

# Une pratique paysanne face aux risques de sécheresse sur l'altiplano bolivien

L'utilisation d'une biodiversité de *Solanum*

Jean Joinville Vacher

Carmen del Castillo

Jacques Dizes †

Roland Bosseno

*Ce travail est dédié à notre  
collègue et ami Jacques Dizes*

## Introduction

L'altiplano, vaste plateau de plus de 5 millions d'hectares situé à une altitude moyenne de 4000 m, est une des principales régions agricoles de Bolivie pour la production de tubercules (pomme de terre : *Solanum ssp* et oca : *Oxalis tuberosa*) et de grains andins (quinoa : *Chenopodium quinoa* et cañahua : *Chenopodium pallidicaule*). Les rendements des cultures y sont cependant très variables et en moyenne faibles. Ils sont limités par des risques élevés de sécheresse et de gelées ; une année sur trois les précipitations pendant la saison agricole sont inférieures à la moitié de la demande climatique (ETP) (Vacher et Imaña, 1987) et la probabilité d'occurrence d'une température inférieure à -2 °C pendant les mois de développement des cultures (janvier à mars) est souvent supérieure à 40 % (Le Tacon *et al.*, 1992). Face à ces fortes contraintes climatiques les paysans de l'altiplano ont développé une agriculture spécifique dont les caractéristiques principales, liées à une stratégie de réduction des risques de sécheresse et de gelées, reposent essentielle-

ment (i) sur la sélection de plantes andines très résistantes au froid et au déficit hydrique (Tapia, 1990), (ii) sur l'adéquation entre la conduite des cultures et l'hétérogénéité spatiale des risques climatiques à l'échelle de la communauté et à l'échelle de la parcelle (Du Portal, 1993 ; De Thuy, 1995), (iii) sur l'utilisation d'une grande diversité de cultures andines (Rea, 1992). Cette biodiversité, dans un contexte agroclimatique très limitant, concerne différentes espèces, variétés et écotypes d'une même culture. Pour la pomme de terre notamment, base de l'alimentation humaine sur l'altiplano, on ne dispose pas moins de six espèces de *Solanum* et plus de 200 variétés cultivées (Hawkes et Hjerting, 1989 ; Ochoa, 1990). Cette diversité de *Solanum* se retrouve à l'échelle de l'exploitation agricole et à l'échelle de la parcelle, ainsi De Thuy (1995) recense quatre espèces de pomme de terre et 35 variétés sur une parcelle de 300 m<sup>2</sup>. Malgré leur rôle primordial pour l'alimentation des paysans et leurs potentialités dans des conditions climatiques extrêmes de sécheresse et de gelées, les *Solanum* natives de l'altiplano sont restées tout à fait marginales dans les programmes de recherche et/ou de développement.

Dans le cadre d'une étude pluridisciplinaire sur les pratiques et les savoirs des paysans de l'altiplano effectuée en collaboration avec l'IBTA (Instituto boliviano de tecnologias agropecuarias) et le SENAMHI (Servicio nacional de meteorologia e hidrologia) une recherche a été réalisée sur les conséquences de l'utilisation d'une diversité de *Solanum* face à la sécheresse. De nombreux auteurs (Turner et Begg, 1978 ; Levitt, 1980 ; Martin *et al.*, 1989) ont montré que les diverses réponses des cultures à la sécheresse pouvaient être dépendantes de différentes évolutions et interrelations entre les paramètres hydriques de la plante et les échanges gazeux (transpiration et photosynthèse). Des recherches sur les *S. tuberosum* ssp *tuberosa* (Levy, 1983 ; Willcox et Ashley, 1982 ; Van Loon, 1986 ; Coleman, 1986) ont corroboré la pertinence de l'utilisation de ces paramètres pour différencier les sensibilités à la sécheresse, mais Bodlander (1986) et Vos (1986) ont souligné cependant les limites et les difficultés d'interprétation des résultats. Dans l'étude que nous présentons ici nous aborderons le rôle de la diversité des *Solanum* cultivées face à la sécheresse par l'analyse comparative de la consommation en eau, des potentiels hydriques foliaires, de la conductance stomatique, de la transpiration et de la photosynthèse de *Solanum curtilobum*, *Solanum juzepczukii* et *Solanum tuberosum* ssp *andigena*. Dans un souci de rester proche des conditions paysannes, les cultures ont été étudiées en plein champ et dans les conditions climatiques naturelles d'une saison agricole sèche. Par ces premiers résultats, nous essaierons de contribuer à la connaissance des espèces natives de pomme de terre et de valoriser leurs potentialités afin de mieux comprendre leur utilisation par les agriculteurs et d'aider ainsi à mieux gérer, mieux conserver

et mieux insérer dans des actions de développement cette biodiversité, encore très présente dans l'agriculture andine.

## Matériel et méthodes

L'étude a été réalisée à la station expérimentale de l'IBTA à Patacamaya (17 ° S, 67 ° W). Les pluies présentent une moyenne annuelle de 403 mm pour une ETP de 1271 mm (déterminée sur gazon par un lysimètre à drainage). Pendant le cycle de développement de la pomme de terre (décembre à mars) la moyenne des précipitations est de 285 mm pour une ETP de 445 mm, ces pluies sont donc en moyenne faibles et elles présentent également une très grande variabilité interannuelle (de 89 mm à 483 mm) ce qui se traduit par des risques très élevés de sécheresse (Vacher et Imaña, 1987).

Les pommes de terre étudiées, *S. curtilobum* Juz. et Buk. var. ocucuri, *S. juzepczukii* Buk. var. luki et *S. tuberosum* ssp *andigena* Juz. et Buk. var. sani-imilla, sont largement cultivées sur l'ensemble de l'altiplano. La variété ocucuri est cependant plus fréquente sur l'altiplano nord, plus pluvieux, et elle est, en général, pour l'ensemble de l'altiplano, cultivée sur des parcelles de replat au sol profond mais gélives. La variété luki prédomine dans les régions froides et sèches de l'altiplano central et sud et sur les parcelles aux sols superficiels. La variété sani-imilla est la *Solanum tuberosum* la plus cultivée sur l'ensemble de l'altiplano, on la trouve préférentiellement dans les zones peu gélives. Les variétés luki et ocucuri sont considérées comme des pommes de terre amères car leurs tubercules contiennent des glycoalcaloïdes. Elles sont transformées sous une forme déshydratée (chuño) et peuvent ainsi être conservées pendant des années, ce qui permet de tamponner les irrégularités de récolte (Vallenas, 1992). Les pommes de terre ont été semées en plein champ le 10/11/91 (36 000 plantes/ha) selon un dispositif de trois répétitions, soit neuf parcelles de 30 m<sup>2</sup> chacune ; elles ont été récoltées le 12/04/92.

