

***FONCTIONNEMENT DE
L'APPAREIL
PHOTOSYNTHETIQUE CHEZ
LE MANIOC EN CONDITION
DE DISPONIBILITE EN EAU
DU SOL LIMITANTE***

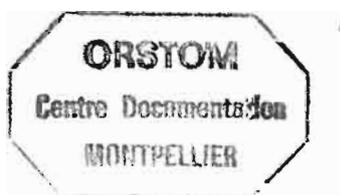
Rapport de stage

ORSTOM. Centre de Montpellier
911, avenue Agropolis
34032 Montpellier

n° JUL. 1997

rev. Fo. A* 4342
He 77.12.1

076
PHYB1002
LLO



REMERCIEMENTS

Les travaux présentés dans ce rapport de stage ont été réalisés au Laboratoire de Lutte contre les Insectes Nuisibles du Centre ORSTOM de Montpellier.

Je tiens à remercier Monsieur P.A. CALATAYUD, Chargé de Recherche au Laboratoire de Lutte contre les ravageurs des plantes cultivées tropicales, pour son accueil au sein du laboratoire, son aide et le suivi de mes travaux.

Je remercie vivement Monsieur T. LAMAZE, Professeur au Laboratoire de Biochimie et Physiologie végétales de l'Université Paul Sabatier de Toulouse, pour son aide, ses conseils et pour avoir eu la gentillesse d'examiner ce travail.

Je remercie également Monsieur J.F. BOIS, Chargé de Recherche ORSTOM détaché au CIRAD, pour nous avoir prêté le matériel de fluorescence, ainsi que pour son aide et les conseils qu'il m'a apportés.

Je remercie Mesdames M. DAUZAT et C. CONJEAUD, de l'INRA-ENSAM Montpellier, pour leurs contributions aux mesures des activités photosynthétiques (LI-COR).

Je remercie Monsieur L. GOMA, technicien serriste, pour son aide et les informations qu'il m'a apportées.

Je tiens également à remercier Monsieur P. GUILLET, Directeur de Recherche, Responsable du Laboratoire de Lutte contre les Insectes Nuisibles, pour son accueil au sein du laboratoire.

SOMMAIRE

| | |
|--|-----------|
| Introduction..... | 1 |
| Présentation de la structure d'accueil..... | 1 |
| 1. L'ORSTOM..... | 1 |
| 2. Le centre de Montpellier..... | 1 |
| 3. Laboratoire de lutte contre les insectes nuisibles (L.I.N.)..... | 1 |
| Le manioc..... | 2 |
| 1. Généralités..... | 2 |
| Présentation du sujet..... | 4 |
| Nos objectifs..... | 5 |
| | |
| Matériel et méthodes..... | 7 |
| Matériel végétal..... | 7 |
| Application du déficit hydrique..... | 7 |
| | |
| Caractérisation de l'état hydrique du manioc en condition de disponibilité en eau du sol limitante..... | 9 |
| Introduction..... | 9 |
| 1. Paramètres morphologiques..... | 9 |
| 2. Conductance stomatique..... | 9 |
| 3. Le contenu en eau..... | 10 |
| 4. Le potentiel hydrique foliaire..... | 10 |
| Méthodes..... | 11 |
| 1. Paramètres morphologiques..... | 11 |
| 2. Conductance stomatique..... | 11 |
| 3. Le contenu en eau..... | 12 |
| 4. Potentiel hydrique foliaire..... | 12 |
| 5. Traitements statistiques..... | 12 |
| Résultats et discussion..... | 13 |
| 1. Paramètres morphologiques..... | 13 |
| 2. Conductance stomatique..... | 13 |
| 3. Potentiel hydrique et RWC..... | 14 |
| Conclusions..... | 14 |
| | |
| Fonctionnement du PSII en condition de disponibilité en eau du sol limitante..... | 16 |
| Introduction..... | 16 |
| Méthode..... | 16 |
| 1. Mesure de la fluorescence..... | 16 |
| 2. Dosage des chlorophylles..... | 18 |
| 3. Mesure des activités photosynthétiques..... | 19 |
| a. Photosynthèse maximale..... | 19 |
| b. Photosynthèse nette..... | 19 |
| Résultats et discussion..... | 19 |
| Conclusions..... | 21 |
| | |
| Conclusions et perspectives..... | 22 |
| | |
| Références bibliographiques..... | 23 |

Annexe.....27

INTRODUCTION

PRESENTATION DE LA STRUCTURE D'ACCUEIL

1. L'ORSTOM

L'ORSTOM, l'institut français de recherche scientifique pour le développement en coopération, est un établissement public à caractère scientifique et technologique placé sous la tutelle du ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche et du ministère de la Coopération, dont la vocation est de contribuer au développement des pays du sud à travers une politique de partenariat, de valorisation et transfert des résultats de ses recherches, ainsi que la diffusion de l'information scientifique et technique. L'ORSTOM a un budget d'environ 1 milliard de FF, son effectif est de 2500 personnes dont 1500 chercheurs, ingénieurs et techniciens travaillant dans 165 structures réparties dans 44 pays (y compris la France).

2. Le centre de Montpellier

Inauguré en décembre 1988, le centre de Montpellier est la plus récente des trois bases scientifiques de l'Orstom en France. Il représente à la fois une opération de décentralisation dans le cadre de la politique contractuelle entre l'État et les collectivités territoriales, et un outil adapté aux nouvelles structures et à l'élargissement des missions confiées à l'Institut.

Au 5^e rang des régions françaises par ses effectifs en recherche publique, le Languedoc-Roussillon regroupe un vaste champ d'activités scientifiques réalisées par 8 organismes de recherche, 7 grandes écoles, 4 universités héritières de l'une des plus anciennes de France. Les sciences de la vie, de façon originale, représentent la thématique prédominante de cet ensemble avec près de la moitié du dispositif régional de recherche. Le profil scientifique du centre est donc plus que conforme à cette spécificité avec 56 % de son effectif scientifique relevant de ce secteur.

3. Laboratoire de lutte contre les insectes nuisibles (L.I.N.)

Le stage a été effectué au sein du Laboratoire de lutte contre les insectes nuisibles (LIN), dont le responsable est Pierre Guillet. Ce laboratoire se situe au Parc scientifique d'Agropolis.

Les thèmes de recherche abordés sont les suivants :

- * relations plantes / insectes ravageurs, et notamment influence du stress hydrique sur la physiologie du manioc et de sa cochenille,
- * résistance des vecteurs de maladies parasitaires aux insecticides,
- * structure des populations de moustiques en relation avec la résistance aux insecticides et les stratégies de lutte.

Les méthodes et les techniques utilisées sont les suivantes :

- * analyse de la composition biochimique de la sève du manioc, étude de l'activité photosynthétique, attraction cochenille / manioc et comportement du parasitoïde de la cochenille,
- * essais biologiques, mécanismes physiologiques et enzymatiques de la résistance aux insecticides, marqueurs enzymatiques ou moléculaires (ADN) pour l'étude des populations.

Lors de mon stage, j'ai travaillé avec l'équipe étudiant le premier thème de recherche mentionné ci-dessus.

LE MANIOC

1. Généralités

Le manioc (figure 1), *Manihot esculenta* Crantz, Dicotylédone de la famille des Euphorbiacées, est un arbuste de 1 à 5 mètres de hauteur, cultivé principalement en régions tropicales.

Toutes les espèces du genre *Manihot* sont originaires d'Amérique latine. Certaines d'entre elles ont été introduites en Afrique au 16ème siècle par les portugais (SILVESTRE & ARRAUDEAU, 1983) et plus récemment en Asie (BELLOTTI & KAWANO, 1980).

En Afrique, le manioc s'est rapidement intégré à la culture vivrière de base de près de 200 millions d'habitants. Il est cultivé dans 35 pays, du Sénégal au Malawi, et occupe près de 7,5 millions d'hectares. Les tubercules et les feuilles sont utilisés dans l'alimentation humaine.

2. Caractéristiques biologiques et physiologiques

Le manioc est une plante tubérisée. Ses feuilles palmées sont alternes et pédonculées (SILVESTRE & ARRAUDEAU, 1983).

La multiplication du manioc est couramment assurée par bouturage. La reproduction sexuée, de succès aléatoire, est uniquement utilisée pour l'obtention de nouveaux clones et



FIGURE 1 : Plant de manioc *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae)

l'amélioration de l'espèce (MEDARD, 1973). Dans le milieu paysan africain, le bouturage est la multiplication végétative la plus utilisée.

Quelques caractéristiques physiologiques du manioc rendent la plante adaptée à la sécheresse. En effet, en saison sèche, par manque d'eau, la plante réduit sa surface foliaire en se débarrassant des feuilles les plus vieilles. Les stomates se ferment, limitant également la déperdition d'eau (MEDARD, 1973, EL SHARKAWY & COCK, 1984, EL SHARKAWY *et al.*, 1984, COCK *et al.*, 1985, EL SHARKAWY & COCK, 1986).

Il est généralement admis, en physiologie végétale, que les plantes fixant le CO₂ sous forme d'acides en C₄ sont adaptées aux conditions de sécheresse. Chez le manioc, les tissus palissadiques de la couche supérieure de la feuille possèdent un mécanisme efficace de recyclage du CO₂ (EL SHARKAWY & COCK, 1990). Ces auteurs rapportent que le manioc synthétise des acides en C₄ en tant que produits primaires de la photosynthèse et a la propriété d'utiliser des taux de CO₂ très faibles, évitant ainsi une ouverture fréquente des stomates. Cependant, il ne possède pas une anatomie foliaire de type "Krantz" (caractéristique des plantes ayant un trajet photosynthétique de type C₄). EDWARD *et al.* (1990) observent, quant à eux, que le manioc possède également un trajet photosynthétique de type C₃. Un compromis pourrait conclure cette controverse, qui verrait certaines espèces fixer le carbone sous forme C₃ et d'autres sous forme C₄. Il est possible que le manioc soit en voie d'évolution vers un trajet photosynthétique du type C₄, ce qui expliquerait la présence de maniocs aux caractéristiques intermédiaires entre C₃ et C₄ (EL SHARKAWY & COCK, 1990). Quelques travaux relatent les modifications de l'activité photosynthétique du manioc en conditions de stress hydrique (EL SHARKAWY & COCK, 1984, EL SHARKAWY *et al.*, 1984, COCK *et al.*, 1985). Ils montrent une diminution de la photosynthèse chez les plantes soumises à un stress hydrique. En conséquence, lors de la saison sèche, le manioc peut, malgré son adaptation, présenter une diminution de son activité photosynthétique par manque d'eau. Ceci pourrait entraîner un ralentissement du métabolisme du végétal. Chez les plantes tubérifères, les composés organiques issus de la photosynthèse sont véhiculés par la sève phloémienne (sève descendante) des feuilles vers les tubercules. Ces composés sont ensuite polymérisés et stockés dans ces organes souterrains. Les tubercules constituent des organes de réserve en composés organiques, et ces composés sont disponibles et utilisés par la plante en cas de besoin. Ils permettraient notamment le maintien métabolique du manioc en saison sèche.

