136.

CORLEY R.H.V., HARDON J.J. and TAN G.Y., 1971 - Analysis of growth of the oil palm (*Elaeis guineesis* Jacq.). (I): Estimation of growth parameters and application in breeding. Euphytica, 20: 307-315.

CORLEY R.H.V., HARDON J.J. and OOI S.C., 1973 - Some evidence for genetically controlled variation in photosynthetic rate of oil palm seedlings. Euphytica, 22: 48-55.

CORLEY R.H.V. and HEW C.K., 1976a - Disbudding. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 20: 291-297.

CORLEY R.H.V. and HEW C.K., 1976b - Pruning. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 22: 307-313.

CORLEY R.H.V., RAJARATNAM J.A. and CHAN K.W., 1976 - Ground cover management. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 19: 285-288.

COUCHAT P., 1974 - Mesure neutronique de l'humidité des sols. Thèse Doct. ès Sciences, Université P. Sabatier, Toulouse, 2 vol., 123p.+ 83p. annexes.

COWAN I.R. and FARQUHAR G.D., 1977 - Stomatal fonction in relation to leaf metabolism and environnement. Symp. Soc. Exp. Biol., 31: 471-505.

CREE Mc K.J., 1970 - An equation for the rate of respiration of white clover plants grown under controlled conditions. In Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity (Proc. IBP/PP Tecnical Meeting Trebon.), PUDOC, Wageningen, 221-229.

CROWTHER J., 1987 - Ecological observations in tropical karst terrain, West Malaysia. (II): Rainfall interception, litterfall and nutrient cycling. J. Biogeography, 14: 145-155.

DANIEL C., 1979 - Utilisation du test stomatique pour le contrôle de l'alimentation en eau en plantation de palmiers à huile. Oléagineux, 34(6): 283-285.

DANIEL C., 1986 - L'irrigation de complément sur oléagineux pérennes en zones sub-humides. Compte rendu I.R.H.O., 403-419.

DANIEL C. et TAFFIN de C., 1974 - Conduite des jeunes plantations de palmiers à huile en zones sèches au Dahomey. Oléagineux, 29: 227-232.

DESASSIS A., 1961 - Sur les modalités de formation des matières grasses dans le fruit d'*Elaeis guineensis* Jacq.. Thèse Doct. ès Sci. Nat., Fac. des Sciences de l'Université de Paris, 162p.

DESMIER de CHENON R., 1981 - Entomophil pollinization of oil palm in West Africa. Preliminary Research International Oil Palm Conference, Kuala Lampur, Malaysia, 219-319.

DEVUYST A., 1948 - Influence des pluies sur les rendements du palmier à huile enregistrées à la station de la Mé de 1938 à 1946. Oléagineux, 3(3): 137-144.

DUGAS W.A. and AINSWORTH C.G., 1985 - Effect of potential evapotranspiration estimates on crop models simulations. Transactions of the ASAE, 28(2): 471-475.

EL-SHARKAWY M.A., COCK J.H. and HELD A.A.K., 1984 - Water use efficiency of cassava: (II): Differing sensitivity of stomata to air humidity in cassava and other warm-climate species. Crop Sci., 24: 503-507.

EL-SHARKAWY M.A., COCK J.H. and PORTO M.C.M., 1985 - Water use efficiency of cassava. (III): Influence of air humidity and water stress on gas exchange of field grown cassava. Crop Sci. 25: 265-272.

FARQUHAR G.D. and RASCHKE K., 1978 - On the resistance to transpiration of the sites of evaporation within the leaf. Plant Physiol., 61: 1000-1005.

FARQUHAR G.D., SCHULZE E.D. and KÜPPERS M., 1980 - Responses to humidity by stomata *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimization of carbon dioxide uptake with respect to water loss. Aust. J. Plant Physiol., 7: 315-327.

FERWERDA J.D., 1977 - Oil palm. In Ecophysiology of Tropical Crops, ALVIM P.T. & KOZLOWSKI T.T. ed., Academic Press, London, 351-383.

FOONG S.F., 1980 - An improved weather-based estimating oil palm fruit yield. In Weather-based Model for Estimating Oil Palm Fruit Yield., M. Sc. Thesis, University of Guelph, Ontario, Canada, 171p., 28pl.

FRERE J.L., 1986 - Relation climat-production d'une palmeraie en Côte d'Ivoire. Mémoire Ing. Agronome, option Génie Rural, Fac. des Sciences Agronomiques de l'Etat, Gembloux, Belgique, 75p.

GAASTRA P., 1959 - Photosynthesis of crops plants as influenced by light, CO_2, temperature and stomatal diffusion resistance. Med. Landbonwhogesh., Wageningen, 59: 1-68.

GASCON J.P., NOIRET J.M. et BENARD G., 1966 - Contribution à l'étude de l'hérédité de la production de régimes d'*Elaeis guineensis* Jacq. Application à la sélection du palmier à huile. Oléagineux, 21(11): 657-661.

GENTY P., DESMIER de CHENON R., MORIN J.P. et KORYTKOWSKI C.A., 1978 - Les ravageurs du palmier à huile en Amérique Latine. Oléagineux, vol. 33, n°7, 419p.

GENTY P., GARZON A., LUCCHINI F. y DELVARE G., 1986 - Polinizacion entomofila de la palma africana en america tropical. Oléagineux, 41(3): 99-112.

GOLLAN T., TURNER N.C. and SCHULZE E.D., 1985 - The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. (II): In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. Oecologia, 65: 348-355.

GRANIER A., 1985 - Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. Ann. Sci. Forest., 42(2): 193-200.

GRANIER A., 1987 - Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. Ann. Sci. Forest., 44(1): 1-14.

GRAY B.S., 1969 - A study of the influence of genetic, agronomic and environnemental factors on the growth, flowering and bunch production of the oil palm on the west coast of West Malaysia. Ph. D. Thesis, University of Aberdeen, England, 900p.

GUILLAUMET J.L. et ADJANOHOUN E., 1970 - La végetation. In Le Milieu Naturel de la Côte d'Ivoire. Mém. O.R.S.T.O.M., 50:157-263.

HALL A.E., SCHULZE E.D. and LANGE O.L., 1976 - Current perspective of steady-state stomatal responses to environment. In Water and Plant Life, ed. O.L. LANGE, L. KAPPEN and E.D. SCHULZE, Springer Verlag, Berlin , 169-187.

HALL A.E. and SCHULZE E.D., 1980 - Stomatal response to environment and a possible interelation between stomatal effects on transpiration and CO_2 assimilation. Plant, Cell and Environ., 3: 467-474.

HARDON J.J., RAO V. and RAJANAIDU N., 1984 - A review of oil palm breeding. In Progress in Plant Breeding, ed. RUSSEL G.E., Butterworths London, 1: 139-163.

HARTLEY C.W.S., 197 7 - The oil palm. Longmans ed., London, 706pp.

HAUSER V.L., 1984 - Neutron meter calibration and error control. Transactions of the ASAE, 27(3): 722-728.

HEEL van W.A., BREURE C.J. and MENENDEZ T., 1987 - The early development of inflorescences and flowers of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) seen through the scanning electron microscope. Blumea, 32: 67-78.

HEMPTINE J. et FEWERDA J.D., 1961 - Influence des précipitations sur les productions du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Oléagineux, 16(7): 431-436.

HENRY P., 1957 - Recherches sur la croissance et le développement chez *Elaeis guineensis* Jacq. et *Cocos nucifera* L. Comparaison avec quelques autres palmiers. Thèse Doct. Etat, Université de Paris.

HENRY P., 1958 - Croissance et développement chez *Elaeis guineensis* Jacq. de la germination à la première floraison. Rev. Gén. Bot. 66: 5-34.

HIRSCH P.J., 1975 - Premiers travaux sur l'assimilation photosynthétique du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Mémoire O.R.S.T.O.M. / I.R.H.O., La Mé, 32p.

HIRSCH P.J., 1978 - Angle de divergence des feuilles du palmier à huile. Mesures et conséquences possibles. Oléagineux, 23(3): 109-112.

HIRSCH P.J., 1980 - Relations entre l'appareil végétatif et la production chez le palmier à huile en Côte d'Ivoire (F.A). Oléagineux, 35(5): 233-239.