La consommation en eau des cultures a été déterminée à partir de l'équation du bilan hydrique d'un volume de sol. Les variations de l'humidité du sol ont été estimées à partir des mesures neutroniques tous les dix jours environ pendant les deux derniers mois du cycle (du 24/01 au 24/03) ; neuf tubes ont été installés jusqu'à une profondeur de 80 cm (trois pour chaque espèce). Les sols sont sablo-limono-argileux sur les 60 premiers centimètres, puis ils présentent un horizon argileux très compact qui peut être considéré comme imperméable (Garcia, 1991). Les pluies ainsi que les variables météorologiques ont été mesurées par une station météorologique automatique (CIMEL,

France) installée sur le site expérimental. Des mesures de potentiel hydrique foliaire ont été effectuées chaque semaine pendant les deux mois de la campagne de mesures à l'aide d'une chambre à pression (PMS 1000, Corvalis, Oregon, USA). Pour chaque espèce, les potentiels de quinze feuilles ont été mesurés à 6 h (avant l'aube pour le potentiel de base), puis autour de 13 h (pour le potentiel minimum) le 31/01 (le 79<sup>e</sup> jour après le semis, 79 JAS), le 6/02 (85 JAS), le 13/02 (92 JAS), le 20/02 (99 JAS), le 26/02 (105 JAS), le 5/03 (112 JAS), le 12/03 (119 JAS) et le 17/03 (124 JAS). La conductance stomatique a été mesurée à l'aide d'un poromètre à diffusion (Delta T. Devices, Cambridge, GB) appliquée sur la face inférieure des feuilles en suivant les recommandations de Turner (1991). Les mesures de transpiration et de photosynthèse ont été effectuées à l'aide d'un appareil portable d'analyse des échanges gazeux selon un système ouvert et d'une chambre de mesure de 6,25 cm<sup>2</sup> dans laquelle est introduite la feuille (LCA-2, ADC, Hoddesdon, GB). Les mesures de conductance stomatique et des échanges gazeux ont été faites sur les feuilles exposées au soleil dans la strate foliaire supérieure sur les mêmes plantes et les mêmes jours que pour le potentiel hydrique foliaire ; quinze feuilles par espèces ont été mesurées pour la conductance stomatique et douze pour les échanges gazeux à 10 h et 14 h. Les difficultés d'étalonnage des appareils utilisés, les perturbations apportées par la chambre de mesure et l'hétérogénéité des cultures en champ conduisent à beaucoup de prudence pour l'interprétation des valeurs absolues mesurées, les données obtenues seront donc essentiellement interprétées par une approche comparative. A la fin de l'expérimentation les profondeurs racinaires ont été mesurées sur vingt plantes par espèces et les rendements sur l'ensemble des parcelles.



## Résultats

### *Les conditions climatiques de l'expérimentation*

Le total des pluies du semis à la récolte est faible, 283 mm avec une ETP de 672 mm. La sécheresse a été particulièrement marquée pendant les deux mois de notre campagne de mesures (du 72 au 131 JAS) avec une pluviométrie (P) de 61 mm et 186 mm d'ETP ( $P/ETP = 0,32$ ). La figure 1 représente l'évolution du déficit hydrique (DH) pendant cette période ; DH est estimé sur l'ensemble du cycle de la culture par un modèle simple de bilan hydrique journalier prenant en compte P, ETP et le compartiment sol. La pente relativement forte et régulière de DH traduit bien la constance et l'intensité de la sécheresse à laquelle ont été soumises les cultures. Les conditions climatiques des journées de mesure et les moyennes pendant l'essai sont résumées dans le

tableau 1. Les températures relativement basses associées à un rayonnement solaire (Rs) élevé correspondent bien à une région tropicale d'altitude. Les jours de mesure présentent des conditions climatiques assez homogènes, sauf le 99 JAS où une importante couverture nuageuse réduit nettement Rs.

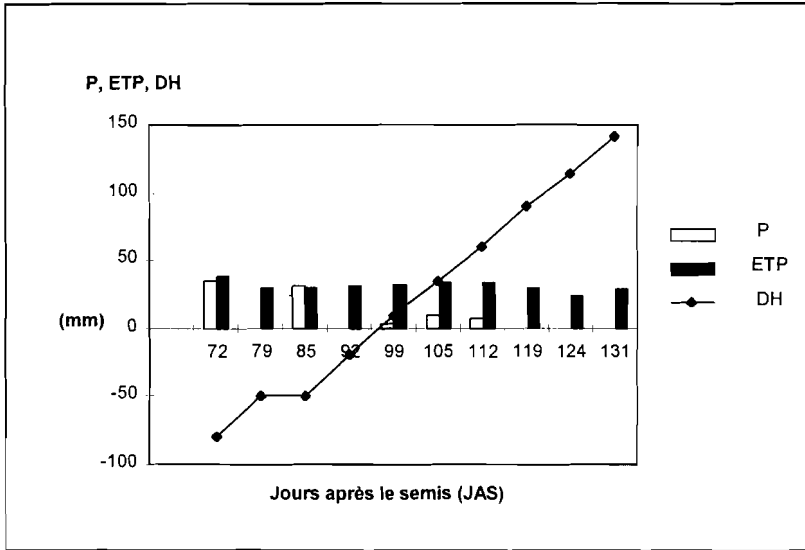


Figure 1 — Précipitations (P), Evapotranspiration potentielle (ETP) et Déficit hydrique (DH) cumulé à Patacamaya du 71 au 131 Jours après semis (JAS)

Tableau 1  
Caractéristiques climatiques pendant l'expérimentation

Tm (temp. minima), TM (temp. maxima), Rs (rayonnement solaire global), Hm (humidité relative moyenne)

	Tm (°C°)	TM (°C)	Rs (MJ/m²/j)	Hm (%)
79 JAS	2,0	19,0	26,35	42,6
85 JAS	3,2	18,1	24,30	52,2
92 JAS	3,4	16,9	22,10	48,2
99 JAS	4,2	17,3	13,70	50,1
105 JAS	5,9	19,7	24,25	44,2
112 JAS	5,1	18,6	22,85	43,3
119 JAS	2,7	15,7	22,30	60,0
124 JAS	1,2	20,6	25,10	36,0
0-131 JAS (moy)	1,0	21,1	21,40	50,3

## La consommation en eau des cultures

L'intense sécheresse se traduit très nettement sur les valeurs de l'évapotranspiration réelle (ETR) des cultures qui présentent une nette et régulière diminution, de 4 mm/j le 72 JAS à moins de 0,5 mm/j le 131 JAS (fig. 2). Des différences apparaissent néanmoins entre les diverses *Solanum*, luki présente une ETR plus élevée de 1 à 2 mm/j du 85 au 112 JAS. Pour la période de mesures du 72 au 131 JAS, l'ETR cumulée de luki est de 176 mm, soit bien supérieure à sani-imilla (148 mm) et ocucuri (131 mm). Cette différence correspond à une utilisation plus importante de l'eau du sol pour luki ; les variations du stock d'eau dans les soixante premiers cm du sol sont de 74 mm pour luki, 37 mm pour sani-imilla et de 20 mm pour ocucuri. Les évolutions des profils hydriques entre le début et la fin de la période sèche (fig. 3) indiquent une extraction plus importante et plus profonde de l'eau du sol pour luki et plus superficielle pour sani-imilla, en accord avec les profondeurs racinaires observées (42 à 50 cm pour luki et 30 à 40 cm pour sani-imilla) et confirment les résultats d'études antérieures sur ces *Solanum* (Vacher *et al.*, 1992 ; Vacher et Garcia, 1992). La profondeur racinaire d'ocucuri de 45 à 55 cm (enracinement profond bien connu des paysans) ne correspond pas dans notre expérimentation à une extraction globale plus importante de l'eau du sol.

## Les potentiels hydriques foliaires

Les mesures de potentiel hydrique foliaire ont une précision d'environ 0,1 MPa ; l'analyse de covariance des potentiels de base (pfb) et des potentiels minimum (pfmin) mesurés nous indique que le facteur espèce est significatif au seuil de 1 %. La figure 4 représente les variations du pfb et du pfmin durant l'expérimentation pour les trois *Solanum* étudiées.