Les Euphorbiacées se caractérisent par la présence fréquente de vaisseaux laticifères au niveau des feuilles et des tiges. Le latex est un polymère polyisoprénique, libéré après blessure, qui est produit en plus ou moins grande quantité selon la plante. Mis à part un rôle protecteur contre l'attaque de ravageurs, qui lui a souvent été prêté mais aussi discuté (ARCHER, 1980), aucune fonction précise n'a pu lui être attribué avec rigueur. Néanmoins, PANCORO & HUGHES (1992) montrent que les vaisseaux laticifères du manioc véhiculent des enzymes hydrolytiques responsables de la cyanogénèse (voir plus loin dans le texte). Ainsi, le rôle potentiel de ce compartiment apparaît non négligeable dans la physiologie de défense de cette plante, notamment contre l'attaque de ravageurs.

La présence de composés cyanés constitue une autre caractéristique biochimique du manioc (quoique non générale aux Euphorbes). Ces composés sont présents dans les feuilles, les tiges et les tubercules (COOKE, 1978, COOKE, 1979, ARGUEDAS & COOKE, 1982, ARIHANTANA & BUCKLE, 1986, EZEALA & OKORO, 1986, PANCORO & HUGHES, 1992). Le groupement -CN est lié avec le D-glucose sous forme de glucosides cyanogéniques (CONN, 1980) : principalement la linamarine (BUTLER *et al.*, 1965). Lors d'une destruction des tissus de manioc, ceux-ci ont la propriété d'émettre de l'acide cyanhydrique (HCN). Cette propriété, appelée cyanogénèse, est rendue possible notamment par l'action d'une enzyme endogène (β -glucosidasique) : la linamarase (CONN, 1980). La cyanogénèse permettant l'apparition d'une molécule toxique constitue de ce fait un système de protection pour la plante vis-à-vis de ravageurs. Cependant, un tel rôle n'a pas été clairement démontré (HRUSKA, 1988).

PRESENTATION DU SUJET

Depuis les années 1970, une baisse moyenne de la production en tubercules est constatée en Afrique. Cette diminution pourrait s'expliquer en partie par la présence et la diffusion rapide de maladies (bactérioses, viroses) et de ravageurs (acariens, cochenilles), d'introduction récente sur le continent africain (HERREN, 1987), telle que la cochenille farineuse *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptera, Pseudococcidae) qui était jusqu'alors inconnue.

P. manihoti a été signalée pour la première fois sur le continent africain en 1973 au Congo (SILVESTRE, 1973) et au Zaïre (HAHN & WILLIAMS, 1973). Elle est considérée comme l'un des plus importants ravageurs du manioc. Originaire des zones tropicales d'Amérique du sud (Bolivie, Brésil et Paraguay, COX & WILLIAMS, 1981), elle est actuellement présente dans 25 pays appartenant à la zone de culture du manioc en Afrique (NEUENSCHWANDER & HERREN, 1988). Ses pullulations sont à l'origine de pertes de rendement en tubercules en Afrique intertropicale. Les premières études sur le modèle manioc/cochenille du manioc ont été entreprises à la fin des années 70. Elles ont d'abord porté sur la biologie et la dynamique des populations du ravageur. La cochenille, étroitement inféodée au genre *Manihot*, se reproduit par parthénogénèse thélytoque (ne donnant que des femelles) et est dotée d'un important pouvoir de multiplication (figure 2). La larve au premier stade est de loin la plus mobile (NWANZE, 1977). Elle est responsable de la colonisation des plants de manioc sein d'une parcelle (LE RÛ *et al.*, 1991), et se fixe préférentiellement sur les apex et les faces inférieures des jeunes feuilles. La colonisation des parcelles environnantes par les cochenilles est causée par le vent, mais aussi par le transport involontaire de boutures infestées de manioc par l'homme (LEUSCHNER, 1977; NWANZE, 1977).

P. manihoti se nourrit principalement de la sève phloémienne de sa plante hôte et

a



b

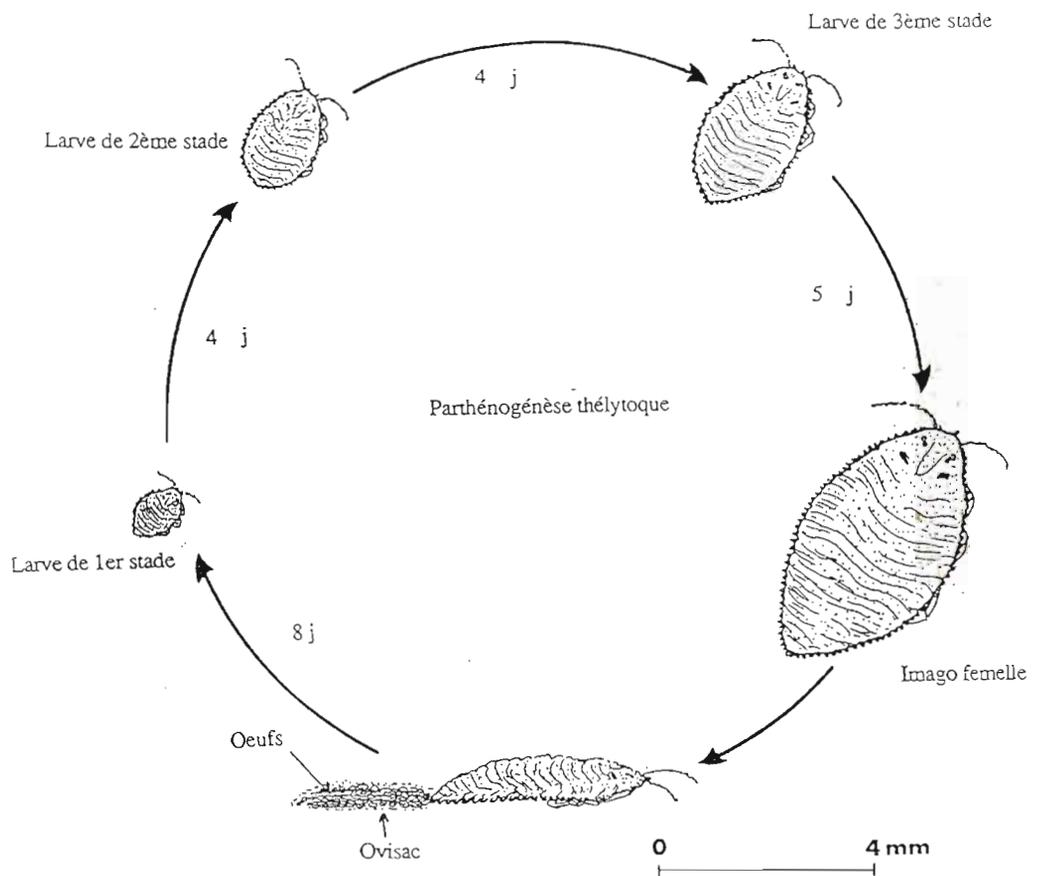


FIGURE 2 : a : Cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* Matile-Ferrero (Homoptera : Pseudococcidae)
b : Cycle de développement (Durée 22 jours, T : 25,9 °C).

peut entraîner un dessèchement de l'organe sur lequel elle est fixée.

Dans les conditions naturelles, le manioc au Congo n'est fortement infesté par la cochenille que pendant trois mois de l'année, en fin de saison sèche et début de saison des pluies (août, septembre et octobre). Des brutales variations d'effectifs sont observées lorsque des modifications des facteurs climatiques (température, ensoleillement, pluviométrie) induisent d'importantes modifications de la physiologie de la plante (ralentissement de la croissance du végétal, poussée de sève en fin de saison sèche-début de saison des pluies).

La sécheresse est la contrainte climatique principale portant sur la culture du manioc. Les sols de forêt et de savane (zones de culture du manioc en Afrique Centrale et de l'Ouest) présentent des disponibilités en eau différente. Cette disponibilité est variable selon la saison (saison sèche/saison des pluies) et apparaît plus importante en forêt qu'en savane durant la saison sèche.

Plusieurs études (au Congo et au Sénégal notamment) ont montré que les ravages par la cochenille sont plus fréquemment observés durant la saison sèche et en zone de savane. Ceci suggère fortement que les conditions de l'environnement provoquent, *via* des changements du métabolisme, des modifications temporaires de la résistance de la plante à la cochenille.

NOS OBJECTIFS

Dans le cadre de l'identification des mécanismes de défense du manioc à la cochenille et pour des raisons qui ont été évoquées précédemment, nous recherchons les répercussions d'un déficit hydrique sur le métabolisme carboné du manioc. Les données de la littérature sur la nature de l'accepteur primaire du carbone photo assimilé, chez le manioc, sont contradictoires et suggèrent qu'il pourrait être un intermédiaire C3-C4. La voie suivie par le carbone serait en partie déterminée par la contrainte hydrique subie par le végétal. Or, la fixation du dioxyde de carbone sous forme de composé à 3 carbones (photosynthèse C3) ou sous forme de composés à 4 carbones (photosynthèse C4) influence l'efficacité d'utilisation de l'eau. Les plantes de type C3 ont une efficacité inférieure aux plantes C4.

Une première approche menée au Laboratoire depuis 1994, consiste à caractériser d'éventuelles déviations de la photosynthèse du manioc induites par une baisse de la disponibilité en eau du sol. Une composante de ce travail dont il est rendu compte ici est l'étude du fonctionnement du photosystème II (PSII) en conditions de déficit hydrique.

Plusieurs travaux menés au CIAT (Colombie), ont montré que lorsque le manioc est soumis à un déficit hydrique, l'activité photosynthétique est diminuée et l'utilisation du pouvoir assimilateur est réduite. Il en résulte le risque que l'énergie lumineuse reçue par les antennes chloroplastiques soit en excès, ce qui correspondrait à une situation de

photoinhibition. Nous tentons par le biais du présent travail de répondre aux questions suivantes : Le manioc est-il en mesure d'éviter une telle situation ? Dans l'affirmative, quelle stratégie est mise en jeu ?

MATERIEL ET METHODES

Ce chapitre décrit le matériel végétal étudié et expose le protocole d'application du déficit hydrique utilisé.

MATERIEL VEGETAL

En Laboratoire, la multiplication rapide de manioc *in vitro* est maîtrisée et praticable sur des milieux simples sans apport hormonal. Cet outil performant permet d'assurer l'assainissement de plants de manioc, le stockage d'un grand nombre de clones sans encombrement et l'échange de matériel végétal sain.

Nous avons travaillé sur un clone de manioc *Manihot esculenta* en provenance du CIAT (Centre International d'Agronomie Tropicale, Colombie) appelés : CM 1585-13.

Nos plants sont multipliés *in vitro* (voir figures 3 et 4a). Ils sont ensuite sevrés en serre (voir figure 4b) dans des pots en tourbe (4,5 x 5 cm) stérilisés remplis de vermiculite et de sable stériles et imbibés d'une solution nutritive de Shive et Robbins (composition en annexe). Après un sevrage d'environ 15 jours, ils sont cultivés (figure 4c) sous serre dans des pots en plastique (16 x 19 cm) contenant 1/3 de sable et 2/3 de terreau Neuhaus N2 ¹. Un arrosage d'eau permutée est effectué trois fois par semaine et un apport d'engrais N/P/K (10/10/10) est réalisé tous les mois. Lors des cultures la température est en moyenne de 25 °C et l'humidité relative de 80%.