HONG T.K. et CORLEY R.H.V., 1976 - Leaf temperature and photosynthesis of a tropical C_3 plant *Elaeis guineensis*. M.A.R.D.I. Res. Bull., 4(1): 16-20.

HOUSSOU M., 1985 - Amélioration du palmier à huile (*E. guineensis* Jacq.) en zone peu humide. Résultats récents obtenus au Bénin. Thèse Doct. Ing., Université Paris-Sud Orsay, 119p., 15 fig., 27 tabl..

HÜBER B. und SCHMIDT E., 1937 - Eine kompensations Methode zur thermoelektrischen Messung langsamer Saftströme. Ber. Deusch. Bot. Ges., 55: 514-529.

HUTTEL C., 1975 - Recherches sur l'écosystème de la forêt sub-équatoriale de la basse Côte d'Ivoire. (IV): Estimation du bilan hydrique. La Terre et la Vie/Revue d'Ecologie Appliquée, 2: 192-202.

IDIKE F.I., LARSON C.L. and SLACK O.C., 1981 - Modelling effects of surface configuration on soil moisture storage, evapotranspiration and runoff. Int. Symp. on rainfall runoff modeling. Water Res. Public., p 221-234.

JACQUEMARD J.C., 1979 - Contribution à l'étude de la croissance du stipe d'*Elaeis guineensis* Jacq.. Etude du croisement L2T x D10D. Oléagineux, 34(11): 492-497.

JACQUEMARD J.C. et BAUDOIN L., 1987 - Contribution à l'étude de la croissance du palmier à huile. Présentation d'un modèle descriptif. Oléagineux, 42(10): 343-349.

JAFFRE T., 1984 - Evolution de la biomasse épigée et du stock de carbone d'une culture pérenne: le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Rapport O.R.S.T.O.M., Abidjan Côte d'Ivoire, 9p.

JARVIS P.G. and MORISON J.I.L., 1981 - Stomatal control of transpiration and photosynthesis. In Stomatal Physiology, JARVIS P.G. and MANSFIELD T.A. ed., Dr. W. Junk. Publ., The Hague, 113-128.

KATERJI N. et OULID-AISSA A.K., 1983 - Etude et amélioration de la fiabilité d'un poromètre à diffusion utilisé en milieu naturel. Agronomie, 3(9): 931-936.

KATERJI N. et PERRIER A., 1983 - Modélisation de l'évaporation réelle ETR d'une parcelle de luzerne : rôle d'un coefficient cultural. Agronomie, 3(6): 513-521.

KOUAME B., 1976 - Bases biochimiques de l'hétérosis mitochondrial chez le palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.). Thèse 3ème cycle, Amélioration des Plantes, Université Paris-Sud Orsay, 77p.

KRAALINGEN D.V., 1985 - Simulation of oil palm growth and yield. Report a six-months course at the Department of Theoretical Production Ecology, Wageningen, Netherlands, 106p.

LASCANO R.J., HATFIELD J.L. and BAVEL van C.H.M., 1986 - Field calibration of neutron meters using a two-probe gamma-density gauge. Soil Sci., 141(6): 442-447.

LECOUSTRE R. et de REFFYE P., 1987 - Méthode d'estimation de la part due à la pollinisation dans l'expression du taux de nouaison. Oléagineux, 42(5): 175-180.

LEROUX M., 1981 - Le climat de l'Afrique tropicale. Thèse Doct. Etat, Université Dijon.

LONG S.P. and HALLGREN J.E., 1985 - Measurement of CO_2 assimilation by plants in the field and the laboratory. In Tech. in Bioproductivity and Photosynthesis. J. COOMBS et al. ed., Pergamon Press, Oxford, p 62-97.

LOSCH R. and TENHUNEN J.D., 1981 - Stomatal responses to humidity : phenomenon and mechanism. In Stomatal Physiology, ed. JARVIS P.G. and MANSFIELD T.A., Soc. for Exp. Biol., Seminar series 8: 137-161.

LUDLOW M.M., 1985 - Photosynthesis and dry matter production in C_3 and C_4 pasture plants, with special emphasis on tropical C_3 legume and C_4 grasses. Review Aust. J. Plant Physiol., 12(6): 557-572.

MAILLARD G., DANIEL C. et OCHS R., 1974 - Analyse des effets de la sècheresse sur le palmier à huile. Oléagineux, 29(8/9): 397-404.

MARIAU D., 1976a - Insects pests in South America. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 27: 385-393.

MARIAU D., 1976b - Insects pests in West Africa. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 26: 369-382.

MARIAU D., DESMIER de CHENON R., JULIA J.F. et PHILIPPE R., 1981 - Les ravageurs du palmier à huile et du cocotier en Afrique Occidentale. Oléagineux, vol. 36, n°4, 228p.

MAUNEY J.R., GUINN G., FRY K.E. and HESKETH J.D., 1979 - Correlation of photosynthetic carbon dioxide uptake and carbohydrate accumulation in cotton, soybean, sunflower and sorghum. Photosynthetica, 13: 260-266.

MEYER W.S., REICOSKY D.C. and SCHAEFER N.L., 1985 - Errors in field measurement of leaf diffusive conductance associated with leaf temperature. Agric. and Forest Meteorol., 36: 55-64.

MICHAUX P., 1961 - Les composantes climatiques du cycle annuel de productivité du palmier à huile. Oléagineux, 16(8/9): 523-538.

MONSI M. and SAEKI T., 1953 - Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesell Schaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. Jpn. J. Bot., 14: 22-52.

MONTEITH J.L., 1965 - Evaporation and environment. XIXTII Symposium of the Society for Experimental Biology, Cambridge Univ. Press, 205-233.

MONTEITH J.L., 1972 - Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. J. Appl. Ecol., 2: 747-766.

MONTEITH J.L., 1973 - Principles of environmental physics. Serie Contemporary biology, Edward Arnold Publishers limited, London, 241p.

MONTEITH J.L. and BULL T.A., 1970 - A diffusive resistance porometer for field use. (II): Theory, calibration and performance. J. Appl. Ecol., 7: 623-638.

MONTENY B., 1987 - Contribution à l'étude des interactions végétation-atmosphère en milieu tropical humide. Thèse Doct. Etat, Sci. Nat., Université Paris-Sud Orsay, 170p.

NAFZIGER E.D. and KOLLER H.R., 1976 - Influence of leaf starch concentration on CO_2 assimilation in soybean. Plant Physiol., 57(4): 560-563.

NIZINSKI J. and SAUGIER B., 1988 - Transpiration and soil water balance modelling for a mature oak forest. Agric. and Forest Meteorol. (in press).

NOIRET J.M. et GASCON J.P., 1967 - Contribution à l'étude de la hauteur et de la croissance du stipe d'*Elaeis guineensis* Jacq.. Application à la sélection du palmier à huile. Oléagineux, 22(11): 661-664.

NOIRET J.M., GASCON J.P. et PANNETIER C., 1985 - La production du palmier à huile en culture in vitro. Oléagineux, 40(7): 365-370.

OCHS R., 1963 - Recherches de pédologie et de physiologie pour l'étude du problème de l'eau dans la culture du palmier à huile. Oléagineux, 18(4): 231-238.

OCHS R., 1977 - Les contraintes écologiques du développement des oléagineux pérennes (palmier à huile et cocotier) en Afrique occidentale et centrale. Choix de la plante en fonction du climat et du sol (F.A). Oléagineux, 32(11): 461-468.

OCHS R. et OLIVIN J., 1965 - Réserve en eau d'une palmeraie adulte. Oléagineux, 20(4): 231-235.

OCHS R. et DANIEL C., 1976 - Research on techniques adapted to dry regions. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 23: 315-329.

OCHS R. et OLIVIN J., 1976 - Research on mineral nutrition by the I.R.H.O.. In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 12: 183-213.

OLIVA C., 1984 - Comité des produits. Bull. F.A.O., 4: 9-10.

OLIVIN J. et OCHS R., 1978 - Propriétés hydriques des sols et alimentation en eau des oléagineux pérennes en Afrique de l'Ouest (F.A). Oléagineux, 33(1): 1-12.

OLLAGNIER M., 1986 - Réactions ioniques et conduite de la fertilisation en liaison avec la résistance à la sècheresse des oléagineux pérennes (palmier et cocotier). Compte rendu I.R.H.O., 341-361.