Le potentiel de base correspond au potentiel hydrique foliaire mesuré en fin de nuit, il est en relation avec l'état hydrique du sol exploré par les racines (Ritchie et Hinckley, 1975 ; Katerji et Hallaire, 1984). Pour les trois *Solanum* le pfb montre une évolution générale semblable : après une certaine stabilité constatée au début de l'expérimentation, les pfb diminuent régulièrement et nettement, de -0,3 MPa à moins de -0,75 MPa. Cette variation traduit bien l'augmentation du déficit hydrique en particulier à la fin de l'essai. Des différences de potentiels existent cependant entre les espèces. Ocucuri présente pendant l'expérimentation un pfb supérieur aux deux autres espèces, cet écart s'accroissant en fin de l'essai. Sani-imilla, au contraire, se caractérise par les pfb les plus négatifs, en particulier lorsque la sécheresse s'intensifie, luki

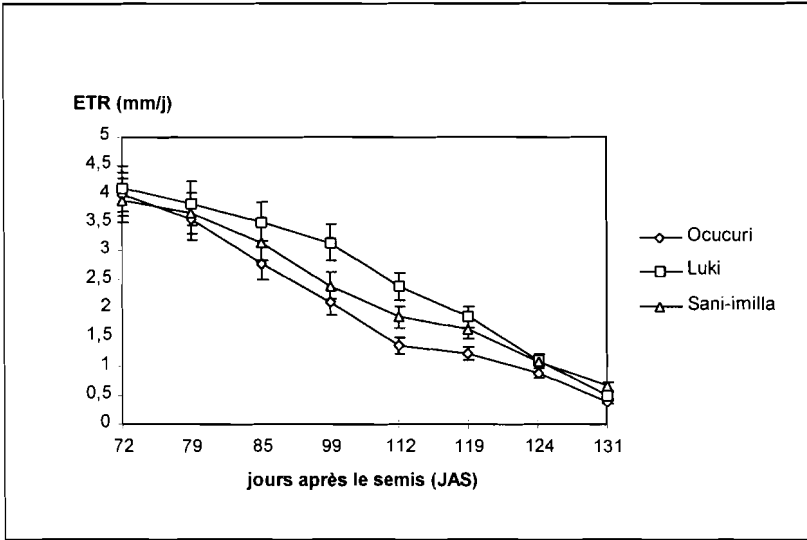


Figure 2 — Evolution (avec l'écart-type) de la consommation en eau (ETR) de trois *Solanum* lors d'une sécheresse sur l'altiplano bolivien.

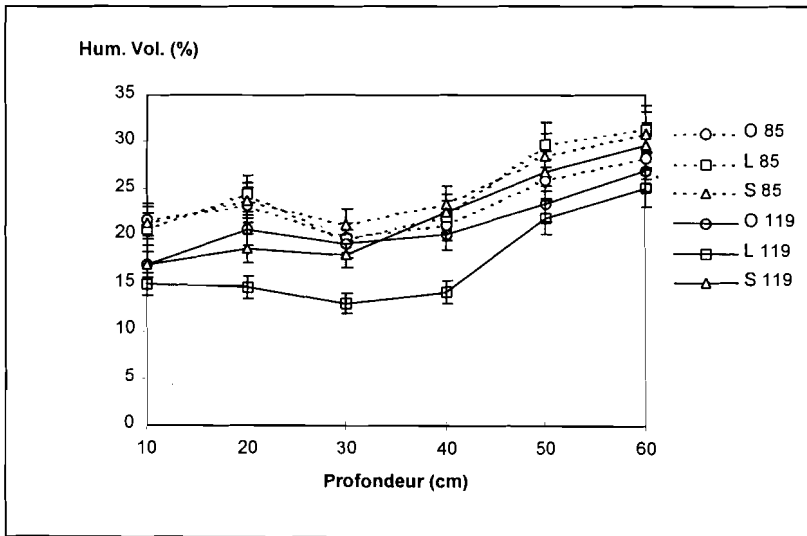


Figure 3 — Evolution des profils hydriques (avec l'écart-type) entre le 85 et le 119 jours après le semis (JAS) de trois *Solanum* (O = Ocucuri, L = Luki, S = Sani-imilla) lors d'une sécheresse sur l'altiplano bolivien.

ayant une position intermédiaire. Ces résultats sont en accord avec l'allure des profils hydriques et les profondeurs racinaires observées.

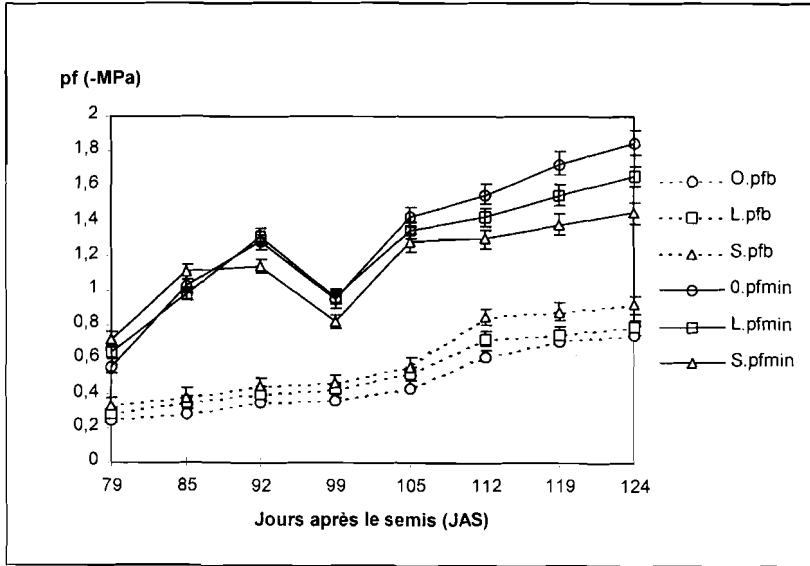


Figure 4 — Evolution (avec l'écart-type) du potentiel de base (pfb) et du potentiel minimum (pfin) de trois *Solanum* (O = Ocucuri, L = Luki, S = Sani-imilla) lors d'une sécheresse sur l'altiplano bolivien.

Les potentiels minimum (pfin) correspondent aux mesures effectuées au maximum de la demande évaporative, généralement entre 12 h et 14 h. Ils présentent pour les trois espèces une nette diminution avec la sécheresse (fig. 4) et suivent ainsi la baisse du pfb. Cette évolution générale présente cependant une importante variation. En effet, le pfin augmente nettement entre le 92 et le 99 JAS (de 0,28 à 0,35 MPa) alors que la sécheresse s'intensifie ; cet écart paraît être associé au faible rayonnement solaire le 99 JAS (tabl. 1), surtout à partir de la mi-journée avec des PAR de  $300 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$ , au lieu de  $1500$  à  $2000 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  les autres jours de mesure (les valeurs des PAR sont données par l'appareil ADC lors des mesures des échanges gazeux). Lorsque la sécheresse s'accroît des différences apparaissent entre les *Solanum*. Ocucuri présente les pfin les plus négatifs ; ils deviennent rapidement inférieurs à  $-1,40$  MPa et atteignent en fin d'expérimentation une valeur minimale de  $-2,00$  MPa pour une moyenne de  $-1,85$  MPa ; la diminution moyenne totale du pfin durant l'expérimentation est de  $1,35$  MPa. Luki montre un comportement assez proche d'ocucuri avec une moyenne de pfin de  $-1,70$  MPa en fin d'essai, une valeur minimale de  $-1,90$  MPa et une



diminution moyenne de 1,15 MPa. Sani-imilla se caractérise au contraire par des  $p_{\text{fmin}}$  plus élevés avec un seuil de -1,45 MPa et une diminution moyenne durant l'essai de 0,95 MPa.