Des plants âgés de trois mois de culture sont utilisés pour nos expérimentations.

APPLICATION DU DEFICIT HYDRIQUE

Notre objectif est d'obtenir des conditions d'élevage des plantes en pot en conditions semi-contrôlées (serre) afin d'induire un stress hydrique progressif ne provoquant pas la mort du végétal de façon à obtenir un phénotype similaire à ce que l'on observe en saison sèche sur le terrain.

Avant l'application de la contrainte hydrique, dix plants sont transférés dans une serre où la température est de 30 °C ± 5 et l'humidité relative de 50 % ± 20. Lors de nos manipulations, les plants ont une taille moyenne de 97 ± 12 cm et un nombre de feuille moyen par plant de 19 ± 2 (moyenne ± déviation standard, n=10).

Suite à plusieurs manipulations préliminaires, nous avons retenu les conditions de culture suivantes pour l'application du stress :

Pendant 45 jours, cinq plants ont été arrosés trois fois par semaine de 80 ml d'eau

¹ Caractéristiques de ce terreau :
 -M. S. 25% en masse du produit brut
 -M.O. 20% en masse du produit brut
 -pH(H₂O) : 6,0 - 6,5
 -résistivité : 2200 ohm/cm
 -capacité de rétention d'eau : 500 - 600%.

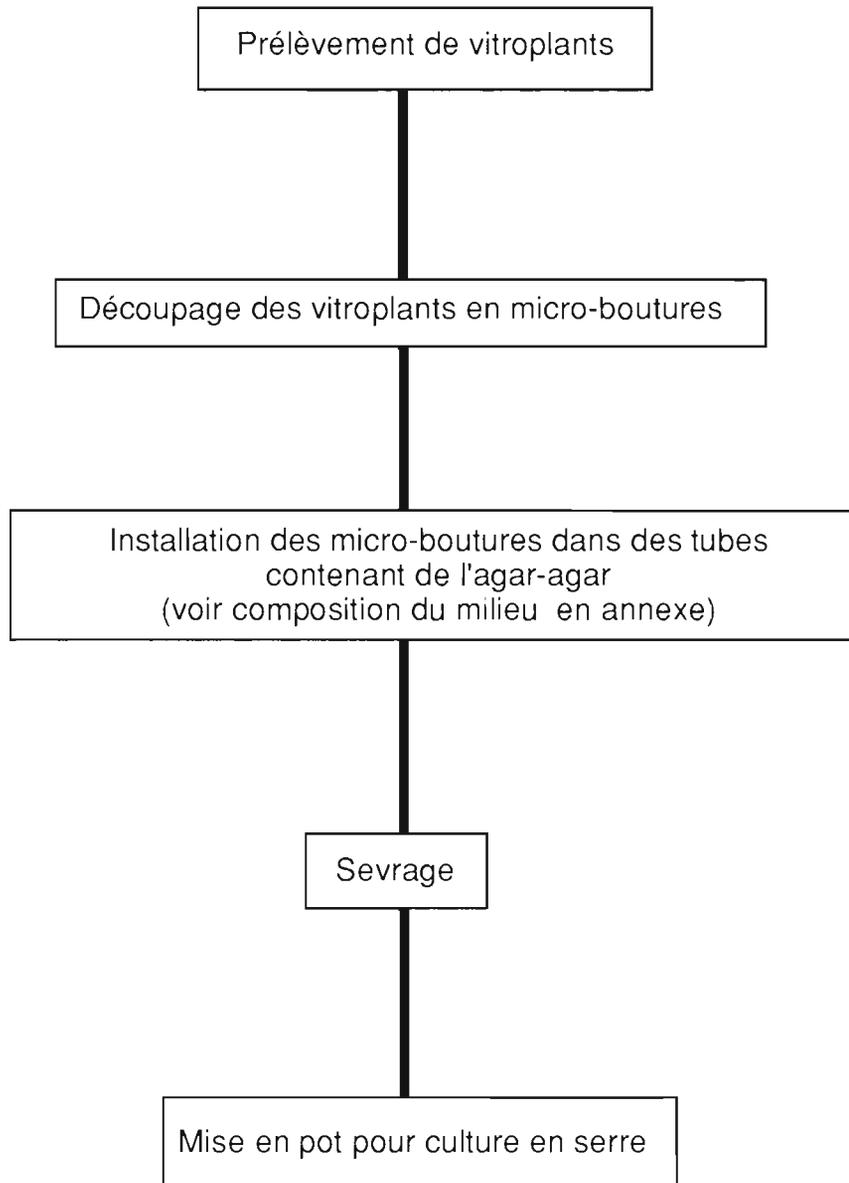


FIGURE 3 : Représentation schématique d'obtention des plants après culture *in vitro*.

a



b



c



FIGURE 4 : a : Vitroplants; b : Plants en sevrage et c : Plants en pot (=résultat).

permutée par pot. Les cinq autres plants (témoins bien irrigués) un arrosage de 1200 ml également trois fois par semaine s'est avéré suffisant. Par la suite, les plants soumis à un stress hydrique et les plants témoins seront notés respectivement s et ns.

**CARACTERISATION DE L'ETAT
HYDRIQUE DU MANIOC EN CONDITION DE
DISPONIBILITE EN EAU DU SOL
LIMITANTE**

INTRODUCTION

Avant d'aborder l'étude du fonctionnement du PSII chez le manioc en conditions de stress hydrique, il convient de bien caractériser ces conditions.

En effet, de nombreux processus physiologiques dépendent directement des propriétés physico-chimiques de l'eau, c'est pourquoi il est important de pouvoir décrire aussi précisément que possible l'état hydrique des plantes et de pouvoir en mesurer les caractéristiques.

1. Paramètres morphologiques

Très souvent une plante qui subit un stress hydrique se "débarresse" de ses vieilles feuilles (résultat : augmentation de la chute foliaire) et ralentit sa croissance (résultats : diminution de l'émergence foliaire, diminution des surfaces foliaires). Chez le manioc, la surface foliaire peut être estimée sur la base d'un travail réalisé par HAMMER (1980). Cet auteur montre qu'une équation simple et fiable pour estimer la surface foliaire (LA) d'une feuille de manioc est la suivante : $\ln(LA) = -7,47 + 2,460 \ln(MLL)$ où LA correspond à la surface foliaire en cm^2 et MLL à la longueur du lobe principal de la feuille en mm (voir figure 5). Pour cette estimation, il suffit donc de mesurer la longueur du lobe principal de la feuille choisie. Cette méthode a l'avantage d'être rapide et de ne pas être destructive.

2. Conductance stomatique

Le stress hydrique provoque souvent chez les végétaux la fermeture des stomates ce qui limite aussi les déperditions d'eau par transpiration foliaire. La vapeur d'eau émise par la transpiration à la surface des feuilles est proportionnelle à l'ouverture des stomates. Une mesure du flux d'eau (vapeur) entre la feuille et l'atmosphère permet donc d'estimer le degré d'ouverture des stomates. Ce flux dépend de plusieurs paramètres selon l'équation suivante :

$$\phi E = C_s (P_{\text{feuille}} - P_{\text{air}}) K$$

ϕE : flux (mesuré)

C_s : conductance stomatique (calculée)

P_{air} : pression de vapeur d'eau de l'air (mesurée)

P_{feuille} : pression de vapeur d'eau de la chambre sous-stomatique (calculée à partir de la température foliaire)

K : facteur de conversion de ∂C en ∂P_v .

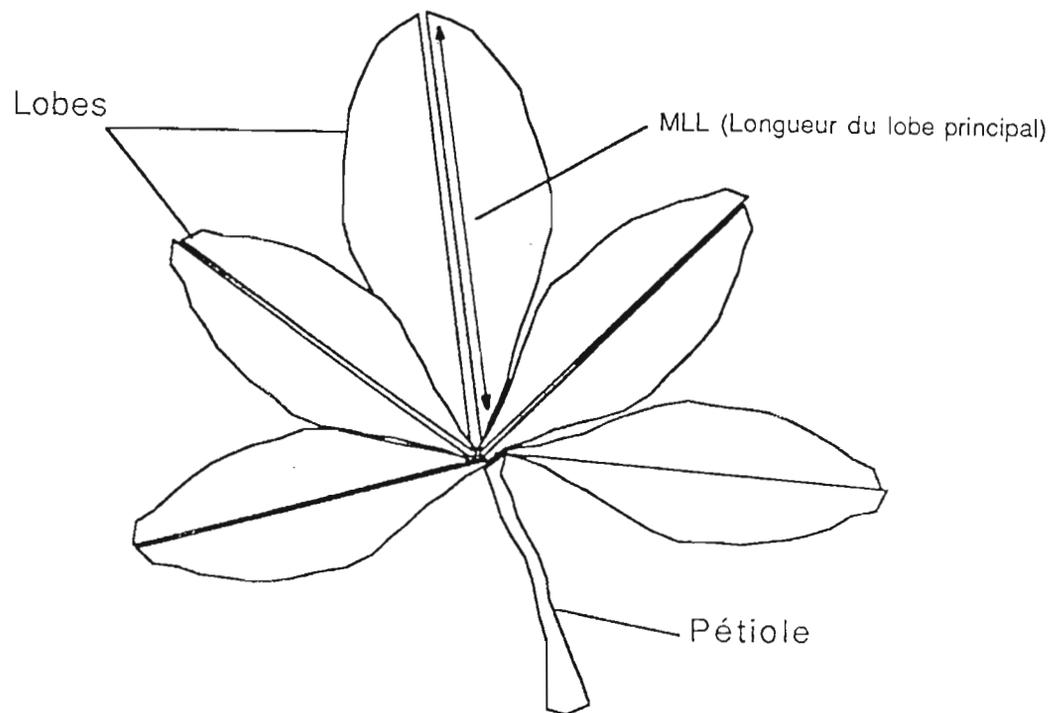


FIGURE 5 : Représentation schématique d'une feuille de manioc.

Précisons, que le paramètre C_s est l'inverse de la résistance stomatique et est exprimé mole $m^{-2} s^{-1}$. Les mesures peuvent être biaisées car la résistance de la surface foliaire peut être modifiée par la couche limite (modifications des écoulements d'air par effet de surface, par force de viscosité...) influençant de ce fait la valeur du paramètre C_s .

3. Le contenu en eau

Le contenu en eau peut être exprimé sur la base du poids sec ou du poids frais de l'organe végétal ou de la plante, ou bien plus généralement, sur la base du contenu en eau à pleine turgescence, dans ce cas le contenu en eau est une valeur relative appelé RWC (Relative Water Content). Il est donné par la formule :

$$RWC = [(P1-P3) / (P2-P3)]$$

où $P1$ = poids frais, $P3$ = poids sec et $P2$ = poids à pleine turgescence.