OLLAGNIER M. et OCHS R., 1981 - Gestion de la nutrition minérale des plantations industrielles de palmiers à huile. Economies d'engrais. Oléagineux, 36(8-9): 409-421.

OLLAGNIER M. et OLIVIN J., 1984 - Effet de la nutrition sur la production. Progrès génétiques et effets de la nutrition sur la qualité de l'huile de palme. 1ère partie. Oléagineux, 39(7): 349-368.

ONG H.T., 1982a - System approach to the climatology of oil palm. (I): Identification of rainfall and dry spell aspects. Oléagineux, 37(3): 93-105.

ONG H.T., 1982b - System approach to the climatology of oil palm. (II): Identification of temperatures and sunshine aspects. Oléagineux, 37(10): 443-453.

ONG H.T., 1983 - System approach to the climatology of oil palm. (III): Interactions of effects of fruit bunch loads on development with climate. Oléagineux, 38(8-9): 469-473.

PANNETIER C., ARTHUIS P. and LIEVOUX D., 1981 - Neoformation of young *Elaeis guineensis* plants from primary calluses obtained on leaf fragments cultured in vitro. Oléagineux, 36: 119-121.

PARKINSON K.J., 1985 - A simple method for determining boundary layer resistance in leaf cuvettes. Technical report. Plant, Cell and Environ., (8): 223-226.

PEHAUT Y., 1986 - Les oléagineux dans le monde. Coll. Bibl. Mat. Première, Economica, 264p.

PENMAN H.L., 1948 - Natural evaporation from open water, bare soil and grass. Proc. Roy. Soc. London A., 120-145.

PENNING de WRIES F.W.T., 1972 - Respiration and growth. In REES, COCKSHULL, HAND and HURD ed., Crop Processes in controlled Environments, Academic Press, London, 327-347.

PENNING de WRIES F.W.T., 1975 - The cost of maintenance processes in plant cells. Ann. Bot., 39: 77-92.

PENNING de WRIES F.W.T., 1983 - Modelling of growth and production. In Encyclopedia of Plant Physiology, New series Physiological Plant Ecology IV, ed. Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, New-York, 117-150.

PERRIER A., 1976 - Etude et essai de modélisation des échanges de masse et d'énergie au niveau des couverts végétaux : profils microclimatiques, évapotranspiration et photosynthèse nette. Thèse Etat, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris VI, 248p.

PONTAILLER J.Y., NIZINSKI J. et SAUGIER B., 1988 - Bilan de l'eau et évapotraspiration des forêts de feuillus. In Etudes sur les Transferts d'Eau dans le Système Sol-Plante-Atmosphère. CALVET R., éd. INRA Paris, 329-355.

POSS R., 1984 - La précision du comptage neutronique avec l'humidimètre solo 25. Définition des protocoles de mesure. Bull. G.F.H.N., 16: 109-122.

POUVREAU A., 1984 - Cultures tropicales oléagineuses. In Pollinisation et Production Végétale de P.PESSON et J.LOUVEAUX, éd. I.N.R.A., 342-348.

PREVOT P., 1963 - Données récentes sur la physiologie du palmier à huile. Oléagineux, 18(2): 79-84.

PREVOT P. et DUCHESNE J., 1955 - Densités de plantations pour le palmier à huile. Oléagineux, 10: 117-122.

PURVIS G., 1956 - The root system of oil palm : its distribution, morphology and anatomy. J. Waifor, 4: 60-82.

QUENCEZ P., 1988 - Résultats d'une expérience de densité. In Rapport Scientifique, I.R.H.O. Côte d'Ivoire, 150p (non publié).

RABECHAULT H. et MARTIN J.P., 1976 - Multiplication végétative du palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) à l'aide de cultures de tissus foliaires. C. R. Acad. Sci. Paris, Serie. D, 1735-1737.

RAMBAL S., IBRAHIM M. et RAPP M., 1984 - Variabilité spatiale des variations du stock d'eau du sol sous forêt. Application à l'optimisation d'un dispositif de mesure du bilan hydrique. Catena, 11: 177-186.

REES A.R., 1961 - Midday closure of stomata in the oil palm *Elaeis guineensis* Jacq.. J. Exp. Bot., 12: 129-146.

REES A.R., 1963a - An analysis of growth of oil palm under nursery conditions. (I): Etablishment and growth in wet season. Ann. Bot. 27: 607-614.

REES A.R., 1963b - An analysis of growth of oil palm under nursery conditions. (II): An analysis of growth of oil palm seedlings in full daylight and in shade. Ann. Bot., 27: 325-337.

REES A.R., 1965 - Evidence for the African origine of oil palm. Principes, 9: 30.

REES A.R. and CHAPAS L.C., 1963 - Water availability and consumptive use in oil palm nurseries. J. W. Afr. Inst. Oil Palm Res., 4: 52-65.

REY H., 1988 - Etude méthodologique d'étalonnage d'une sonde radiométrique solo 40 de Nardeux (SA). I.R.H.O., rapport interne, doc. n°2143, 40p.

RINGOET A., 1952 - Recherches sur la transpiration et le bilan d'eau de quelques plantes tropicales. Publ. I.N.E.A.C. Serv. Sci., 56, 139p.

RIPLEY E.A. and SAUGIER B., 1978 - Biophysics of a natural grassland : evaporation. J. Appl. Ecol., 15: 459-479.

RITCHIE G.A. and HINCKLEY T.M., 1975 - The pressure chamber as an instrument for ecological research. Adv. Ecol. Res., 9: 165-254.

ROBERTSON G.W. and FOONG S.F., 1976 - Wheather based yield forecast for oil palm fresh fruit bunch : model performance. Document Projet F.A.O./U.N.D.P., MAL/71/529, non publié, 21p.

RUER P., 1967a - Répartition en surface du système radiculaire du palmier à huile. Oléagineux, 22(8-9): 535-537.

RUER P., 1967b - Morphologie et anatomie du système radiculaire du palmier à huile. Oléagineux, 22(10): 595-599.

RUER P., 1968 - Contribution à l'étude du système racinaire du palmier à huile. Thèse Doct. Ing. I.R.H.O., Fac. Sciences Paris, 20 pl., 21 tabl., 117p.

RUER P., 1969 - Système racinaire du palmier à huile et alimentation hydrique. Oléagineux, 24(6): 327-330.

RUGET F., 1981 - Respiration de croissance et respiration d'entretien : méthodes de mesure, comparaison des résultats. Agronomie, 1(7): 601-610.

SAUGIER B., 1970 - Transports turbulents de CO_2 et de vapeur d'eau au dessus de la végétation. Méthodes de mesures micrométéorologiques. Oecologia Plantarum, 5: 87-119.

SAUGIER B., 1974 - Transports de CO_2 et de vapeur d'eau à l'interface végétation - atmosphère. Interaction du microclimat avec le comportement physiologique de plantes prairiales. Thèse Doct. ès Sciences, Université Sci. et Tech. du Languedoc, 2 tomes, 155p + 95p.

SCHEIDECKER D., 1954 - Teneur en glucides et nutrition minérale chez le palmier à huile. Oléagineux, 9: 847-852.

SCHEIDECKER D., CHOLLET M. et BOULOUX M., 1958 - Glucides et éléments minéraux chez le palmier à huile. Revue Générale Bot., 65: 186-215.

SCHNELL R., 1976 - Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. 3 : La Flore et la Végétation de l'Afrique Tropicale, 1ère partie. Coll. Int., dir. C. Delamare Debouteville, Géobiologie-Ecologie-Aménagement, éd. Bordas Gauthiers Villars Paris, 459p.

SCHOLLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D. and HEMMINGSEN E.A., 1965 - Sap pressure in vascular plants. Science, 148: 339-346.

SOUCHIER B. et BONNEAU M., 1979 - Pédologie. Tome 2: Constituants et propriétés du sol. Duchaufour P., éd. Masson Paris, 480p.

SPARNAAIJ L.D., REES A.R. et CHAPAS L.C., 1965 - Variations de la production annuelle du palmier à huile. Oléagineux, 20(11): 661-666.