### *La conductance stomatique*

Les évolutions des conductances stomatiques moyennes ( $g_s$ ) sont représentées par la figure 5 ; les valeurs de  $g_s$  correspondent à la moyenne des mesures effectuées à 10 h et 14 h. L'analyse de covariance de  $g_s$  nous indique que le facteur espèce est significatif au seuil de 5 %. Avec la sécheresse la conductance diminue très fortement de 0,5 cm/s à 0,1 cm/s ; cette fermeture stomatique présente cependant des dynamiques différentes selon les espèces. Dès le début du dessèchement les conductances d'ocucuri et de sani-imilla montrent une importante diminution (amplifiée par les nuages) ; celle-ci se poursuit jusqu'à la fin de l'essai mais devient bien plus prononcée pour ocucuri que pour sani-imilla qui montre en fin d'essai une relative constance. Luki se différencie très nettement par des valeurs plus élevées de  $g_s$  et une stabilité de cette dernière lors des premières semaines de sécheresse ; cette moindre sensibilité au déficit hydrique lui permet de maintenir pendant plus de deux semaines une conductance très supérieure à ocucuri et sani-imilla ; puis avec l'intensification du déficit hydrique, la conductance diminue très fortement et devient égale à celle de sani-imilla. De nombreux auteurs et notamment Jones (1983), Willmer (1983) et Schultze *et al.* (1987) ont montré l'influence de la lumière, de la température, du déficit de vapeur d'eau de l'air, du potentiel hydrique foliaire et de l'état hydrique du sol sur la conductance stomatique. Dans nos conditions expérimentales d'une sécheresse marquée et d'une faible ou irrégulière variation des autres variables du climat (tabl. 1), seuls  $p_{\text{fb}}$  et  $p_{\text{fmin}}$  présentent des évolutions proches de  $g_s$  ; les coefficients de détermination sont de l'ordre de 0,60 pour  $p_{\text{fmin}}$  et de 0,85 pour  $p_{\text{fb}}$ . Les relations entre  $g_s$  et  $p_{\text{fb}}$  ont été précisées à partir de l'ajustement à des courbes de la forme  $g_s = m(p_{\text{fb}})^n$ . Des relations similaires ont été utilisées par Acherar *et al.* (1991) et par Fischer *et al.* (1981 in Jones (1983)) ; elles traduisent bien les seuils à partir desquels la conductance stomatique commence à diminuer très nettement. Les paramètres d'ajustement et les coefficients de détermination sont contenus dans le tableau 2.

En utilisant ces équations nous avons pu déterminer les  $p_{\text{fb}}$  qui correspondent à une réduction de 50 % de  $g_s$ . Pour ocucuri ce seuil est atteint dès que le  $p_{\text{fb}}$  devient inférieur à -0,45 MPa (soit une date proche du 97 JAS), il est de -0,55 MPa pour sani-imilla (107 JAS) et de -0,70 MPa pour luki (113 JAS).

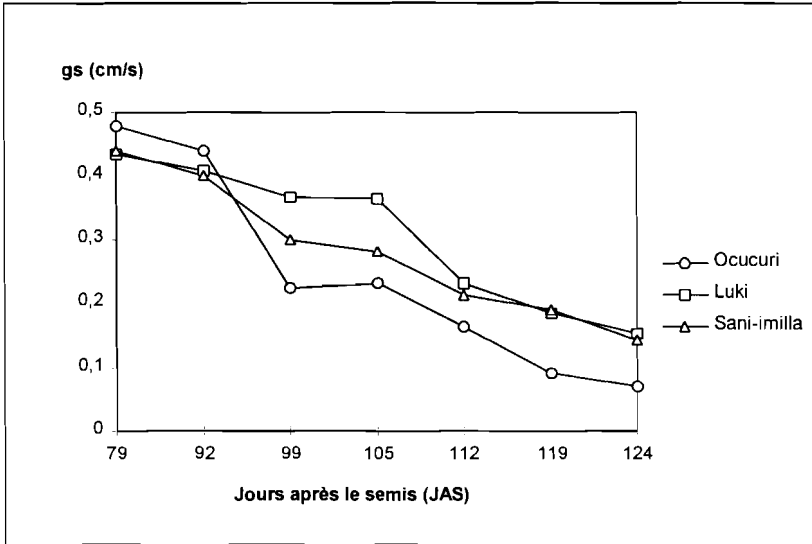


Figure 5 — Evolution de la conductance stomatique moyenne (gs) de trois *Solanum* lors d'une sécheresse sur l'altiplano bolivien.

Tableau 2  
Equations et coefficients de détermination entre la conductance stomatique moyenne (gs) et le potentiel foliaire de base (pfb) pour trois *Solanum* sur l'altiplano bolivien

Espèces	Equations	Coeff. de détermination
<i>S. curtilobum</i> var. ocucuri	$gs = 1,99 \text{ pfb}^{-1,44}$	$r^2 = 0,88$
<i>S. juzepczukii</i> var. luki	$gs = 0,43 \text{ pfb}^{-1,02}$	$r^2 = 0,83$
<i>S. tuberosum</i> var. sani-imil.	$gs = 1,2 \text{ pfb}^{-0,88}$	$r^2 = 0,86$

### Les échanges gazeux (transpiration et photosynthèse)

Les évolutions de la transpiration ( $Tr$ ) et de la photosynthèse ( $Pn$ ) foliaires sont représentées par les figures 6 et 7 ; les valeurs correspondent à la moyenne des mesures effectuées à 10 h et 14 h. En accord avec les résultats obtenus pour  $gs$ ,  $Tr$  et  $Pn$  diminuent très fortement pendant l'expérimentation ( $Tr$  et  $Pn$  sont réduits de plus des deux tiers). Pour  $Tr$ , les différences entre les *Solanum* suivent précisément celles que nous avons observées pour  $gs$ . Ocucuri et sani-imilla réduisent très rapidement et très intensément les pertes en eau, dès le début de la sécheresse. Cette forte diminution de  $Tr$  se poursuit pour ocucuri qui présente à partir du 110 JAS des  $Tr$  inférieures à

1 mmol/m<sup>2</sup>/s, alors que pour *sani-imilla* elle devient alors plus faible (*Tr* reste toujours supérieure à 2,5 mmol/m<sup>2</sup>/s). *Luki* se différencie très nettement par des valeurs de *Tr* élevées pendant les 30 premiers jours de la période sèche, les écarts avec les autres *Solanum* sont de 1 à 1,5 mmol/m<sup>2</sup>/s, puis avec l'intensification du déficit hydrique *luki* réduit alors très nettement sa transpiration (de 50 %) et rejoint les taux observés pour *sani-imilla*.

L'allure des courbes d'évolution de la photosynthèse traduit de manière comparable l'influence de la sécheresse. Cette importante diminution est en accord avec la fermeture stomatique et, par suite, la transpiration. Les différents comportements entre espèces sont du même type que ceux décrits pour la transpiration. La sensibilité de la photosynthèse d'*ocucuri* à la sécheresse se traduit par la rapidité et l'amplitude de la réduction du taux d'assimilation de CO<sub>2</sub>, de 6 à 3 μmol/m<sup>2</sup>/s les 20 premiers jours, pour atteindre les dernières semaines de l'essai des valeurs moyennes proches de 1 μmol/m<sup>2</sup>/s. *Luki*, au contraire, comme pour *Tr*, présente des taux élevés de *Pn* pendant les quatre premières semaines de l'essai ; les valeurs moyennes de *Pn* restent proches de 5 μmol/m<sup>2</sup>/s jusqu'au 105 JAS ; elles diminuent fortement après, pour atteindre 3 μmol/m<sup>2</sup>/s. *Sani-imilla*, comme *ocucuri*, réduit fortement sa photosynthèse dès le début de la sécheresse, mais ensuite cette diminution devient plus faible.