4. Le potentiel hydrique foliaire

Le potentiel hydrique est une variable intensive, non reliée à la quantité d'eau mais au potentiel chimique de l'eau. Selon TYREE (1976), en négligeant la contribution de la gravitation, le potentiel hydrique est la somme de trois variables : potentiel hydrostatique (P), potentiel osmotique (π), et le potentiel matriciel (τ).

$$\psi = P - \pi + \tau$$

P et π ont des actions opposées sur ψ qui est négatif chez les plantes. Ainsi exprimé, ψ est une grandeur ayant la dimension d'une pression.

Pour certaines applications en physiologie végétale, un autre terme est quelquefois inclus dans la formule du potentiel hydrique : il s'agit du potentiel matriciel τ . Cette composante de ψ traduit des interactions entre les molécules d'eau, les parois et les macromolécules intracellulaires. Cependant, selon PASSIOURA (1980), ces tensions interfaciales sont déjà calculées dans π et P ; par conséquent τ peut être négligé dans la plupart des cas.

Il faut remarquer que le RWC et le potentiel hydrique sont deux variables liées, en ce sens que le potentiel hydrique devient plus négatif quand le contenu en eau de la plante diminue. La relation entre ces deux paramètres varie en fonction de l'espèce, de l'organe et

des conditions de croissance.

METHODES

1. Paramètres morphologiques

Dans notre étude nous avons mesuré pour chacun des plants :

- le nombre cumulé de feuilles "tombées" depuis le temps $t=0$ de la manipulation
- le nombre cumulé de feuilles "émergées" depuis le temps $t=0$ de la manipulation.

Pour cette dernière mesure, nous avons repéré (marquage) au temps $t=0$ la première feuille émergée sous l'apex pour chaque plant. Cette feuille sera appelée par la suite : "feuille marquée".

- la surface foliaire de la feuille "marquée" (en cm^2)
- la taille du plant (en cm).

2. Conductance stomatique

Les mesures ont été réalisées pour chacun des plants sur la face inférieure² de trois feuilles juvéniles, matures et sénescents. Elles ont été effectuées avant le lever du soleil et après environ 2 heures le lever du soleil jusqu'en milieu de journée. L'appareil utilisé est un poromètre (Delta-T Devices).

Une petite pince contenant une sonde de détection d'humidité relative est fixée à la surface de la feuille. Cette sonde a une capacité électrique qui change linéairement avec l'humidité relative. La vapeur d'eau émise par la transpiration foliaire humidifie l'intérieur de la pince. Dans un premier temps, l'air de la pince est desséché par passage sur un dessiccant. Puis dans un deuxième temps, l'appareil mesure le temps nécessaire pour retrouver l'humidité initiale. La courbe de calibration donne la relation entre la conductance (inverse de la résistance) et le temps. Les valeurs sont exprimées en $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

² En effet, le génotype CM 1585-13 que nous avons étudié est hypostomatique (stomates à la face inférieure des feuilles).

3. Le contenu en eau

Les mesures de RWC ont été réalisées pour chacun des plants sur une feuille juvénile, mature et sénescence. Pour chaque feuille, une partie de lobe foliaire a été utilisée. Les prélèvements ont été effectués avant le lever du soleil et en milieu de journée. A partir des mesures du RWC, nous avons calculé la teneur en eau par gramme de matière sèche (*i.e.* (masse de matière fraîche - masse de matière sèche)/masse de matière sèche).

4. Potentiel hydrique foliaire

Les mesures de potentiel hydrique foliaire ont aussi été réalisées pour chacun des plants sur une feuille juvénile, mature et sénescence à l'aide d'une presse à membrane (Decagon Devices, Inc.). Pour chaque feuille une partie de lobe foliaire est prélevée et placée entre un disque de plexiglass et une membrane comprimée par une presse hydraulique. La pression est augmentée par degré jusqu'à l'apparition de la sève à la section de la feuille. Il est exprimé en bar. Comme pour la mesure du RWC, les prélèvements ont été effectués avant le lever du soleil et en milieu de journée. Les mesures faites avant le lever du soleil, nous indiquent le potentiel hydrique de "base" ou ψ_b , caractérisant l'état hydrique général. En effet, à l'instant de cette mesure, la plante est en équilibre avec le substrat, les échanges par transpiration étant quasi-nuls en fin de scotophase.

5. Traitements statistiques

L'analyse de variance (à deux ou trois facteurs) a été faite en supposant les populations normales et de même variance, et les échantillons aléatoires, simples et indépendants. Si ces conditions sont suffisantes, elles ne sont pas nécessaires pour autant. Ayant souvent de petits échantillons, nous avons pris soin d'employer ce genre d'analyse lorsque les distributions des populations-parents sont proches des distributions normales, et lorsque ces distributions sont de formes identiques d'une population à l'autre. De plus, l'hypothèse d'égalité de variances ou d'homoscédasticité est d'importance relativement secondaire lorsque les effectifs des échantillons sont tous égaux, comme c'est le cas de la plupart de nos expériences. Dans ces conditions, l'analyse de variance est une méthode robuste, tant en ce qui concerne la normalité que d'un point de vue de l'égalité des variances. Malheureusement, il faut reconnaître qu'il est souvent difficile de contrôler la validité des hypothèses de normalité et d'égalité de variances à partir des données, généralement peu nombreuses, qui sont soumises à l'analyse de variance. Dans notre cas, la nature des variables analysées permet de se référer naturellement à l'hypothèse de normalité.

L'analyse de variance à deux ou trois facteurs utilise le principe de l'analyse des modèles croisés à effectifs égaux. Les facteurs sont fixes (heures de la journée, étage foliaire) ou considérés comme tels (niveau de stress hydrique), permettant une grande souplesse d'interprétation vis-à-vis des interactions. Après l'analyse de variance, une comparaison de moyennes deux à deux a été réalisée selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé pour déterminer la signification des différences entre les valeurs obtenues et le(s) facteur(s) étudié(s) lors de l'analyse de variance. Toutes ces analyses ont été réalisées à l'aide d'un logiciel disponible sur MacIntosh (Statview ®).

RESULTATS ET DISCUSSION

1. Paramètres morphologiques

Après 45 jours d'application du stress, les résultats obtenus sont mentionnés dans la figure 6 et dans le tableau 1.

Il apparaît que le déficit hydrique entraîne une augmentation significative du nombre de feuilles "tombées" et une diminution significative du nombre de feuilles "émergées", de la taille du plant et de la surface foliaire des "feuilles marquées".

Des observations similaires ont été relatées à plusieurs reprises lors de travaux effectués au CIAT (1980, 1981, 1985 et 1986).

Finalement ces résultats indiquent, comme c'est le cas pour de très nombreuses autres espèces végétales, que le manioc soumis à un déficit hydrique ralentit sa croissance et se débarrasse de ses vieilles feuilles évitant une déperdition d'eau.

De plus, le phénotype des plants stressés est assez comparable à ce que l'on observe en saison sèche sur le terrain.

2. Conductance stomatique

Les résultats obtenus après 45 jours d'application du stress sont mentionnés dans la figure 7. Le stress hydrique entraîne une fermeture presque totale des stomates en milieu de journée. Néanmoins, après le lever du soleil (environ 2 heures), les stomates s'ouvrent légèrement. Ce comportement correspond à celui rencontré fréquemment chez les végétaux C3 et C4 en situation de stress hydrique.

Notons qu'indépendamment du facteur "stress hydrique", la conductance stomatique diminue significativement avec l'étage foliaire.



FIGURE 6 : Résultats obtenus après 45 jours d'application du stress hydrique chez CM 1585-13 (plants témoins à gauche et plants stressés à droite).

Tableau 1 : Nombre cumulé de feuilles "tombées" et de feuilles "émergées", surface des feuilles "marquées" et taille des plants selon le niveau de stress hydrique pour CM 1585-13 (moyenne \pm déviation standard*, n=5).

| Traitements** | ns | s |
|---|----------------|---------------|
| Nombre cumulé de feuilles "tombées" | 6 \pm 2 a | 13 \pm 2 b |
| Nombre cumulé de feuilles "émergées" | 12 \pm 2 b | 5 \pm 1 a |
| Surface des feuilles "marquées" (en cm ²) | 129 \pm 17 b | 66 \pm 18 a |
| Taille des plants (en cm) | 141 \pm 5 b | 97 \pm 5 a |

* Les moyennes suivies d'une lettre différente diffèrent significativement pour un seuil de 5 % selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé (a,b : comparaison en ligne (nsvs s)).