SPERRY J.S., 1986 - Relationship of xylem embolism to xylem pressure potential, stomatal closure and shot morphology in the palm *Rhapis excelsa*. Plant Physiol., 80(1): 110-116.

SQUIRE G.R., 1984a - Light interception, productivity and yield of oil palm. Internal Report Palm Oil Res., Inst. Malaysia, P.O.R.I.M. Technology, 73p.

SQUIRE G.R., 1984b - Techniques in environmental physiology of oil palm. (I): Measurement of intercepted radiation. P.O.R.I.M. Bull., Malaysia, 8: 10-13.

SQUIRE G.R., 1984c - Principles for selecting oil palm ideotypes. In Programme Advisory Commitee, 4ème Meeting du 11 au 21/4/1984, Biology division, P.O.R.I.M., Malaysia, 32p.

SQUIRE G.R., 1984d - Techniques in environmental physiology of oil palm. (II): Partitioning of rainfall above ground. P.O.R.I.M. Bull., 9: 1-9.

SQUIRE G.R., 1985 - Techniques in environmental physiology of oil palm. (III): Evaporation. P.O.R.I.M. Bull., Malaysia, 11: 1-11.

STARITSKY G., 1970 - Tissue culture of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) as a tool for its vegetative propagation. Euphytica, 19: 288-292.

STEWART J.B., 1984 - Measurement and prediction of evaporation from forested and agricultural catchments. Agric. Water Management, 8: 1-28.

STEWART D.W., DWYER L.M. and DESJARDINS R.L., 1985 - The effect of available soil water and root density on actual and potential transpiration relationships. Can. Agric. Eng., 27(1): 7-11.

SURRE C., 1968 - Les besoins en eau du palmier à huile. Calcul du bilan de l'eau et des applications pratiques. Oléagineux, 23(3): 165-167.

SURRE C., 1979 - Croissance en hauteur du palmier à huile. Oléagineux, 34(11): 491-496.

SYED R.A., 1979 - Studies on oil palm pollinization by insects. Bull. Entomol. Res,. 69: 213-224.

TAILLIEZ B., 1971 - The root system of the oil palm on the San Alberto plantation in Columbia. Oléagineux, 26(7): 435-447.

TAILLIEZ B. et OLIVIN J., 1971 - New experimental results on the ablation of young oil palm inflorescences in the Ivory Coast. Oléagineux, 26: 141-152.

TENHUNEN J.D., LANGE O.L., HARLEY P.C., BEYSCHLAG W. and MEYER A., 1985 - Limitation du to water stress on leaf net photosynthesis of *Quercus coccifera* in the portuguese evergreen scrub. Oecologia, 67: 23-30.

THOM A.S., 1972 - Momentum, mass and heat exchange of vegetation. Quater. J. Res. Met. Soc., 98-124.

THOM A.S., 1975 - Momentum, mass and heat exchange of plant communities. In MONTEITH J.L., Vegetation and the atmosphere, vol. 1, Academic Press ed., London, 57-109.

THOMAS R.L., OOI S.C. and CHAN K.W., 1970 - Phyllotaxis in the oil palm. Application in the evaluation of pisiferas. Ann. Bot., 34: 861-865.

TOMLINSON P.B., 1961 - Anatomy of the Monocotyledons. (II): Palmae, The stem, 10-23. In C.R. Metcalfe ed., Oxford University Press, London, 453p.

TURNER N.C., SCHULZE E.D.and GOLLAN T., 1985 - The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. (III): In the sclerophyllous woody species *Nerium oleander*. Oecologia, 65: 356-365.

UPMEYER D.J. and KOLLER H.R., 1973 - Diurnal trends in net photosynthesic rate and carbohydrate levels of soybean leaves. Plant Physiol., 51: 871-874.

WARRIT B. , LANDSBERG J.J. and THORPE M.R., 1980 - Response of apple leaf stomata to environmental factors. Plant, Cell and Environ., 3: 13-22.

WILSON D.J., 1988 - Uncertainties in the measurement of soil water content caused by abrupt soil layer changes, when using a neutron probe. Aust. J. Soil Res., 26: 87-96.

WILSON D.J. and RITCHIE A.I.M., 1986 - Neutron moisture meters : the dependence of their response on soil parameters. Aust. J. Soil Res., 24: 11-23.

WIT de C.T., BROUWER R. and PENNING de VRIES, 1970 - The simulation of photosynthetic systems. In Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity (IBP/PP Technical Meeting Proc. Trebon), PUDOC ed., Wageningen, 47-70.

WIT de C.T. and GOUDRIAAN J., 1978 - Simulation of ecological processes. Ser. Simulation Monographs, PUDOC ed., Wageningen, 175p.

WIT de C.T., GOUDRIAAN J., LAAR van H., PENNING de VRIES F.W.T., RABBINGE R., KEULEN van H., LOUWERSE W., SIBMA L. and JONGE de C., 1978 - Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Ser. Similation Monographs, PUDOC ed., Wageningen, 141p.

WIT de C.T. and PENNING de VRIES F.W.T., 1982 - La synthèse et la simulation des systèmes de production primaire, p 23-26. In PENNING de VRIES F.W.T. & DJITEYE M.A. ed., La Productivité des Ecosystèmes Sahéliens, Agric. Res. Rep. 918, Wageningen, 525p.

WOOD B.J., 1976 - Insect pests in South - East Asia . In Oil Palm Research by CORLEY, HARDON and WOODS ed., Elsevier Sci. Publ. Comp., Amsterdam. Developments in crop science (1), chap. 25: 347-366.

WORMER T.M., 1955 - Physiologie du palmier . Rapport Interne I.R.H.O., 76p, 27 pl.

WORMER T.M., 1958 - Croissance et développement du palmier à huile. Prépépinière et pépinière. Oléagineux, 4: 385-393.

WORMER T.M. et OCHS R., 1959 - Humidité du sol, ouverture des stomates et transpiration du palmier à huile et de l'arachide. Oléagineux, 14(10): 571-580.

ZEVEN A.C., 1965 - The origin of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). J. Waifor, 4: 218.

ZILLER R., PRAQUIN J. et BRUNEL J., 1955 - Influence du milieu sur certains caractères et la production de l'*Elaeis*. Oléagineux, 10(1): 9-14.

ZIMMERMANN M.H., 1966 - Translocation of water and nutrients in palms. Principes, J. Palm Society, 10: 105-114.

ZIMMERMANN M.H., 1973 - The Monocotyledons: their evolution and comparative biology.(IV): Transport problems in arborescent Monocotyledons. Quart. Rev. Biol., 48(2): 314-321.

ZIMMERMANN M.H., 1983 - The hydraulic architecture of plants. The significance of plant segmentation. In Xylem Structure and the Ascent of Sap, TIMMEL T.E., ed. Springer Verlag, Berlin, 66-82.

ZIMMERMANN M.H. and TOMLINSON, 1974 - Vascular patterns in palm stems variations of the Raphis principle. J. Arnold Arboretum, 55(3): 402-424.

ANNEXE 1

La résistance aérodynamique ou de couche limite (r_a) et la température foliaire (T_f) sont calculées à l'aide des hypothèses et des relations suivantes:

- Résistance aérodynamique: r_a

Les hypothèses sont les suivantes :

* la différence (T_a - T_b) doit être faible (inférieure à 10°C pour une précision de 1%).

* la surface du buvard étant petite devant celle des parois de la chambre et le rayonnement incident nul, on suppose que la température des parois (T_c) est égale à la température de l'air (T_a).

La résistance aérodynamique (r_a) sera la racine positive, solution de l'équation suivante :

$$ar_a^2 + br_a + c = 0 \qquad (s\ m^{-1})$$

$$a = 8\sigma(T_a + 273)^3$$

$$b = 2(0.93Cp) - 4\sigma(T_a + 273)^3(2S_f/W)(e_a - e_s)/e_s + \lambda\Delta$$

$$c = -(2S_f/W)(0.93Cp)(e_a - e_s)/e_s$$

σ : constante de Stephan Boltzmann en $W\ m^{-2}\ K^{-4}$.
Cp : chaleur spécifique de l'air en $J\ g^{-1}\ K^{-1}$.
λ : chaleur latente de vaporisation de l'eau en $J\ g^{-1}$.
e_a : pression de vapeur saturante à la température de l'air dans la chambre (T_a) en bars.
Δ : changement de pression de vapeur saturante en $g\ m^{-3}\ K^{-1}$.
T_a : en °C.
W : en $m^3\ s^{-1}$.