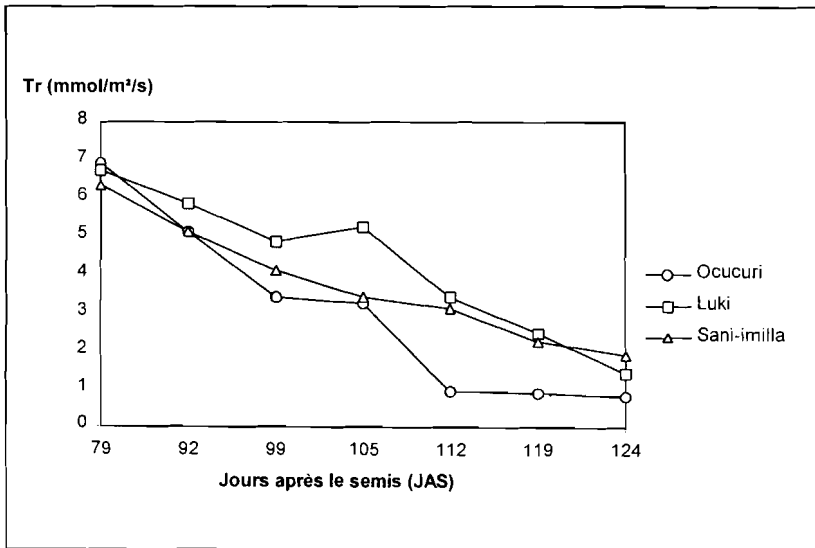


Figure 6 — Evolution de la transpiration moyenne (*Tr*) de trois *Solanum* lors d'une sécheresse sur l'altiplano bolivien.

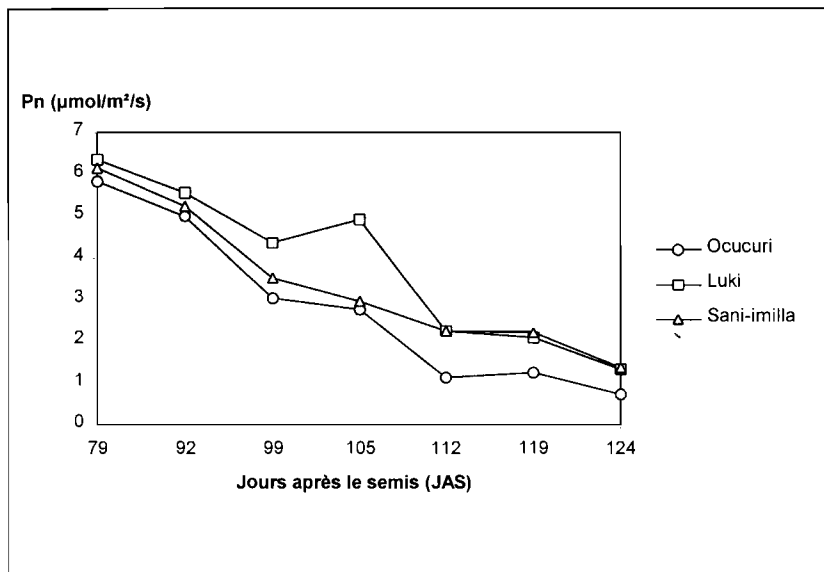


Figure 7 — Evolution de la photosynthèse moyenne (Pn) de trois *Solanum* lors d'une sécheresse sur l'altiplano bolivien.

La photosynthèse présente une relation étroite avec le potentiel de base, les coefficients de détermination ( $r^2$ ) des équations de la forme utilisée précédemment ( $Pn = m(pfb)^{-n}$ ) sont de 0,94 pour ocucuri, 0,90 pour luki et 0,81 pour sani-imilla. Les relations entre Pn et  $g_s$  sont de même hautement significatives puisque les mêmes types d'équations présentent des coefficients de détermination de 0,93 pour luki, 0,94 pour sani-imilla et 0,82 pour ocucuri.

### Les rendements agricoles

Les rendements agricoles obtenus sur les parcelles expérimentales (tabl. 3) sont faibles, ils soulignent l'intensité de la sécheresse lors des deux derniers mois de la culture. Luki présente les rendements les plus élevés et ocucuri les plus bas en accord avec les taux de Pn. Les écarts sont amplifiés pour les rendements en matière sèche ; ceci est particulièrement important pour l'agriculteur car toute la récolte de luki, d'ocucuri et une partie de sani-imilla seront transformées sous une forme déshydratée (chuño). Le nombre de tubercules pour luki est très élevé (16) ; il est très largement supérieur à celui de sani-imilla (6) et à celui d'ocucuri ; il peut correspondre à la meilleure alimentation hydrique de la culture pendant la phase tubérisation mais aussi aux caractéristiques génétiques des *S. juzepczukii*.

Tableau 3  
Rendements (kg/ha et kg MS/ha) et nombre moyen de tubercules par plante  
pour trois *Solanum* lors d'une sécheresse sur l'altiplano bolivien

Espèces	Rendements (kg/ha)	Rendements (matière sèche kg/ha)*	Nombre moyen de tubercules par plante
<i>S. curtilobum</i> , var. <i>ocucuri</i>	3 750	1 050	4
<i>S. juzepczukii</i> , var. <i>luki</i>	5 200	1 560	16
<i>S. tuberosum</i> , var. <i>sani-imilla</i>	4 450	890	6

\* établis à partir des résultats de Ortega (1992)

## Discussion et conclusion

Lors de l'expérimentation, en culture de plein champ et en conditions climatiques naturelles, les pommes de terre ont été soumises à un très important déficit hydrique en particulier pendant les deux derniers mois du cycle de la culture. Face à cette longue et intense sécheresse les trois *Solanum* ont montré des réponses hydriques et photosynthétiques différentes.

### *La consommation en eau, l'absorption racinaire et les potentiels foliaires*

L'évolution de la consommation en eau traduit clairement l'impact de la sécheresse sur la diminution des transferts hydriques par la culture. Une réduction marquée de l'ETR a été rapidement observée pour *ocucuri* et *sani-imilla*, alors qu'elle est retardée de plus de deux semaines et reste plus limitée pour *luki* ; ces évolutions sont corroborées par les taux de transpiration foliaire. Les variations du stock d'eau dans le sol, l'allure des profils hydriques, les profondeurs racinaires mesurées à la fin de l'expérimentation et l'évolution des potentiels de base indiquent une extraction hydrique plus intense et plus profonde dans le sol pour *luki* (74 mm), plus réduite (20 mm) pour *ocucuri* et plus superficielle (37 mm) pour *sani-imilla*. Ces résultats sont en accord avec des premières études sur *luki* (Vacher *et al.*, 1991) et avec les travaux sur des variétés de *S. tuberosum* soulignant le rôle essentiel du système racinaire superficiel de cette espèce dans sa sensibilité à la sécheresse (Beukena et Van Der Zaag, 1979 ; Van Loon, 1986 ; Abdur Rab *et al.*, 1990). *Ocucuri* malgré un système racinaire bien développé extrait relativement peu d'eau du sol dans les conditions de sécheresse intense et longue de l'expérimentation. L'importante profondeur racinaire de cette *Solanum* a été