** ns : témoins et s : stressés.

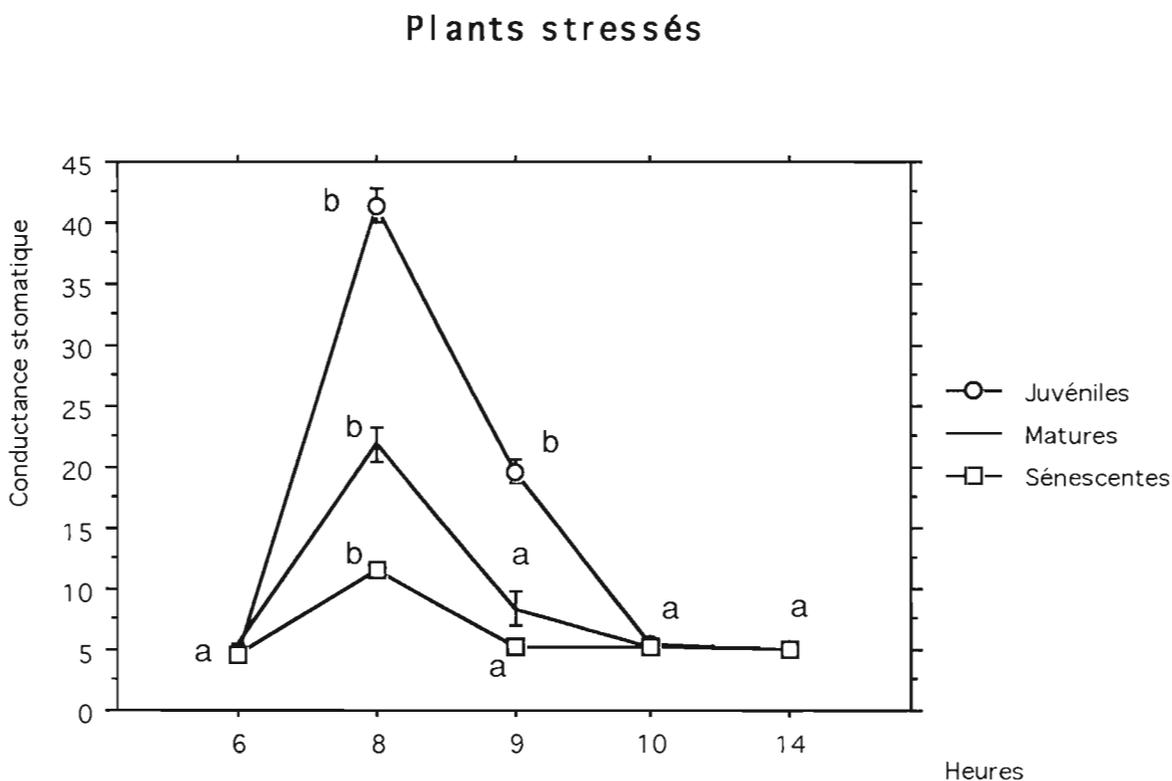
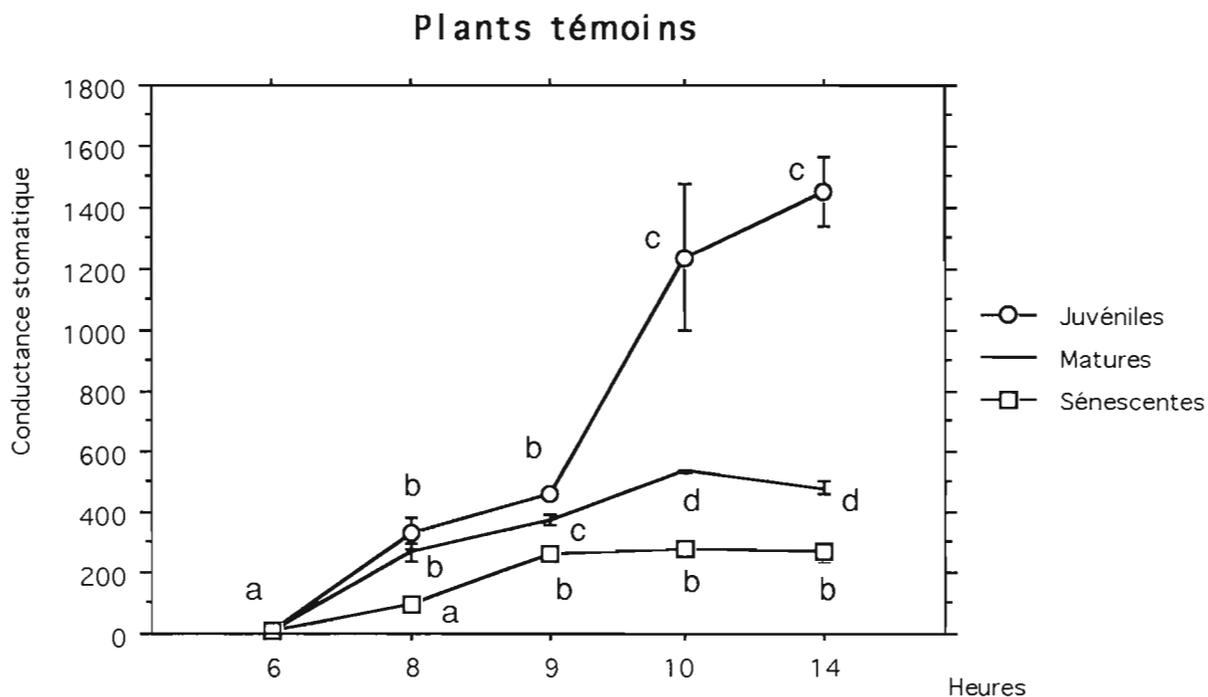


FIGURE 7 : Evolution de la conductance stomatique (en $\text{mmole m}^{-2}\text{s}^{-1}$) depuis le début du lever du jour selon la contrainte hydrique et l'étage foliaire pour CM 1585-13 (moyenne \pm erreur standard, $n=15$). Les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement pour un seuil de 5% selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé (a,b,c : comparaison selon l'heure pour chaque étage foliaire).

3. Potentiel hydrique et RWC

Après 45 jours d'application du stress, les résultats obtenus sont mentionnés dans les tableaux 2, 3 et 4.

Dans le tableau 2, il apparaît que seul le facteur âge de la feuille influence le potentiel hydrique : il diminue significativement de la feuille juvénile à la feuille sénescence. Alors que la contrainte hydrique et l'heure (als et mj³) n'influencent pas de façon notable les valeurs du potentiel hydrique foliaire. Précisons que cette manipulation a été confirmée par l'utilisation de la chambre à pression, où les valeurs du potentiel hydrique sont souvent plus négatifs de -1 à -2 bars et ne sont pas ou peu influencées par le stress hydrique.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux de la mesure du RWC (tableau 3) où la contrainte hydrique et l'heure influencent peu ou pas les valeurs du RWC. Quant au facteur âge de la feuille, ses valeurs significativement plus faibles chez les feuilles juvéniles rendent les résultats difficiles à relier à ceux du potentiel hydrique et à interpréter. Néanmoins, si on l'on calcule la teneur en eau (en g/g de M.S., voir tableau 4) à partir des données permettant d'évaluer le RWC, il apparaît que chez les plants témoins la teneur en eau est significativement plus élevée chez les feuilles juvéniles. Ce résultat conforte celui obtenu par les mesures du potentiel hydrique foliaire. De plus, le facteur stress entraîne une diminution de la teneur en eau uniquement chez les feuilles juvéniles. Pour les autres étages foliaires la teneur en eau est peu ou pas affectée par le stress.

Ces résultats, montrent que la contrainte hydrique n'influence pas de façon notable les valeurs du potentiel hydrique foliaire, du RWC et de la teneur en eau. Ceci est peut-être à rapprocher de la baisse de conductance stomatique observée chez les plants stressés. En effet, la fermeture des stomates permet de limiter les pertes d'eau par le végétal. Ces résultats peuvent être également liés à la chute des feuilles où celles restantes sont normalement hydratées.

Ajoutons que le manioc est une plante à latex. Il est donc possible que ce latex puisse jouer un rôle d'osmoticum non négligeable ou provoquer une obstruction de vaisseaux entraînant une erreur sur les mesures du potentiel hydrique.

CONCLUSIONS

Comme de nombreuses autres espèces végétales, le stress hydrique entraîne, chez le manioc, une diminution de la vitesse de croissance des plants vraisemblablement liée à la diminution de la vitesse d'élongation cellulaire. Il entraîne également une réduction de la surface foliaire et un vieillissement prématuré des feuilles matures. La

³ als : avant le lever du soleil et mj : milieu de journée.

Tableau 2 : Potentiel hydrique foliaire (en bars) des plants selon l'âge de la feuille, le niveau de stress et l'heure (als et mj*) pour CM 1585-13 (moyenne \pm erreur standard**, n=5).

Plants témoins

| Heure | als | mj |
|----------------------|---------------------|---------------------|
| Feuilles juvéniles | -0,6 \pm 0,07 a,v | -0,9 \pm 0,10 a,u |
| Feuilles matures | -1,8 \pm 0,13 b,u | -1,9 \pm 0,13 b,u |
| Feuilles sénescentes | -3,2 \pm 0,13 c,u | -3,3 \pm 0,34 c,u |

Plants stressés

| Heure | als | mj |
|----------------------|-----------------------|-------------------------|
| Feuilles juvéniles | -0,9 \pm 0,16 a,u | -0,7 a,u |
| Feuilles matures | -1,9 \pm 0,33 b,u | -1,4 \pm 0,12 b,u |
| Feuilles sénescentes | -3,1 \pm 0,20 c,u | -2,3 \pm 0,15 c,v |
| | Facteurs | p (analyse de variance) |
| | Niveau de stress (A) | 0,0439 |
| | Heure (B) | 0,0863 |
| | AB | 0,003 |
| | Age de la feuille (C) | 0,0001 |
| | AC | 0,1105 |
| | BC | 0,3334 |
| | ABC | 0,7749 |

* als : avant le lever du soleil et mj : milieu de journée

** Les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement pour un seuil de 5 % selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé (u,v : comparaison en ligne (facteur heure) et a, b, c : comparaison en colonne (facteur âge de la feuille)).

Tableau 3 : RWC des feuilles des plants selon l'âge de la feuille, le niveau de stress et l'heure (als et mj*) pour CM 1585-13 (moyenne \pm erreur standard**, n=5).

Plants témoins

| Heure | als | mj |
|----------------------|---------------------|----------------------|
| Feuilles juvéniles | 0,91 \pm 0,02 a,u | 0,91 \pm 0,03 a,u |
| Feuilles matures | 0,95 \pm 0,01 a,u | 0,96 \pm 0,006 a,u |
| Feuilles sénescentes | 0,94 \pm 0,01 a,u | 0,88 \pm 0,04 a,u |

Plants stressés

| Heure | als | mj |
|----------------------|-----------------------|-------------------------|
| Feuilles juvéniles | 0,87 \pm 0,01 a,u | 0,86 \pm 0,01 a,u |
| Feuilles matures | 0,96 \pm 0,01 b,v | 0,91 \pm 0,006 b,u |
| Feuilles sénescentes | 0,95 \pm 0,003 b,v | 0,90 \pm 0,01 b,u |
| | Facteurs | p (analyse de variance) |
| | Niveau de stress (A) | 0,0697 |
| | Heure (B) | 0,0071 |
| | AB | 0,352 |
| | Age de la feuille (C) | 0,0001 |
| | AC | 0,0323 |
| | BC | 0,0719 |
| | ABC | 0,4353 |

* als : avant le lever du soleil et mj : milieu de journée

** Les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement pour un seuil de 5 % selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé (u,v : comparaison en ligne (facteur heure) et a, b, c : comparaison en colonne (facteur âge de la feuille)).

Tableau 4 : Teneur en eau (en g/g M.S.) des feuilles des plants selon l'âge de la feuille, le niveau de stress et l'heure (als et mj*) pour CM 1585-13 (moyenne \pm erreur standard**, n=5).

Plants témoins

| Heure | als | mj |
|---------------------|-------------------|--------------------|
| Feuilles juvéniles | 5,3 \pm 0,3 b,v | 4,2 \pm 0,1 c,u |
| Feuilles matures | 3,1 \pm 0,1 a,v | 2,8 \pm 0,05 a,u |
| Feuilles sénescents | 3,6 \pm 0,1 a,u | 3,5 \pm 0,2 b,u |

Plants stressés

| Heure | als | mj |
|---------------------|-----------------------|-------------------------|
| Feuilles juvéniles | 3,9 \pm 0,2 a,u | 3,7 \pm 0,1 a,u |
| Feuilles matures | 3,4 \pm 0,2 a,u | 3,1 \pm 0,1 a,u |
| Feuilles sénescents | 3,8 \pm 0,4 a,u | 3,5 \pm 0,3 a,u |
| | Facteurs | p (analyse de variance) |
| | Niveau de stress (A) | 0,1484 |
| | Heure (B) | 0,0044 |
| | AB | 0,4912 |
| | Age de la feuille (C) | 0,0001 |
| | AC | 0,0005 |
| | BC | 0,3237 |
| | ABC | 0,2111 |

* als : avant le lever du soleil et mj : milieu de journée

** Les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement pour un seuil de 5 % selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé (u,v : comparaison en ligne (facteur heure) et a, b, c : comparaison en colonne (facteur âge de la feuille)).

conductance stomatique des feuilles est rapidement affectée par le stress hydrique. La fermeture des stomates peut résulter en partie d'un mécanisme intrinsèque à l'épiderme répondant au déficit de vapeur d'eau de l'air ou au flux élevé de transpiration en atmosphère très sèche et agitée. La réduction de la surface foliaire totale (surface des feuilles à l'émergence et surface de chaque feuille) et la fermeture des stomates permettent à la plante de limiter sa transpiration. Comme c'est souvent le cas, la fermeture des stomates pourrait être induite principalement par une augmentation de la teneur en acide abscissique au voisinage des cellules de garde. L'hormone pourrait être libérée par les racines subissant le déficit hydrique et transportée par le flux de sève ascendante. Elle constituerait un "signal racinaire d'alerte" qui limiterait la transpiration lorsque la disponibilité de l'eau dans le sol diminue.