- Température foliaire : T_f

Le calcul de T_f est réalisé au moyen du bilan d'énergie de la feuille dans la chambre d'assimilation.

$$T_f = T_a + (H - \lambda E)/(2\ (0.93 M_a Cp)/r_a + 4\sigma(T_a + 273)^3) \qquad (°C)$$

H : énergie absorbée par la feuille en W m^{-2}.

M_a : masse molaire de l'air

Remarque : H est calculée à partir du rayonnement visible incident mesuré en supposant que ce dernier représente 50% du rayonnement global et que la feuille absorbe 80% du rayonnement visible et 20% du rayonnement infrarouge reçu.

$$H = PAR\ (698/3190)\ (0.8a_v + 0.2a_i) \qquad (W\ m^{-2})$$

PAR : rayonnement visible incident en W m^{-2}

a_v : coefficient de réflexion de la fenêtre dans le visible soit 0.92

a_i : coefficient de réflexion de la fenêtre dans le proche infrarouge soit 0.82

ANNEXE 2 :

TABLEAU A : Caractéristiques physiques du sol. Echantillons composites, provenant de 4 tubes, placés sur la LIGNE de plantation.

	MATIERE ORGANIQUE en % de MS				PHOSPHORE en ppm				COMPLEXE ABSORBANT ($CO(NH_3)_6Cl_3$) en meq. pour 100g de MS								pH		BASES TOTALES en meq./100gMS		
H cm	MO	C	N	C/N	P tot	P^1 ass	P^2 ass	P^3 ass	Ca	Mg	K	Na	Al	H	CEC	pH	pH eau	pH KCl	Ca	Mg	K
0- 20	1.41	0.82	0.62	13	197	13	14	3	.26	.08	.05	.01	.21	.13	0.80	4.2	4.4	3.5	1.69	1.35	0.70
20- 40	1.14	0.66	0.50	13	229	18	19	10	.18	.03	.02	.01	.43	.13	0.78	4.2	4.6	3.8	2.66	1.49	0.72
40- 60	0.52	0.30	0.24	12	292	27	11	12	.18	.02	.02	.01	.50	.09	0.88	4.3	4.8	4.0	0.88	1.95	0.85
60-100	0.52	0.30	0.29	10	329	17	11	7	.39	.05	.02	.01	.65	.12	1.25	4.2	4.7	3.9	6.34	2.33	1.14
100-160	0.41	0.24	0.20	12	359	21	7	14	.24	.06	.01	.01	.60	.13	1.04	4.2	4.6	4.0	1.49	1.66	1.13
160-260	0.22	0.13	0.10	13	325	18	7	8	.25	.05	.02	.01	.68	.12	1.01	4.2	4.5	3.9	0.90	2.39	1.20

TABLEAU B : Caractéristiques physiques du sol. Echantillons composites, provenant de 4 tubes, placés dans l'INTERLIGNE ANDAINE.

	MATIERE ORGANIQUE en % de MS				PHOSPHORE en ppm				COMPLEXE ABSORBANT ($CO(NH_3)_6Cl_3$) en meq. pour 100g de MS								pH		BASES TOTALES en meq./100gMS		
H cm	MO	C	N	C/N	P tot	P^1 ass	P^2 ass	P^3 ass	Ca	Mg	K	Na	Al	H	CEC	pH	pH eau	pH KCl	Ca	Mg	K
0- 20	1.34	0.78	0.69	13	186	12	9	8	.58	.13	.07	.02	.13	.09	1.03	4.3	5.0	3.9	1.36	1.16	0.62
20- 40	0.65	0.28	0.30	13	226	17	12	14	.49	.13	.03	.02	.26	.11	0.97	4.3	4.9	3.9	2.15	1.85	0.62
40- 60	0.48	0.28	0.23	12	260	25	15	10	.23	.13	.01	.01	.40	.10	0.88	4.3	4.8	3.9	1.04	1.70	0.51
60-100	0.41	0.24	0.22	11	330	18	10	11	.20	.11	.01	.02	.73	.14	1.13	4.2	4.6	3.8	1.21	2.18	0.93
100-160	0.36	0.21	0.16	13	329	23	11	8	.12	.05	.01	.01	.69	.13	1.07	4.2	4.7	4.0	0.89	1.93	0.95
160-260	0.26	0.15	0.11	14	285	18	7	6	.08	.05	.05	.01	.83	.12	1.00	4.2	4.8	4.0	0.80	1.98	0.94

TABLEAU C : Caractéristiques physiques du sol. Echantillons composites, provenant de 4 tubes, placés dans l'INTERLIGNE LIBRE.

	MATIERE ORGANIQUE en % de MS				PHOSPHORE en ppm				COMPLEXE ABSORBANT ($CO(NH_3)_6Cl_3$) en meq. pour 100g de MS								pH		BASES TOTALES en meq./100gMS		
H cm	MO	C	N	C/N	P tot	P^1 ass	P^2 ass	P^3 ass	Ca	Mg	K	Na	Al	H	CEC	pH ext	pH eau	pH KCl	Ca	Mg	K
0- 20	1.48	0.86	0.83	10	220	21	13	12	.47	.12	.06	.02	.21	.14	1.05	4.2	4.8	3.8	2.46	2.14	0.63
20- 40	1.26	0.73	0.53	14	246	21	14	18	.28	.05	.02	.01	.31	.08	0.89	4.4	4.8	3.9	1.75	2.12	0.66
40- 60	1.02	0.59	0.49	12	272	26	17	11	.16	.04	.01	.01	.52	.09	0.81	4.3	4.7	3.8	0.96	2.22	0.70
60-100	1.03	0.60	0.48	12	329	21	10	7	.19	.04	.01	.01	.74	.10	1.15	4.3	4.7	3.9	0.70	2.72	1.03
100-160	0.45	0.26	0.31	8	348	21	10	11	.15	.05	.01	.01	.71	.12	1.10	4.2	4.7	3.9	0.69	2.95	1.14
160-260	0.43	0.25	0.33	8	323	16	6	7	.30	.06	.02	.04	.77	.09	1.48	4.3	4.7	3.9	0.71	3.03	1.20

Annexe 3

Description de l'étalonnage indiqué par le constructeur du densitomètre et étalonnage réalisé au laboratoire du CEA à Cadarache sur des échantillons de sol remaniés pour l'humidimètre neutronique. Ce dernier repose sur une méthode mise au point et décrite par COUCHAT (1974).

$$Ln(CG) = A(d_a + 1.11\ \theta) + B$$

$$CN = 100\ \theta\ (\alpha d_a + \beta) + (\gamma d_a + \delta)$$

CG : comptage gamma obtenu avec le densitomètre
CN : comptage neutronique normalisé obtenu avec l'humidimètre
d_a : densité apparente (g m^{-3})
θ : humidité volumique (g m^{-3})

A et B : paramètres d'étalonnage rendus indépendants de la nature physico-chimique du milieu au moyen d'un filtre physique (cf. notice du constructeur). Ces paramètres sont fonction de la géométrie de mesure de la sonde, ils sont fournis par le constructeur.

α, β, γ, δ : les paramètres d'étalonnage sont déterminés par la méthode COUCHAT-CEA. Ils sont calculés à l'aide des coefficients d'absorption (Σa) et de diffusion (Σd) des neutrons thermiques au niveau de l'échantillon de sol (COUCHAT, 1974). Les coefficients (Σa) et (Σd) sont mesurés directement sur les échantillons de sol au laboratoire et ils dépendent des sections efficaces du sol. Les abaques reliant ces coefficients aux paramètres α, β, γ, et δ sont théoriquement valables pour tous les types de sols, et dépendent uniquement de la géométrie de mesure de la sonde utilisée (taille, forme et disposition respective de la source et du détecteur).

Le système d'équations en CN et CG se ramène à une équation du second degré avec une seule racine positive ce qui permet de calculer les profils de densité apparente et d'humidité volumique.