observée dans d'autres zones altiplaniques plus pluvieuses (Canahua et Murillo, 1992) ; elle semble répondre plus à un caractère génétique qu'à un caractère adaptatif. Ces résultats au niveau du compartiment sol concordent avec les évolutions des potentiels de base dont les variations correspondent aux variations de l'eau dans le sol exploré par les racines ; des relations linéaires entre le pfb et l'humidité du sol sur les 60 premiers cm ont pu être établies pour les trois *Solanum* sur ce site expérimental avec des coefficients de détermination de 0,78, 0,83 et 0,75 (Del Castillo, 1995) ; des résultats semblables ont déjà été démontrés pour différentes cultures (Maertens et Blanchet, 1981 ; Brisson *et al.*, 1994). La présence, dans nos parcelles, d'un horizon argileux très compact et imperméable à faible profondeur rend plausible, selon les travaux de Tardieu *et al.* (1990), l'assimilation de notre compartiment sol à un système semi-fermé pour lequel le pfb reste très lié au potentiel moyen du sol dans la zone enracinée. L'extraction plus importante de l'eau du sol s'accompagne pour luki d'une meilleure exploration racinaire du sol mais aussi d'une importante amplitude journalière du potentiel foliaire ; cette amplitude atteint des valeurs de 0,9 MPa lorsque la sécheresse devient très intense, alors qu'elle se réduit à 0,5 MPa pour sani-imilla. Ocucuri présente, comme luki, une très importante diminution des pfin qui atteignent en fin d'expérimentation -2 MPa. Les pommes de terre amères se caractérisent donc dans notre étude par une plus grande capacité à baisser leur potentiel hydrique foliaire. Ces résultats confirment des premières données sur *S. juzepczukii* (Vacher *et al.*, 1992 ; Quadu, 1995) et sont conformes aux études réalisées sur l'évolution du potentiel hydrique foliaire pour d'autres *S. tuberosum* (Coleman, 1986 ; Katerji *et al.*, 1988 ; Levy, 1992). Les relations linéaires observées par Jeffries et Mackerron (1987) et Vos et Groewold (1989), pour différentes variétés de pomme de terre, entre le potentiel osmotique et le potentiel hydrique foliaire, lorsque ce dernier devient inférieur à -0,9 MPa, nous conduisent à la déduction d'une meilleure capacité d'ajustement osmotique sur le long terme pour *S. curtilobum* et *S. juzepczukii* que pour *S. tuberosum*.

### *Le contrôle stomatique et la réduction des échanges gazeux*

Avant d'analyser les évolutions de la conductance stomatique et des échanges gazeux nous aborderons rapidement l'influence possible de l'altitude sur le fonctionnement des plantes. La diminution de la pression atmosphérique avec l'altitude entraîne une diminution de la pression partielle de CO<sub>2</sub> et, selon la loi de Graham, une augmentation du coefficient de diffusion moléculaire des

gaz et donc de la conductance stomatique (Jones, 1983). A l'altitude de 3 800 m, celle de notre site expérimental, la pression atmosphérique est de 65 kPa et induit donc une diminution de la pression de CO<sub>2</sub> d'un tiers et une augmentation du même ordre du coefficient de diffusion. Dans le cadre de notre expérimentation nous n'avons pas observé d'augmentation sensible de la conductance stomatique ; les valeurs de conductance maximale mesurées pour la *sani-imilla*, au début de l'expérimentation sans contrainte hydrique, sont du même ordre que celles citées dans d'autres études sur les *S. tuberosum* (Klar, 1981 ; Vos et Groenwold, 1989). Pour la photosynthèse, les taux maximaux mesurés sont supérieurs pour les trois espèces à 9,5  $\mu\text{mol/m}^2/\text{s}$ , ils ne sont pas nettement inférieurs à ceux cités par Klar (1981), Bodlander (1986) et Vos et Groenwold (1989) pour *S. tuberosum* et par Martinez et Maestri (1995) pour *S. juzepczukii*. Cette absence d'effets marqués de l'altitude sur la photosynthèse est en accord avec les observations sur *Rheum nobile* à 4 000 m (Terashima *et al.*, 1993), *Thypha latifolia* à 3 000 m (Mac Naughton *et al.*, 1974) et sur *Chenopodium quinoa* à 3 800 m (Vacher *et al.*, 1994). Terashima *et al.* (1995) démontre que pour la photosynthèse les faibles pressions partielles de CO<sub>2</sub> sont compensées par l'augmentation du coefficient de diffusion moléculaire et par la faible photorespiration. Selon Jones (1983), la baisse équivalente du taux d'O<sub>2</sub> qui limite donc les effets de respiration, et une haute capacité du mésophylle à photosynthétiser des plantes d'altitude favoriseraient le fonctionnement photosynthétique. La complexité des effets de l'altitude sur les changements climatiques, anatomiques et physiologiques ainsi que l'absence de références précises sur les *Solanum* étudiées ne permettent cependant pas de conclure nettement sur l'influence apparemment faible de l'altitude sur leurs fonctionnements hydrique et photosynthétique.

Avec la sécheresse, les trois *Solanum* étudiées présentent une diminution globale très importante de la conductance stomatique et des échanges gazeux. Cette décroissance est rapide et marquée pour *ocucuri* et *sani-imilla* qui réduisent  $g_s$  et  $Tr$  de moitié dès le début de la sécheresse, la fermeture des stomates devenant ensuite presque totale pour *ocucuri* dans les dernières semaines de l'expérimentation alors que cette baisse est bien plus modérée pour *sani-imilla*. En liaison avec la fermeture stomatique, *ocucuri* diminue rapidement et intensément la photosynthèse ; la réduction des pertes en eau se fait au détriment des gains en éléments carbonés. Pour *sani-imilla*, suite à une diminution de plus de 50 % de  $P_n$  au début de l'essai, les taux d'échanges de CO<sub>2</sub> restent relativement constants. Face à la sensibilité stomatique d'*ocucuri* et de *sani-imilla*, en particulier au début de la sécheresse, *luki* se caractérise par une nette tolérance stomatique ; les valeurs de  $g_s$  et de  $P_n$  restent élevées pendant plus de la moitié de l'expérimentation et bien supérieures à celles des

deux autres *Solanum* (de  $2 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  pour Pn). Des études sur la photosynthèse d'une variété de *S. juzepczukii* lors d'un stress hydrique (Martinez et Maestri, 1995 ; Tourneux, 1995) sont en accord avec ces premiers résultats et mettent en évidence le bon fonctionnement du photosystème 2. Tourneux (1995) observe de même pour luki une capacité à garder des teneurs relatives en eau des feuilles élevées (88 % pour luki et 70 % pour les variétés de *S. tuberosum*) lors d'un stress hydrique très marqué. Les relations étroites entre gs et Pfb et entre Pn et Pfb soulignent l'influence prédominante de l'état hydrique du sol sur la réduction des pertes en eau et l'importance du pfb comme variable déterminante du comportement hydrique et photosynthétique ; elles confirment la pertinence de l'utilisation du pfb (facilement mesurable) pour le suivi des cultures pendant une sécheresse (Katerji et Hallaire, 1984 ; Itier *et al.*, 1990 ; Brisson *et al.*, 1994). Des relations semblables ont été obtenues pour d'autres plantes dans des conditions de sécheresse édaphique très marquée (Pereira *et al.*, 1987 ; Acherar *et al.*, 1991). Ces résultats vont dans le sens d'une conductance stomatique contrôlée par un message issu des racines (Tardieu *et al.*, 1992). L'effet d'une très nette diminution du rayonnement solaire avec des valeurs inférieures à  $300 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  au début de la sécheresse a pu être observé ; il correspond aux valeurs seuils de 400 à  $500 \mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$  observées par Turner (1991) et Jones (1983).