De plus, bien que le stress entraîne une diminution de la biomasse aérienne, les différences observées entre plants témoins et stressés sur les valeurs du potentiel hydrique, du RWC et de la quantité d'eau sont faibles ou inférieures à la précision des mesures.

**FONCTIONNEMENT DU PSII EN
CONDITION DE DISPONIBILITE EN EAU DU
SOL LIMITANTE**

INTRODUCTION

L'activité photosynthétique chez les végétaux consiste à transformer l'énergie lumineuse absorbée par les pigments chlorophylliens regroupés au sein des photosystèmes I et II (PS I et PS II) en énergie chimique utilisable par la plante (HAVAUX, 1993). Cette transformation relève d'un processus complexe où l'énergie photonique "excite" des centres réactionnels (P680 et P700) entraînant une circulation d'électrons destinée à la réduction du NADP⁺ en NADPH, à la synthèse d'ATP et à l'instauration d'un gradient de protons au travers de la membrane des thylakoïdes (voir figure 8). Le NADPH et l'ATP ainsi obtenus permettent la réduction d'anhydride carbonique en glucide (RAWN, 1990).

Cependant, toute l'énergie lumineuse parvenue aux PS I et PS II n'est pas complètement utilisée. En effet, une partie est dissipée sous forme de chaleur et de fluorescence. Le signal de fluorescence est d'un très grand intérêt écophysio-physiologique car il est facile à mesurer et renseigne principalement sur l'activité du PS II. Or, ce dernier est une des composantes de l'appareil chloroplastique les plus sensibles à de nombreuses contraintes de l'environnement (HAVAUX, 1993).

Ce chapitre consiste principalement à étudier, par la mesure de la fluorescence sur feuilles entières, l'activité du PS II chez le manioc en conditions de déficit hydrique. Cette étude est complétée par un dosage des chlorophylles a et b présentes dans nos échantillons et par des mesures des activités photosynthétiques maximales et nettes.

METHODE

1. Mesure de la fluorescence

Rappelons que les réactions qui diminuent la contribution de la fluorescence dans les phénomènes de dissipation sont appelés "quenching" (WALKER, 1987). On distingue selon cet auteur :

- le quenching photochimique **qQ**, qui reflète l'état redox de Q_a l'accepteur primaire des électrons du PS II.
- le quenching non photochimique **qNP**, qui est lié au développement du gradient de protons de part et d'autre de la membrane thylakoïdale.

Le principe consiste à adapter une feuille à l'obscurité pendant 10 minutes. Cette

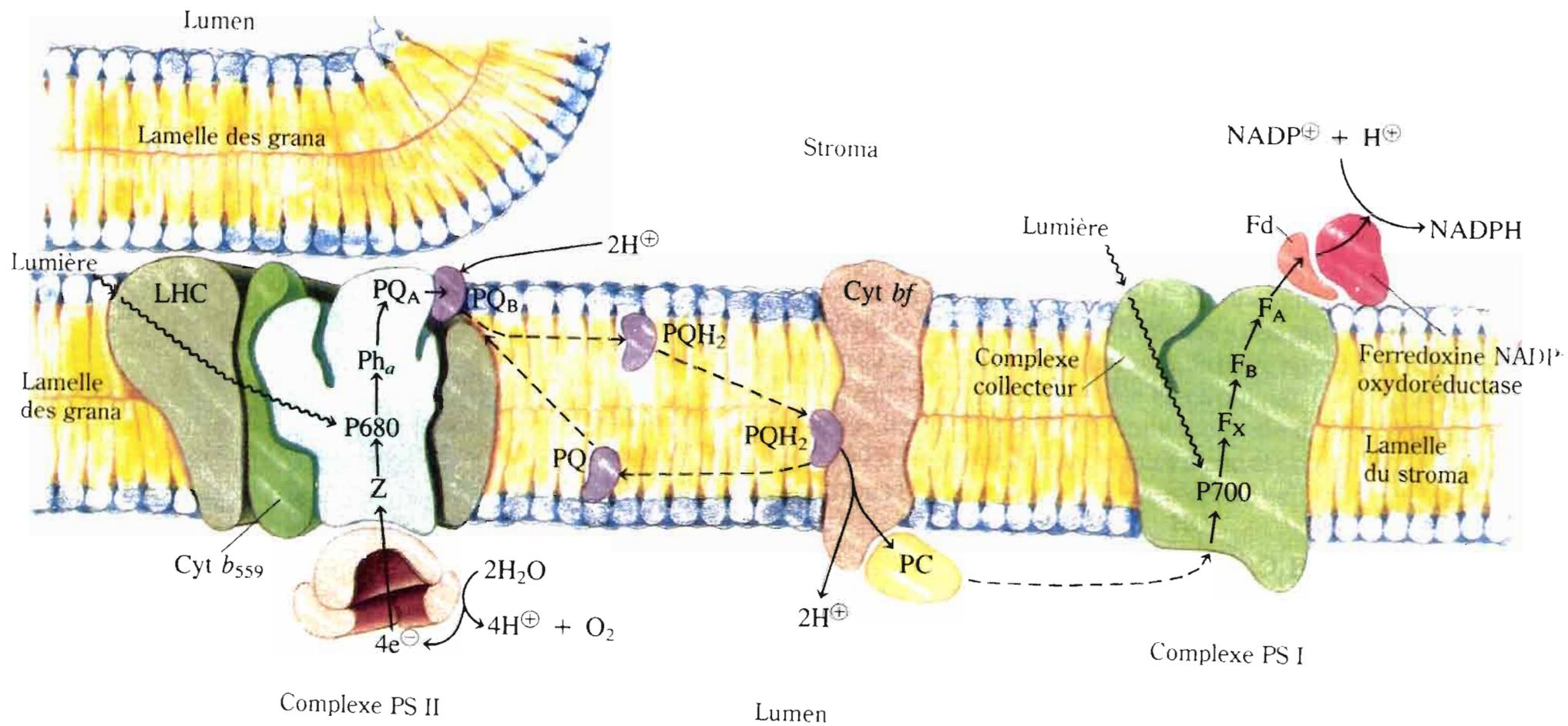


FIGURE 8 : Reconstitution schématique du flux non cyclique d'électrons (RAWN, 1990).

feuille est ensuite éclairée et soumise à des éclairs très brefs capables de fermer PS II ⁴, on observe que les pics de fluorescence maximale (au moment des éclairs) ou que la fluorescence normale (entre deux éclairs) varient d'intensité avec le temps (SCHREIBER *et al.*, 1986). Selon la terminologie de GENTY *et al* (1989) :

- $qQ = A/B$, reflète la part de l'énergie utilisée par la photochimie *ie* qQ représente la proportion de PS II ouverts.

- $qNP = C/E$, représente la perte de capacité du système à transmettre les excitons jusqu'à PS II

- $\phi PSII = A/D$, représente la part de l'énergie lumineuse captée et non dissipée sous forme de chaleur (énergie utilisée par la photochimie)(voir figure 9).

La fluorescence de la chlorophylle a été mesurée par la méthode de fluorescence modulée (appareil Hansatech type MFMS)(voir schéma du montage sur la figure 10). La fluorescence est induite par une lumière de 580 nm appliquée à une fréquence de 870 Hz. Cette lumière produite par une diode émettrice de lumière (580 nm), a une très faible intensité ($8 \mu E m^{-2} s^{-1}$) de telle sorte qu'aucune induction de la photochimie ne soit réalisée. Elle permet de mesurer le niveau initial de fluorescence F_0 . Le niveau maximum de fluorescence est déterminé par l'adjonction d'un éclair (1s) de lumière blanche de très forte intensité, saturante pour le transfert d'électrons ($8000 \mu E m^{-2} s^{-1}$)(HAVAUX *et al.*, 1988). Les feuilles sont ensuite illuminées par une lumière actinique⁵ continue (220 et $1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$) et subissent à intervalles réguliers de brefs éclairs saturants ($8000 \mu E m^{-2} s^{-1}$, 0,3 s, toutes les 10 s). Les deux mécanismes de quenching liés à l'activité des photosystèmes se mettent peu à peu en place. F_v est la fluorescence variable observée en lumière continue et F_{ms} la valeur atteinte par cette fluorescence lors d'un éclair saturant (WALKER, 1987).

Précisons que nous avons utilisé les deux intensités de lumière actinique (220 et $1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$) sur la base des courbes de saturation d'activité photosynthétique obtenues chez le manioc (EL-SHARKAWY & COCK, 1986) où cette activité est saturée à partir de $1000 \mu E m^{-2} s^{-1}$ indépendamment du facteur stress hydrique. De plus, l'intensité correspondant à $220 \mu E m^{-2} s^{-1}$ est celle fréquemment rencontrée dans la serre, durant la journée, où l'application du stress a été effectuée. Les mesures de fluorescence ont été réalisées sur feuilles juvéniles, matures et sénescents.

Nous avons également mesuré la fluorescence sur feuilles excisées (juvéniles et matures) provenant exclusivement des plants témoins. Pour cela, après être prélevées, les feuilles (avec leur pétiole) sont mise à tremper dans de l'eau permutée en prenant soin d'éviter toute embolie lors de l'excision. Certaines d'entre elles, sont déshydratées jusqu'à 10 % de perte de leur poids frais. Nous avons effectué les mesures de fluorescence sur feuilles déshydratées ou non.

⁴ PS II est dit ouvert lorsqu'il peut recevoir des électrons. Ainsi quand PS II est fermé, la dissipation sous forme de fluorescence augmente.

⁵ Lumière actinique : lumière qui permet la photosynthèse.