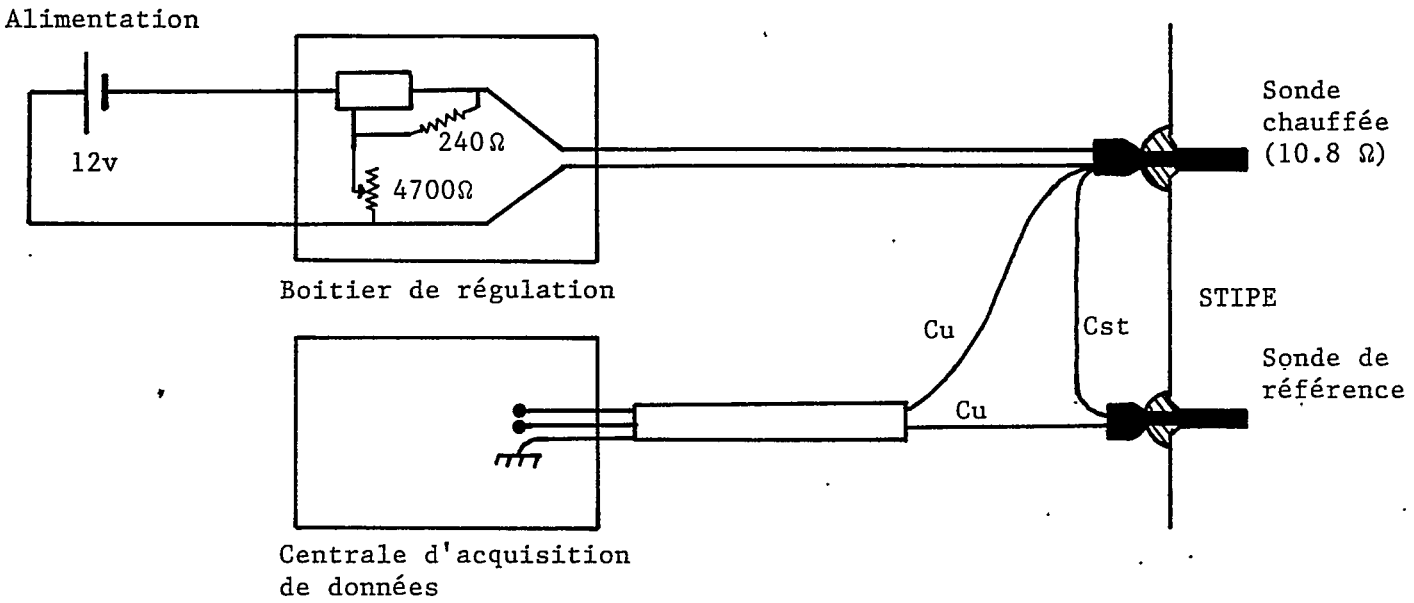


Fig. 30 : Schéma du montage électrique dans le cas d'un seul capteur (deux sondes thermiques).

Annexe 4 : Mesures effectuées sur la station météorologique de La Mé

- Pluviométrie : 7h et 17h
- Rayonnement global au sol : journalier (Pyranomètre à distillation type Gun-Bellani sphérique)
- Durée d'Insolation : journalière (Héliographe de Campbell-Stokes)
- Hygrométrie : 7h, 12h, 17h (Psychromètre non ventilé à thermomètres sec et humide)
- Température : 7h, 17h (Thermomètre à mercure)
- Evaporation : 7h, 17h (Evaporimètre de Piche, Bac de type Colorado)
- Evapotranspiration : 7h, 17h (Lysimètre à drainage planté en gazon : *Paspalum sp.*)

Annexe 5 : Mesure du flux de sève

- Montage électrique et obtention des données (fig. ci-contre) :

Un accumulateur délivre par l'intermédiaire d'un boitier d'alimentation un courant électrique d'intensité variable. Cette intensité est réglée à 0.133 A afin d'obtenir une bonne sensibilité du capteur sans toutefois risquer d'échauffer la sonde froide. Les deux fils de constantan des thermocouples sont soudés entre eux et les deux fils de cuivre délivrent une différence de potentiel proportionnelle à la différence de température entre les deux sondes. Les tensions délivrées par les thermocouples cuivre-constantan sont de 40 μV par °C.

- Calcul du flux de sève et de la transpiration

Théoriquement, l'énergie électrique apportée à la sonde chaude est entièrement dissipée par effet joule à l'interface sonde-végétal.

GRANIER (1985), définit un indice de flux comme suit :

$$K = [\ \Delta T(o) - \Delta T(u)\ ] / \Delta T(u) \qquad \text{(sans unité)}$$

$\Delta T(o)$: différence de température entre les deux sondes quand le flux de sève est nul (°C)

$\Delta T(u)$: différence de température entre les deux sondes avec un flux de sève (°C)

La vitesse du flux de sève (u) est liée à l'indice de flux par la relation suivante :

$$u = a\ K^b \qquad (m\ s^{-1})$$

Cette relation a été testée par GRANIER (1985, 1987) sur plusieurs espèces végétales (*Pseudotsuga meenzieii, Pinus nigra, Quercus pedonculata*) et même sur des fibres inertes (non vivantes) ce qui a permis de conclure à la constance des coefficients a et b.

$a = 118{,}99\ 10^{-6}$ $(m\ s^{-1})$

$b = 1{,}231$ (sans unité)

Ces coefficients sont identiques chez *Castanea sativa* (BOBAY, 1985).

Si l'on suppose un mouvement de sève homogène dans toute la partie conductrice de la plante, le flux transpiratoire peut s'écrire :