### *Les réponses des trois Solanum face à la sécheresse*

Face à l'intense sécheresse qui a caractérisé notre essai, *S. curtilobum* var. ocucuri réduit très rapidement et amplement les pertes en eau par une diminution très marquée de la conductance stomatique et une baisse très importante du potentiel minimum. Selon les typologies de Turner (1986), Levitt (1980) et Jones (1983), le comportement hydrique et photosynthétique de l'ocucuri correspond à un évitement de la déshydratation basé sur une diminution très nette des pertes en eau par contrôle stomatique aux dépens de la photosynthèse. L'enroulement des feuilles très prononcé chez cette *Solanum* participe à la diminution importante de la transpiration. Les effets de la sécheresse, qui se sont traduits très tôt pour cette espèce, ont entraîné une baisse importante de rendement mais aussi du nombre de tubercules. La très forte sensibilité stomatique observée rend cette pomme de terre peu adaptée aux conditions de longues périodes sans pluie. Sur l'altiplano nord plus pluvieux, sur les sols profonds et plus humides de bas de versant où les *S. curtilobum* sont très cultivées, ou lors d'une année pluvieuse, les périodes sèches sont alors brèves et la fermeture stomatique réduite ; les rendements sont en moyenne élevés même en conditions très gélives. Les capacités d'abaissement



du potentiel hydrique foliaire, et en conséquence d'ajustement osmotique pourraient être associées à une résistance à des températures de  $-7\text{ }^{\circ}\text{C}$ .

*S. juzepczukii* var. *luki* montre une faible sensibilité stomatique à la sécheresse, les stomates restent longtemps ouverts et permettent donc de maintenir des taux élevés de photosynthèse à des potentiels de base et des potentiels hydriques foliaires fortement négatifs. Les pertes en eau conséquentes sont associées à une alimentation hydrique constante liée à une extraction importante de l'eau du sol permise par un système racinaire profond et actif. Ces caractéristiques correspondent à une tolérance à la sécheresse, basée sur une alimentation hydrique soutenue et une tolérance à la déshydratation. Les rendements obtenus ont été largement supérieurs aux autres *Solanum* (ils restent assez faibles en valeur absolue) et le nombre de tubercules demeure très élevé. Ces qualités expliquent la très large répartition de cette espèce sur l'altiplano central et sud — aux risques importants de sécheresse et/ou de gelées — et, dans l'espace agricole utilisé par un paysan, sur des parcelles aux sols superficiels et aux conditions gélives ; elles sont une garantie pour le paysan de l'altiplano d'une récolte assurée lors des années sèches et de fortes gelées.

La *S. tuberosum* ssp *andigena* var. *sani-imilla* présente un comportement plus spécifique avec une forte sensibilité à la sécheresse dès les premiers déficit hydrique (sensibilité liée en partie à un faible développement racinaire). Cette sensibilité se traduit par une fermeture stomatique rapide et une diminution du gradient journalier du potentiel hydrique foliaire ce qui entraîne une réduction importante des pertes en eau et de la photosynthèse. Puis avec l'augmentation du dessèchement, *sani-imilla* offre un comportement proche de celui de *luki* avec des stomates qui restent partiellement ouverts et une poursuite de la photosynthèse à des taux réduits pendant la tubérisation et la croissance des tubercules. Ces caractéristiques permettent, à cette *S. tuberosum* aux rendements élevés lorsque les pluies sont plus importantes (Rea, 1992), d'offrir une large gamme de réponses face à la diversité spatiale et temporelle des conditions de pluviosité et d'humidité du sol, ce qui correspond ainsi sa grande présence sur l'ensemble de l'altiplano dans des zones peu gélives.

Quelques caractéristiques du comportement hydrique et photosynthétique face à la sécheresse de variétés de trois principales espèces de *Solanum* cultivées sur l'altiplano ont pu être déterminées et leurs conditions d'utilisation par les paysans mieux comprises. Cependant des études complémentaires, en plein champ et en conditions naturelles, sont tout à fait nécessaires, d'une part, sur le système racinaire, sur la morphologie, le développement et la croissance de ces espèces sous contrainte hydrique — éléments dont l'importance pour la

résistance à la sécheresse de la pomme de terre a été démontrée par Jefferies et Mackerron (1987 ; 1989) et Quadu (1995) —, et d'autre part, sur la diversité variétale des espèces étudiées.

### Remerciements

Les auteurs remercient l'IBTA et le département de Bioclimatologie de l'Inra pour leurs collaborations technique et scientifique.

## Références bibliographiques

- ABDUR RAB M., OLSSON K.A., WILLATT S. T., 1990 – Resistance to water uptake by irrigated potatoes on a duplex soil. *Aust. J. Soil Res.*, 28 : 487-96.
- ACHERAR M., RAMBAL S., LEPART J., 1991 – Evolution du potentiel hydrique foliaire et de la conductance stomatique de quatre chênes méditerranéens lors d'une période de dessèchement. *Ann. Sci. For.*, 48 : 561-573.
- BEUKEMA H.P., VAN DER ZAAG D.E., 1979 – *Potato Improvement. Some factors and facts*. I.A.C. Wageningen, The Netherlands, 224 pages.
- BODLAENDER K.B.A., 1986 – Effects of drought on water use, photosynthesis and transpiration of potatoes. 1. Drought resistance and water use. *In : Potato research of tomorrow*. Pudoc, Wageningen, The Netherlands, pp. 36-43.
- BODLAENDER K.B.A., Van de Waart M., Marinus J., 1986 – Effects of drought on water use, photosynthesis and transpiration of potatoes. 2. Drought, photosynthesis and transpiration. *In : Potato research of tomorrow*. Pudoc, Wageningen, The Netherlands, pp. 44-54.
- BRISSON N., OLIOSO A., LHOTEL J.C., 1994 – *Utilisation d'indicateurs d'état hydrique des plantes pour la conduite de l'irrigation. Meilleure prise en compte de l'état hydrique de la plante et de ses besoins en eau dans les modèles dynamiques de culture*. Rapport final, Projet CCE, 13 pages.
- CANAHUA A., MURILLO P.C., 1992 – Agroecología de las papas amargas en Puno. *In : Vacher et Rea (éd.)*, pp. 57-76.
- COLEMAN W.K., 1986 – Water relations of the potato (*Solanum tuberosum* L.) cultivars Raritan and Shepody. *American Potato Journal*, 63 : 263-275.
- DEL CASTILLO C., 1995 – *Comportamiento hidrico y fotosintesis de variedades de papa amarga y dulce en el altiplano central*. Tesis de Grado, UMSA, La Paz, Bolivia, 165 pages.
- DE THUY E., 1995 – *Stratégies paysannes face aux risques climatiques sur l'altiplano bolivien*. Document de pré-thèse de Doctorat, 255 pages.
- DU PORTAL D., 1993 – *Etudes des gelées sur l'altiplano bolivien*. Mémoire de DAA-ENSAM, Montpellier, 40 pages.
- GARCIA M., 1991 – *Análisis del comportamiento hidrico de dos variedades de quinoa frente a la sequia*. Tesis de Grado. UMSA, La Paz, Bolivia, 152 pages.