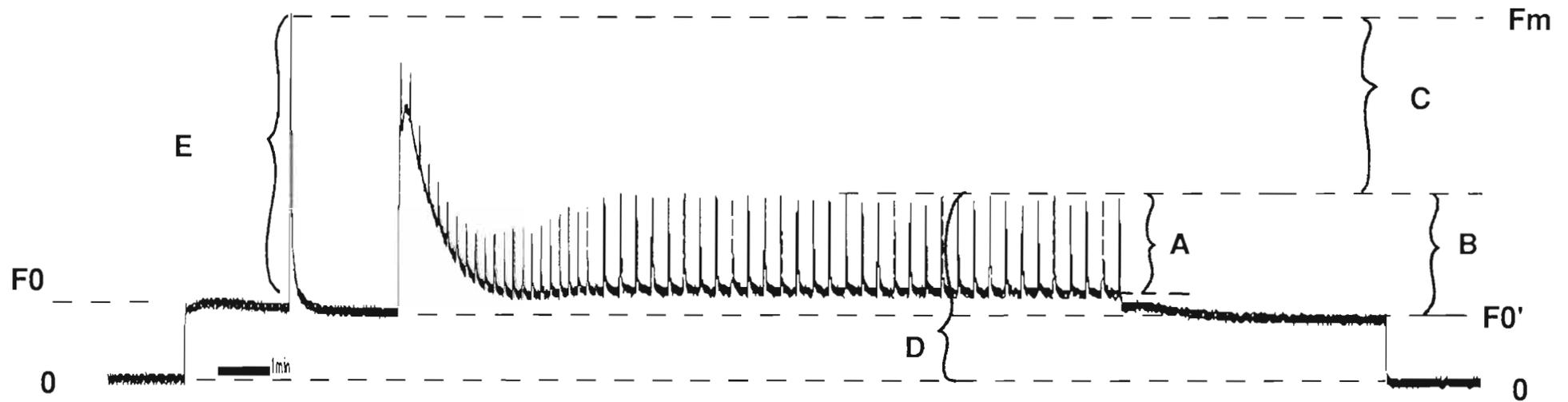
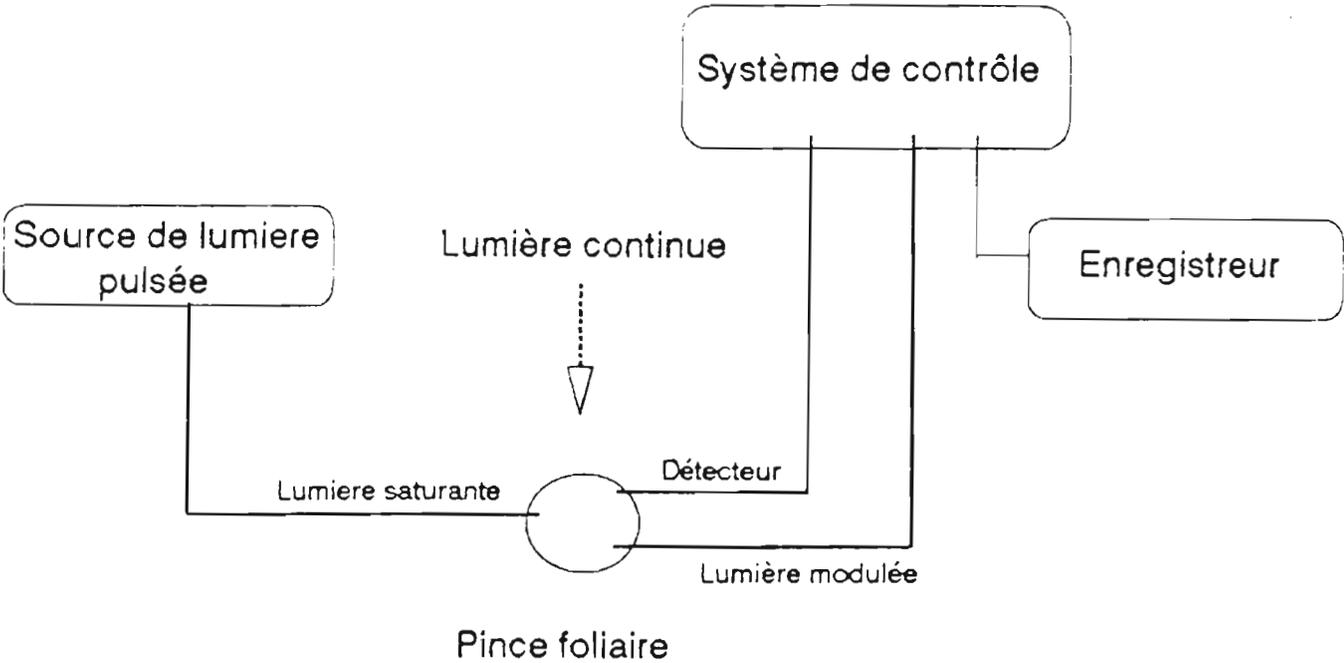


FIGURE 9 : Définition des coefficients de quenching. F_0 et F_0' : fluorescence émise par une feuille adaptée à l'obscurité, dans une faible lumière modulée; E : fluorescence maximale variable observée dès qu'un flux saturant de photons actiniques est appliquée; B-A : fluorescence variable quand une lumière actinique continue est appliquée; B : pics de fluorescence sous l'effet d'un flash en présence de lumière actinique continue.

SYSTEME DE MESURE DE LA FLUORESCENCE



Lumière pulsée : $8000 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, 0,3 s ; toutes les 10 s.

Lumière modulée : $8 \mu\text{E}/\text{m}^2/\text{s}$, 870 Hz, 580 nm

Détection : 700 nm

FIGURE 10 : Schéma de fonctionnement du fluorimètre (BOIS J.F., comm. pers.).

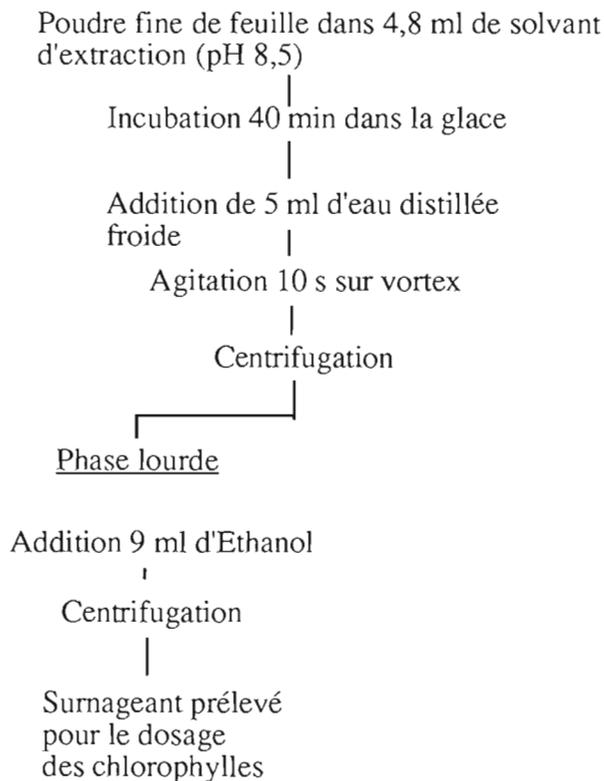
2. Dosage des chlorophylles

Pour compléter les mesures de la fluorescence, nous avons dosé la teneur en chlorophylle rencontrée dans les feuilles utilisées pour les mesures précédentes.

Chaque feuille (100 - 150 mg de matière fraîche) est broyée en poudre très fine dans 4,8 ml de solvant d'extraction (STITT & HELDT, 1985) :

| | | |
|---------------------------------------|-----------------|-------------------|
| 0,6 ml d'Hepes 20 mM pH 8,5 (KOH)---- | (PM 238,3)----- | 476,6 mg / 100 ml |
| + EGTA 5 mM----- | (PM 380,4)----- | 190,2 mg / 100 ml |
| + NaF 50 mM----- | (PM 42)----- | 210 mg / 100 ml |
| 1,2 ml Chloroforme | | |
| 3 ml Méthanol | | |

Le protocole d'extraction est présenté sur le diagramme suivant :



Les chlorophylles sont dosées spectrophotométriquement à 652 nm. Les teneurs en chlorophylle sont calculées selon ARNON (1949) par la formule suivante :

$$\text{Chlorophylle, mg / ml} = \text{DO}_{652} / 34,5$$

3. Mesure des activités photosynthétiques

a. Photosynthèse maximale

La mesure consiste à doser la quantité d'oxygène émise par un disque foliaire sous différents éclairagements en présence d'une atmosphère saturée en CO_2 de façon à ne pas être limité par la barrière stomatique. Pour cela, nous avons introduit dans une chambre hermétiquement close, de 5 ml de volume et thermostatée à 30 °C, un disque foliaire de 10 cm^2 . Différentes intensités lumineuses (de 0 à 1032 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) parviennent au disque. La chambre est saturée en CO_2 à l'aide d'une solution de NaHCO_3 à 3 M. Le dégagement d' O_2 issu de l'activité photosynthétique du disque foliaire est mesuré à l'aide d'une électrode de Clark (à KCl 8 M). Le niveau "0" en oxygène est fourni par un balayage d'azote et le niveau 100 % en oxygène est fourni par un balayage d'air ambiant (constitué en réalité de 21 % O_2).

L'appareil utilisé est de type Hansatech. Des feuilles juvéniles, matures et sénescents provenant des plants témoins et stressés sont utilisées pour les mesures. Les résultats sont exprimés en $\mu\text{mole mg}^{-1}\text{Chl h}^{-1}$.

b. Photosynthèse nette

La mesure consiste à évaluer la quantité de CO_2 utilisée par une portion de feuille pour sa photosynthèse. Pour cela, une portion de lobe foliaire est introduite dans une pince de 1149 ml de volume. La quantité de CO_2 utilisée par l'organe végétal est mesurée à l'aide d'un analyseur à CO_2 . Lors de nos mesures, la température était de 30 °C et l'éclairage d'environ 300 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

L'appareil utilisé est de type LI-COR (LI-6200). Des feuilles juvéniles, matures et sénescents provenant des plants témoins et stressés sont utilisés pour les mesures. Les résultats sont exprimés en $\mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

RESULTATS ET DISCUSSION

Après 45 jours d'application de la contrainte hydrique les résultats sont mentionnés sur les figures 11 et 12.