$$TR = u\ SC \qquad (m^3\ s^{-1})$$

SC : surface conductrice au niveau où la sonde chaude est insérée (m^2)

```
10 '  ANNEXE-6 : MODELE DE PRODUCTION. PROGRAMME EN GWBASIC.
20 '
25 ' ***************************************************************************************
30 '
40 '  SIMULATION DE L'ASSIMILATION, DE LA RESPIRATION, DE LA REPARTITION
50 '      DES ASSIMILATS, DU BILAN HYDRIQUE ET DE LA PRODUCTION
60 '
70 '
80 ' ***************************************************************************************
90 '
100 DEF FNARCOS (X) = 1.570796 - ATN(X / SQR(1 - X * X))
110 '
120 DIM A(400, 6)
130 DIM T(15)
140 OPEN "I", #1, "LMMET88.DAT": 'fichier meteo
150 OPEN "O", #2, "CON"
160 '
170 '***************************************************************************************
180 '***************************************************************************************
190 '
200 '                DEFINITION DES PARAMETRES
210 '
220 'PARAMETRES DE RAYONNEMENT ET DE PHOTOSYNTHESE*****************************************
230 '
240 PI = 3.141593
250 L = PI / 33:                ' latitude en radians
260 IO = 1370:                  ' constante solaire  en W m-2
270 AL = .053:                  ' efficience photosynthetique en micromol micromol-1
280 PM = 30.7:                  ' assimilation maximale en micromol m-2 s-1
290 K = .401:                   ' coef. d'extinction du ray. vis. dans le couvert
300 LAI = 4.5:                  ' indice foliaire
310 '
320 'PARAMETRES DU BILAN HYDRIQUE*********************************************************
330 '
340 KAR = .39:                  ' constante de von karman
350 ZR = 2:                   : ' hauteur des mesures meteo en m
360 HAU = .2:                 : ' hauteur du couvert ( Paspalum sp.) en m
370 DEP = .63 * HAU:          : ' deplacement du plan zero en m
380 ZO = .1 * HAU:            : ' hauteur du plan zero en m
390 RU = 436:                 : ' reserve utile du sol en mm
400 RS = .74 * RU:            : ' reserve actuelle du sol initialise au 1/1/88 en mm
410 '
420 'PARAMETRES DU BILAN CARBONE**********************************************************
430 '
440 'B pour biomasse en kg ha-1
450 '
460 BRO = 11790
470 BRI = 8330:                          ' racines primaires
480 BRII = 11360:                        ' racines secondaires
490 BRABS = 11790:                       ' racines absorbantes (III + IV)
500 BR = BRI + BRII + BRABS:             ' racines totales
510 BS = 13930:                          ' stipe
520 BFOL = 1100 * LAI:                   ' folioles
530 BPET = 1.812 * BFOL:                 ' petioles
540 BRCH = 1.224 * BFOL:                 ' rachis
550 BV = BR + BS + BFOL + BPET + BRCH:   ' biomasse vegetative totale
570 'BINF = 419:                         ' inf. males et femelles avant floraison
590 'BGRA = 4078:                        ' inf. femelles apres floraison
600 '
610 'DB pour accroissement de biomasse en kg de ms ha-1 j-1
620 '
630 DBF = 29.86
632 DBS = 6.1
640 'DBFEM = 7.67
```

```
670 'DBMAL = 4.38
690 'DBGRA = 19.75
700 '
730 'MB pour mortalite en kg de ms ha-1 j-1
740 '
750 MBR = (.15 * BRI + .31 * BRII + .57 * BRO) / 366: ' racines
760 '
770 'pour les feuilles on suppose MB = DB et pour le stipe MB = 0
780 '
790 ' CR pour coef. respiratoire de croissance en g de glucose par g de ms
800 '
810 CRGRA = 1.89:           ' fruits
820 CRRAC = 1.45:           ' racines
830 CRS = 1.45:             ' stipe
840 CRINF = 1.45:           ' fleurs males et parties sans huile des regimes
850 CRF = 1.37:             ' feuilles
860 '
870 ' MR pour coef. respiratoire de "maintenance", 0 pour 25 C, en kgCH2O/(kgms*24h)
880 '
890 MRSO = .0005:           ' stipes
900 MRRCHO = .0018:         ' rachis
910 MRPETO = .0022:         ' ptioles
920 MRRO = .0022:           ' racines
930 'MRINFO = .0117:        ' inf. males + parties sans huile des rgimes
940 'MRGRAO = .0022:        ' fruits
950  '
1010 STOCK = 429:           'initialisation des reserves au 1/1/88 en gCH2O m-2
1020 '
1030 '
1040 ' TABLEAU DONNEES METEO  RG, Ta, Vent, VPD, PRI (pluie)
1050 '
1060 FOR N = 1 TO 366
1070 FOR P = 1 TO 6
1080 INPUT #1, A(N, P)
1090 NEXT P
1100 NEXT N
1110 '
1120 '*************************************************************************************
1130 '*************************************************************************************
1140 '
1150 FOR N = 1 TO 366:              ' N est le jour calendaire
1160 '
1170 '*************************************************************************************
1172 '
1180 ' RAYONNEMENT ET PHOTOSYNTHESE NETTE POTENTIELLE (HORAIRES ET JOURNALIERS)
1190 '
1200 R = 1 + (.033 * COS(2 * PI * N / 365))
1210 D = PI * 23.45 / 180 * SIN(2 * PI * (284 + N) / 365)
1240 H = (FNARCOS(-TAN(L) * TAN(D))) * 360 / (15 * PI): 'dure du jour en heures
1250 TFIN = 12 + .5 * H
1260 ISOM = 0
1270 FOR M = 0 TO INT(H) + 1
1280 IF M <= INT(H) THEN T(M) = 12 - (.5 * H) + M ELSE T(M) = TFIN
1290 NEXT M
1300 FOR M = 0 TO INT(H)
1310 I = 3600 * R * IO * SIN(D) * SIN(L) * (T(M + 1) - T(M))
1311      - (R * 3600 * 12 / PI * IO * COS(D) * COS(L) * (SIN(PI * T(M + 1) / 12)
1312     ' - SIN(PI * T(M) / 12)))
1320 ISOM = ISOM + I
1330 NEXT M
1340 FOR J = 0 TO INT(H) + 1
1350 IF J <= INT(H) THEN T(J) = 12 - (.5 * H) + J ELSE T(J) = TFIN
1360 NEXT J
1370 I = 0
```

```
1380 RGJ = 0
1390 PNJ = 0
1400 FOR J = 0 TO INT(H)
1410 I = 3600 * R * IO * SIN(D) * SIN(L) * (T(J + 1) - T(J))
1411     - (R * 3600 * 12 / PI * IO * COS(D) * COS(L) * (SIN(PI * T(J + 1) / 12)
1412     - SIN(PI * T(J) / 12))): ' ray. glob. horaire extraterrestre
1420 RG = I * A(N, 1) / (ISOM * 3.6): ' ray. glob. horaire au dessus du couvert
1430 PAR = 4.5 * .47 * RG:           ' ray. vis. horaire au dessus du couvert
1440 RGJ = RGJ + RG * 3.6 / 1000
1450 PN = 3600 * (T(J + 1) - T(J)) * PM / K * LOG((AL * K * (PAR - 40) + PM) /
1452    (AL * K * (PAR - 40) * EXP(-K * LAI) + PM)):
1453     ' assimilation nette hor. en micromol m-2 s-1
1460 PNJ = PNJ + PN * 3 / 100000!:  ' assimilation journalire en gCH2O m-2 j-1
1470 MRFOLO = .0083 * (24 - H) / 24:   '
1472 IF N < 307 THEN DBR = (.15 * BRI + .31 * BRII) / 366
1473 ELSE DBR = (.15 * BRI + .31 * BRII) / 366 + (.57 * BRO) / 60
1480 NEXT J
1490 '
1500 '*****************************************************************************************
1510 '
1520 ' BILAN HYDRIQUE
1530 '
1540 ' Calcul de l'ETP en mm j-1
1550 '
1560 RN = .67 * A(N, 1) + 5.36 * 3.6 * H                          ' kJ m-2 s-1
1570 DELTA = .1108 * A(N, 2) - 8842                               ' mb C-1
1580 LANDA = -2.4 * A(N, 2) + 2502                                ' J g-1
1590 RB = ((LOG((ZR - DEP) / ZO)) / KAR) ^ 2 / A(N, 3)            ' s m-1
1600 ETPR = DELTA * RN / (LANDA * (DELTA + .66))                  ' mm j-1
1610 ETPC = 3.6 * 1194.83 * A(N, 4) / (RB * LANDA * (DELTA + .66)) ' mm j-1
1620 ETP = ETPR + ETPC                                            ' mm j-1
1630 '
1640 ' Calcul de l'ETR en mm j-1
1650 '
1660 IF RS >= .74 * RU THEN ETR = .81 * ETP
1670 IF RS < .74 * RU AND RS >= .44 * RU THEN ETR = (2 * RS / RU - .67) * ETP
1680 IF RS < .44 * RU THEN ETR = .1 * ETP:   '(.47 * RS / RU) * ETP
1690 IF N > 4 THEN GOTO 2330
1700 PRI = A(N, 5)
1710 IF PRI > 85 THEN PRI = 85
1715 IF A(N, 5) >= 2 THEN ETR = .81 * ETP
1716 IF A(N, 5) >= 5 THEN ETR = ETP
1730 '
1740 'Calcul de l'Interception nette  IN en mm j-1
1750 '
1760 PS = .916 * A(N, 5) - .589
1770 EC = .0713 * A(N, 5) - .735
1780 IF A(N, 5) < .65 THEN IN = A(N, 5)
1790 IF A(N, 5) >= .65 AND A(N, 5) < 10.4 THEN IN = A(N, 5) - PS
1800 IF A(N, 5) >= 10.4 THEN IN = A(N, 5) - PS - EC
1810 '
1820 'Calcul de la reserve en eau du sol  RS en mm
1830 '
1840 RS = RS - ETR + PRI - IN
1845 '
1846 IF RS > .9 * RU AND RS <= .97 * RU THEN RS = RS - 2
1848 IF RS > .97 * RU AND RS <= RU THEN RS = RS - 4
1850 IF RS > RU THEN RS = RS - 8
1852 SY = 786 + RS
1855 '
1857 '*****************************************************************************************
1858 '
1860 'CALCUL DE L'ASSIMILATION NETTE REELLE  PNR  en gCH2O m-2 j-1
1870 '
```

```
1880 IF ETR >= .81 * ETP THEN PNR = PNJ
1882 ELSE PNR = (.3 + .7 * (ETR / (.81 * ETP))) * PNJ
1890 '
1900 '*****************************************************************************************
1910 '
1920 ' BILAN CARBONE
1930 '
1940 'Variations de biomasse en kg ha-1 j-1
1950 '
1960 BS = BS + DBS
1970 BR = BR + DBR - MBR
1980 BRABS = BRABS + DBR - MBR
1990 BV = BV + DBS + DBR - MBR
2000 '
2001 MRS = MRSO * EXP(.069 * (A(N, 2) - 25))
2002 MRRCH = MRRCHO * EXP(.069 * (A(N, 2) - 25))
2003 MRPET = MRPETO * EXP(.069 * (A(N, 2) - 25))
2004 MRR = MRRO * EXP(.069 * (A(N, 2) - 25))
2005 MRINF = MRINFO * EXP(.069 * (A(N, 2) - 25))
2006 MRGRA = MRGRAO * EXP(.069 * (A(N, 2) - 25))
2007 MRFOL = MRFOLO * EXP(.069 * (A(N, 6) - 25))
2008 '
2010 'Respiration de la partie vegetative en kg ha-1 j-1
2020 '    '
2030 RCR = ((CRF - 1) * DBF + (CRRAC - 1) * DBR + (CRS - 1) * DBS):
2032 'croissance
2031 RCS = (CRS - 1) * DBS
2032 RCF = (CRF - 1) * DBF
2033 RCRAC = (CRRAC - 1) * DBR
2040 RMA = (MRS * BS + MRFOL * BFOL + MRR * BR + MRPET * BPET
2042 + MRRCH * BRCH): 'entretien
2050 RVEG = RCR + RMA:   'totale
2052 RMS = MRS * BS
2054 RMFOL = MRFOL * BFOL
2056 RMR = MRR * BR
2057 RMPET = MRPET * BPET
2058 RMRCH = MRRCH * BRCH
2060 '
2061 'Respiration en kgCH2O pour 1 kg de partie reproductive par hectare
2062 '
2063 'RFEM = (CRGRA - 1) * DBGRA + (CRINF - 1) * DBFEM + MRGRA * BGRA
2064 'RMAL = (CRINF - 1) * (DBFEM + DBMAL) + MRINF * BINF
2065 'RREG = RFEM + RMAL:     ' respiration totale des inflorescences
2068 '
2070 'Reserves journalieres et cumulees en gCH2O ha-1 j-1
2080 '
2082 BILVEG = (DBF + DBR + DBS) / 10
2084 BILAN = BILAN + (DBF + DBR + DBS) / 1000
2086 BILRAC = BILRAC + DBR / 1000
2088 BILS = BILS + DBS / 1000
2090 STOCK = STOCK + PNR - BILVEG - RVEG / 10: ' reserves
2100 PNJSOM = PNJSOM + PNJ / 100
2110 PNRSOM = PNRSOM + PNR / 100
2120 '
2130 RCRSOM = RCRSOM + RCR / 10
2132 RCSSOM = RCSSOM + RCS / 10
2134 RCFSOM = RCFSOM + RCF / 10
2136 RCRACSOM = RCRACSOM + RCRAC / 10
2138 '
2140 RMASOM = RMASOM + RMA / 10
2141 RMSSOM = RMSSOM + RMS / 10
2142 RMFOLSOM = RMFOLSOM + RMFOL / 10
2143 RMPETSOM = RMPETSOM + RMPET / 10
2144 RMRCHSOM = RMRCHSOM + RMRCH / 10
```

```
5 RMRSOM = RMRSOM + RMR / 10
7 RVEGSOM = RVEGSOM + RVEG / 10
9 IF N = 366 THEN GOTO 2160
0 NEXT N
0 '
0 '*****************************************************************************************
0 '*****************************************************************************************
0 '
0 'CALCUL DE LA PRODUCTION en t ha-1  POIDS FRAIS DE REGIMES
0 '
0 PFREG = 1.0325 * (STOCK - 429) / 100:  'Poids frais de regimes
2 PSINFTOT = (STOCK - 429) / 2.214:      'Poids sec inf.tot.
3 RINFTOT = (1 - .452) * (STOCK - 429):  'Respiration tot. inf. tot.
4 PSREG = .413 * (STOCK - 429):          'Poids sec de regimes
0 MSTOT = BILAN + PSINFTOT / 100:        'Matiere seche totale formee
0 '
2 'PRINT #2, USING " ######.#"; N, RMFOLSOM, RMRCHSOM, RMPETSOM,
3  RMSSOM, RMRSOM, RMASOM, RCFSOM, RCSSOM, RCRACSOM, RCRSOM, RVEGSOM
4 'PRINT #2, USING " ######.#"; PNJSOM, PNRSOM, RMASOM / 100,
5  RCRSOM / 100, RVEGSOM / 100, BILAN, PSINFTOT / 100, RINFTOT / 100
9 '
0 PRINT #2, USING " ######.#"; N, PFREG, PSREG / 100, PSINFTOT / 100,
1 BILAN, BILRAC, BILS, MSTOT
2 'LPRINT USING " ######.#"; N, PFREG, PSREG / 100, PSINFTOT / 100,
3 BILAN, BILRAC, BILS, MSTOT
0 CLOSE
0 END
0 '
0 '*****************************************************************************************
2 '*****************************************************************************************
0 '
0 'Conditions sur la pluie pour le calcul de l'ETR
0 '
0 'IF A(N - 4, 5) >= 20 THEN ETR = .81 * ETP
0 IF A(N - 3, 5) >= 15 THEN ETR = .81 * ETP
0 IF A(N - 2, 5) >= 10 THEN ETR = .81 * ETP
0 IF A(N - 1, 5) >= 5 THEN ETR = .81 * ETP
0 GOTO 1700
0 '*****************************************************************************************
```