- HAWKES J.K., HJERTING J.P., 1989 –  
*The Potatoes of Bolivia*. Oxford Science,  
England, 472 pages.
- ITIER B., KATERJI N., FLURA D.  
et FERREIRA I., 1990 –  
Relative evapotranspiration in relation to soil  
water deficit and predawn leaf water potential.  
Application to tomato crop. *Acta horticulturae*,  
278 : 101-111.
- JEFFERIES R.A., MACKERRON D.K.L., 1987 –  
Aspects of the physiological basis of cultivars  
differences in yield of potatoes under  
droughted and irrigated conditions. *Potato  
Research*, 30 : 201-217.
- JEFFERIES R.A.  
et MACKERRON D.K.L., 1989 –  
Radiation interception and growth of irrigated  
and droughted potato (*Solanum tuberosum*).  
*Field Crop Research*, 22 : 101-112.
- JONES H.G., 1983 –  
*Plants and microclimate. A quantitative  
approach to environmental plant physiology*.  
Cambridge University Press, Great Britain,  
323 pages.
- KATERJI N., HALLAIRE M., 1984 –  
Les grandeurs de référence utilisables dans  
l'étude de l'alimentation en eau des cultures.  
*Agronomie*, 4 : 999-1008.
- KATERJI N., HALLAIRE M.,  
MENOUX-BOYER Y., DURAND B., 1988 –  
Modèle dynamique de circulation de l'eau dans  
la plante : vérification sur une culture de  
pomme de terre dans la région parisienne. In :  
Calvet (éd.) : *Etudes sur les transferts d'eau  
dans le système sol-plante-atmosphère*. Inra,  
Paris, pp. 275-302.
- KLAR A.E., 1981 –  
Water and carbon dioxide flux in water-  
stressed potato plants. *Turrialba*, 31(4) :  
323-330.
- Le TACON Ph., VACHER J.J.  
et IMAÑA E., 1992 –  
Los riesgos de heladas en el altiplano  
boliviano. VII Congreso internacional sobre  
cultivos andinos. IBTA-CIID, Bolivia. Actes,  
pp. 287-291.
- LEVITT J., 1980 –  
*Responses of plants to environmental  
stresses*. Volume II, Water, Radiation, Salt  
and Others Stresses. Academic press, Inc,  
London, 607 pages.
- LEVY D., 1992 –  
Osmotic potential of potatoes subjected to a  
single cycle of water deficit. *Potato Research*,  
35 : 17-24.
- MAC NAUGHTON S.J., CAMPBELL R.S., FREYER  
R.A., MYLROIE J.E., RODLAND K.D., 1974 –  
Photosynthetic properties and root chilling  
responses of altitudinal ecotypes of *Typha  
latifolia* L. *Ecology*, 55 : 168-172.
- MAERTENS C., BLANCHET R., 1981 –  
Influence des caractères hydriques du milieu  
racinaire et aérien sur le potentiel de l'eau dans  
les feuilles de quelques types variétaux de soja  
et confrontation de leur comportement  
agronomique. *Agronomie*, 1(3) : 199-206.
- MARTIN M.A., BROWN J.H.  
et FERGUSON H., 1989 –  
Leaf water potential, relative water content and  
diffusive resistance as screening techniques  
for drought resistance in barley. *Agron. J.*,  
81 : 100-105.
- MARTINEZ C., MAESTRI M., 1995 –  
Drought and light stress tolerance in andean  
potato (*Solanum* spp.) species. In : *Inter  
Drought 95*. Proceedings, Inra, Montpellier,  
France, II 9.
- OCHOA C.M., 1990 –  
*The Potatoes of South America : Bolivia*.  
Cambridge University Press, England,  
512 pages.
- QUADU F., 1995 –  
*L'étude de la tolérance à la sécheresse chez la  
pomme de terre*. Mémoire de fin d'étude,  
Faculté des Sciences agronomiques. Louvain-  
la-Neuve, Belgique, 166 pages.
- REA J., 1992 –  
Vigencia de las papas nativas en Bolivia. In :  
Vacher et Rea (éd.), pp. 15-24.
- RITCHIE G.A., HINCKLEY T.M., 1975 –  
The pressure chamber as an instrument for  
ecological research. *Advanced Ecological  
Research*, 9 : 165-254.
- SCHULTZE E.D., TURNER N.C.,  
GOLLAN T., SHACKEL K.A. 1987 –  
Stomatal responses to air humidity and to soil  
drought. In : Zeiger, Farquhar and Cowan  
(éd.) : *Stomatal function*. Stanford University  
Press, California, pp 311-321.
- TAPIA M., 1990 –  
*Cultivos Andinos subexplotados*. FAO, Roma,  
Italia, 204 pages.

- TARDIEU N., KATERJI N.,  
et BETHENOD O., 1990 –  
Relations entre l'état hydrique du sol, le  
potentiel de base et d'autres indicateurs de la  
contrainte hydrique chez le maïs. *Agronomie*,  
10 (8) : 617-626.
- TARDIEU F., ZHANG J.,  
BETHENOD O., KATERJI N.,  
PALMER S., DAVIES W.J., 1992 –  
Xylem ABA controls the stomatal conductance  
of field-grown maize subjected to soil  
compaction or soil drying. *Plant, Cell,  
Environment*, 15 : 193-197.
- TERASHIMA I.,  
MASUZAWA T., OBHA, H., 1993 –  
Photosynthetic characteristics of a giant plant,  
*Rheum nobile* Hook. f. and some others alpine  
species measured at 4 300 m, in the Eastern  
Himalaya, Nepal. *Oecologia*, 95 : 194-201.
- TERASHIMA I., MASUZAWA T.,  
OBHA H., YOKOI Y., 1995 –  
Is photosynthesis suppressed at higher  
elevations due to low CO<sub>2</sub> pressure ? *Ecology*,  
76 (8) : 2663-2668
- TOURNEUX Ch., 1995 –  
*Résultats de physiologie de l'expérimentation  
1994/1995. Rapport interne. Orstom-Proinpa,  
Cochabamba, Bolivie. 20 pages.*
- TURNER N.C., 1986 –  
Adaptation to water deficit : A Changing  
Perspective. *Aust. Plant. Physiol.*, 13 :  
175-190.
- TURNER N.C., 1991 –  
Measurement and influence of environmental  
and plant factors on stomatal conductance in  
the field. *Agric. For. Meteorol.*, 54 : 137-144.
- TURNER J.E., BEGG J.E., 1978 –  
Responses of pasture plants to water deficits.  
*In : Wilson J.R. (éd.) : Plants Relations in  
Pastures. CSIRO, Melbourne, pp. 50-66.*
- Vacher J.J., Imaña E., 1987 –  
*Los riesgos climáticos en el altiplano boliviano.*  
OMM-SENAMHI-Orstom, Bolivia, 30 pages.
- VACHER J.J., FELLMAN Th.,  
MALDONADO R., MENDEZ A., 1992 –  
Estudio comparativo de la evapotranspiración  
real (ETR) de la papa dulce y de la papa  
amarga con diferentes labranzas. VII  
Congreso internacional sobre Cultivos andinos.  
IBTA-CIDD, Bolivia. Actes, pp 145-153.
- VACHER J.J., GARCIA M., 1992 –  
Uso consuntivo y comportamiento hídrico de  
la papa amarga y de la papa dulce en el  
altiplano boliviano. *In : Vacher et Rea (éd.)*,  
pp. 69-76.
- VACHER J.J. et REA (éd.), 1991 –  
*La papa amarga.* Orstom, La Paz, Bolivia.
- VACHER J.J., DIZES J.  
et ESPINDOLA G., 1994 –  
Comportamiento hídrico de la quinoa frente a  
la sequía. *Agrosur*, 2 : 20-21.
- VALLENAS M., 1992 –  
Procesamiento de la papa amarga en la zona  
sur del Perú. Elaboración del Chuño y de la  
tunta. *In : Vacher et Rea (éd.)*, pp. 93-104.
- VAN LOON C.D., 1986 –  
Drought a major constraint in potato production  
and possibilities for screening for drought  
resistance. *In : Potato research of tomorrow.*  
Pudoc, Wageningen, The Netherlands,  
pp.5-16.
- VOS J., 1986 –  
Research on water relations and stomatal  
conductance in potatoes. *In : Potato research of  
tomorrow.* Pudoc, Wageningen, The  
Netherlands, pp.17-35
- VOS J., GROENWOLD J., 1989 –  
Characteristics of photosynthesis and  
conductance of potato canopies and the  
effects of cultivar and transient drought. *Field  
Crops Res.*, 20 : 237-250.
- WILCOX D.A., ASHLEY R.A., 1982 –  
The potential use of plant physiological  
responses to water stress as an indication of  
varietal sensitivity to drought in four potato  
(*Solanum tuberosum*) varieties. *Am. Potato. J.*,  
59 : 533-545.
- WILLMER C.M., 1983 –  
*Stomata.* Longman, London, England,  
165 pages.