Office d'Edition de la Recherche Scientifique
et Coopération Internationale

O.E.R.S.C.I.

REPROGRAPHIE INDUSTRIELLE
EDITIONS - DUPLICATIONS

Parc Modulopolis H 1 Zone Euromédecine
Montpellier 67.52.20.05

BIBLIOTHEQUE
CIRAD
PHILIPPE ARIES

ABSTRACT

Leaf gas exchanges of oil palm trees were studied *in situ*, in relation with environmental factors when water supply was not limited. Net assimilation rate and stomatal conductance were similar to that of best C_3 species. Because of their great sensitivity to air vapour pressure deficit, stomates regulated strongly the transpiration rate while limiting photosynthesis. No perceptible effect of temperature was observed.

A water balance study showed that 13 year-old trees extracted water on soil depth of 5 meters. Stomatal regulation appeared early with soil drying out, but was relaxed by light rains.

A model was elaborated from these data. It simulates potential assimilation, real evapotranspiration, soil water content, real assimilation, respiration and carbohydrates partitioning .

Measured and simulated potential production are closed to each other. Observed soil water content is similar to the calculated one. A few more investigations will be necessary to quantify the effect of soil water deficit on net assimilation.

BIBLIOTHEQUE CIRAD SAINT PHILIPPE

RESUME

Les échanges gazeux foliaires ont été étudiés *in situ* sur le palmier à huile (lignée L2T x D10D) en relation avec les paramètres climatiques, en alimentation hydrique non limitante. La capacité photosynthétique est comparable à celles des meilleures plantes en C_3 en liaison avec une conductance stomatique élevée. Les stomates très sensibles au déficit de pression de vapeur d'eau régulent fortement les échanges gazeux alors que la température n'a qu'une faible influence.

L'étude du bilan hydrique au niveau d'une parcelle a montré que des palmiers de 13 ans exploitent l'eau du sol sur 5 mètres de profondeur. La régulation stomatique intervient précocement au cours du dessèchement du profil mais peut s'inverser avec l'apparition de faibles pluies.

A partir des résultats obtenus nous avons pu modéliser à l'échelle de la journée l'assimilation potentielle, l'évapotranspiration réelle, le stock d'eau du sol, l'assimilation réelle, la respiration et la répartition des assimilats.

La production potentielle simulée (sans déficit hydrique) se compare bien avec les rendements maxima observés dans les conditions écologiques de notre étude. L'accord entre le stock d'eau du sol calculé et celui mesuré est satisfaisant. Les hypothèses de calcul formulées dans le modèle, pour quantifier l'action du déficit hydrique du sol sur l'assimilation, devront être vérifiées par une étude complémentaire.

Mots clés : PALMIER A HUILE, PHOTOSYNTHESE, TRANSPIRATION, CONDUCTANCE STOMATIQUE, BILAN HYDRIQUE, MODELE DE PRODUCTION