Il apparaît que pour les plants témoins, l'étage foliaire influence ces trois rapports : qQ , qNP et ϕPSII . En effet, qQ est plus élevé chez les feuilles matures que chez les feuilles juvéniles. Quant aux feuilles sénescents ce rapport est inférieur aux autres étages foliaires. qQ étant positivement corrélé avec l'état d'oxydation de l'accepteur primaire du PSII (QA), nos résultats indiquent que QA est plus oxydé chez les feuilles matures. Les feuilles sénescents ont un nombre de QA réduit plus important. qNP est plus élevé chez

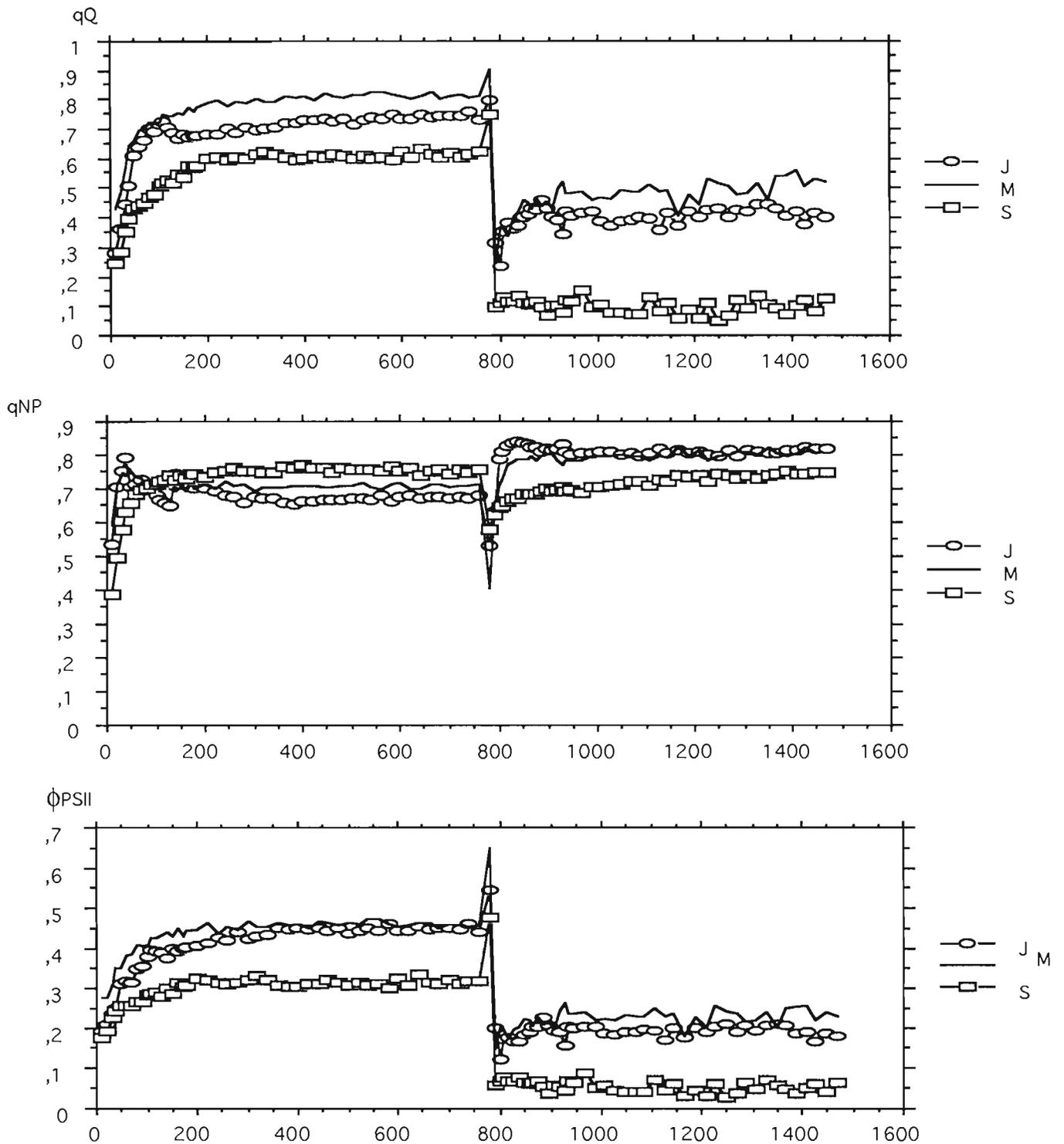


FIGURE 11 : Evolution des rapports qQ , qNP et ϕ_{PSII} selon l'âge de la feuille (J : juvénile, M : mature et S : sénescente) pour CM 1585-13 témoin. (éclairage continu à $220 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ avant 800 s et à $1000 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ après 800 s). L'axe des abscisses représente le temps en secondes. Les rapports correspondent à un rapport moyen ($n=2$).

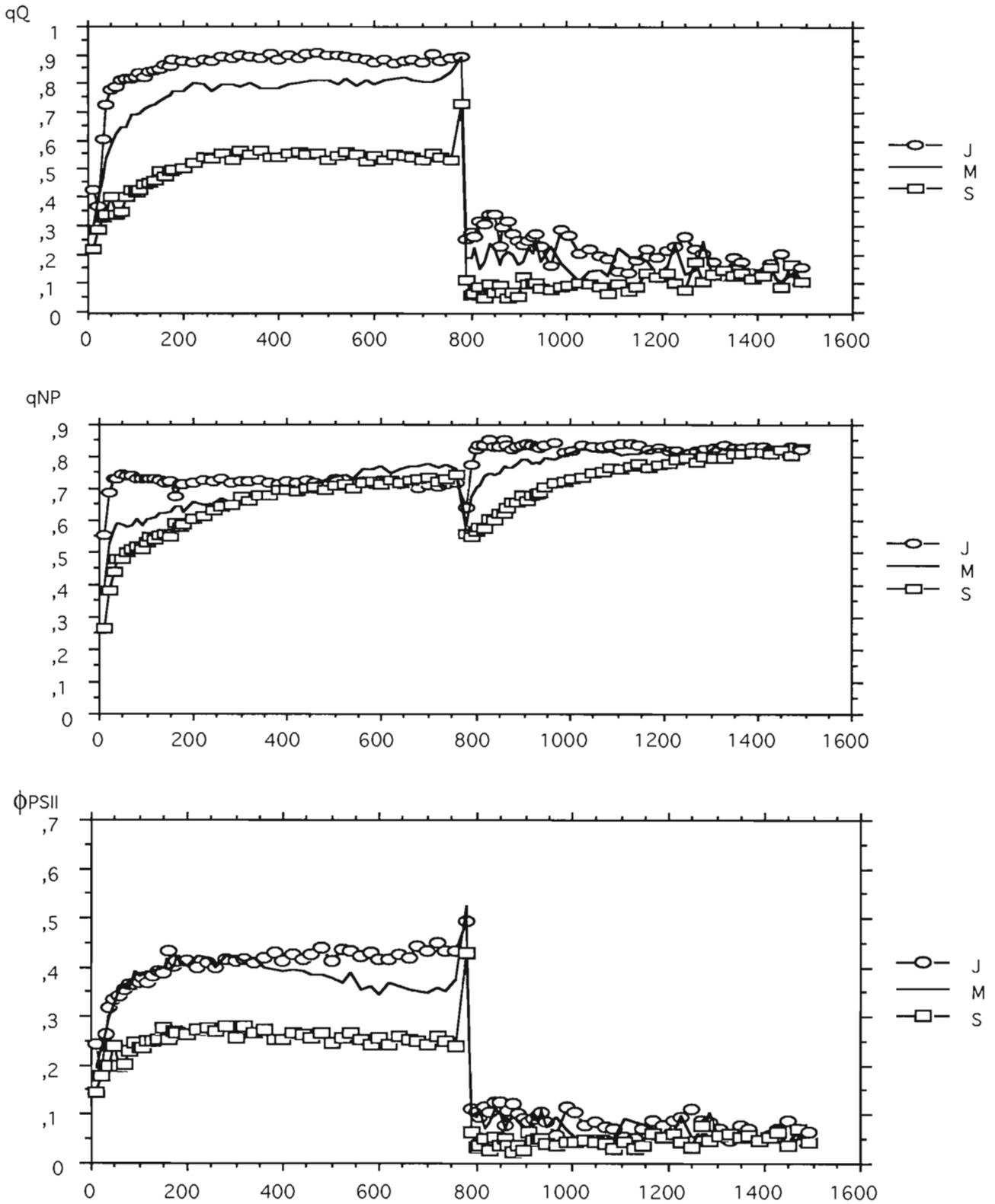


FIGURE 12 : Evolution des rapports qQ , qNP et ϕ_{PSII} selon l'âge de la feuille (J : juvénile, M : mature et S : sénescence) pour CM 1585-13 stressé. (éclairage continu à $220 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ avant 800 s et à $1000 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ après 800 s).
L'axe des abscisses représente le temps en secondes. Les rapports correspondent à un rapport moyen ($n=2$).

les feuilles sénescences. Ceci traduit une augmentation de la perte de capacité du système à transmettre les excitons jusqu'au centre réactionnel du PSII. A fort éclaircissement, q_{NP} augmente pour les feuilles juvéniles et matures, et diminue pour les feuilles sénescences. Ces dernières ne peuvent plus dissiper l'excès d'énergie qu'elles reçoivent. On aurait alors un phénomène de photoinhibition. ϕ_{PSII} suit le même profil que q_Q suivant l'étage foliaire. Il traduit la part de l'énergie captée par les antennes et non dissipée sous forme de chaleur qui est utilisée par la photochimie. On constate d'après nos courbes, et ce quelque soit l'intensité, que les feuilles juvéniles et matures répondent de façon identique dans le sens où le rendement d'énergie captée par les antennes est meilleur. Par contre, les feuilles sénescences ont des pertes importantes sous forme non radiative.

En ce qui concerne les plants stressés, q_Q des feuilles juvéniles est comparable à celui des plants témoins. Par contre, les feuilles matures ont un nombre de PSII ouverts moins important. Quant aux feuilles sénescences, les centres du PSII sont pour la plupart fermés. Il en est de même pour les trois étages foliaires à fort éclaircissement.

A $220 \mu E m^{-2}s^{-1}$, q_{NP} est inférieur chez les feuilles sénescences de 0 à 400 secondes comparativement aux autres étages foliaires. Au delà de 400 secondes, sa valeur devient comparable à celles des feuilles juvéniles et matures. Ces dernières ont perdu de leur capacité à transmettre les excitons jusqu'au centre réactionnel du PSII. A fort éclaircissement, q_{NP} augmente pour les feuilles juvéniles et matures, et diminue pour les feuilles sénescences. Ces dernières ne peuvent plus dissiper l'excès d'énergie qu'elles reçoivent. On aurait un phénomène de photoinhibition.

A $220 \mu E m^{-2}s^{-1}$, ϕ_{PSII} des feuilles juvéniles est comparable à celui des plants témoins. La part de l'énergie captée par les antennes et utilisée par la photochimie est plus importante. ϕ_{PSII} des feuilles matures décroît à partir de 400 secondes, le PSII est moins efficace. Les feuilles sénescences ont des pertes sous forme non radiative plus importantes que les plants témoins.

Sur feuilles excisées (figures 13 et 14), indépendamment de la déshydratation, les feuilles juvéniles et matures se comportent de façon similaire d'un point de vue de la fluorescence comme pour les mesures faites sur plantes entières.

Il apparaît que le rapport q_Q , est peu modifié par la déshydratation. Autrement dit, les accepteurs primaires d'électron du PSII sont dans un même état redox chez les feuilles témoins et déshydratées. Par contre, le rapport q_{NP} augmente chez les feuilles déshydratées. Ceci traduit le fait qu'on a dans ce cas une augmentation de la dissipation d'énergie sous forme radiative. Quant au ϕ_{PSII} , celui-ci est légèrement affecté par la déshydratation. Ce qui indique que l'efficacité du PSII chez les feuilles déshydratées est légèrement amoindri. En conclusion, 10 % de perte de poids frais entraîne un effet modeste sur l'appareil photosynthétique. Bien que ce résultat conforte celui obtenu sur plantes entières, il est en partie dû à l'effet dépressif causée par l'excision même chez les feuilles témoins (*i.e.* les témoins serait déjà stressés), masquant de ce fait l'effet dû à la déshydratation.

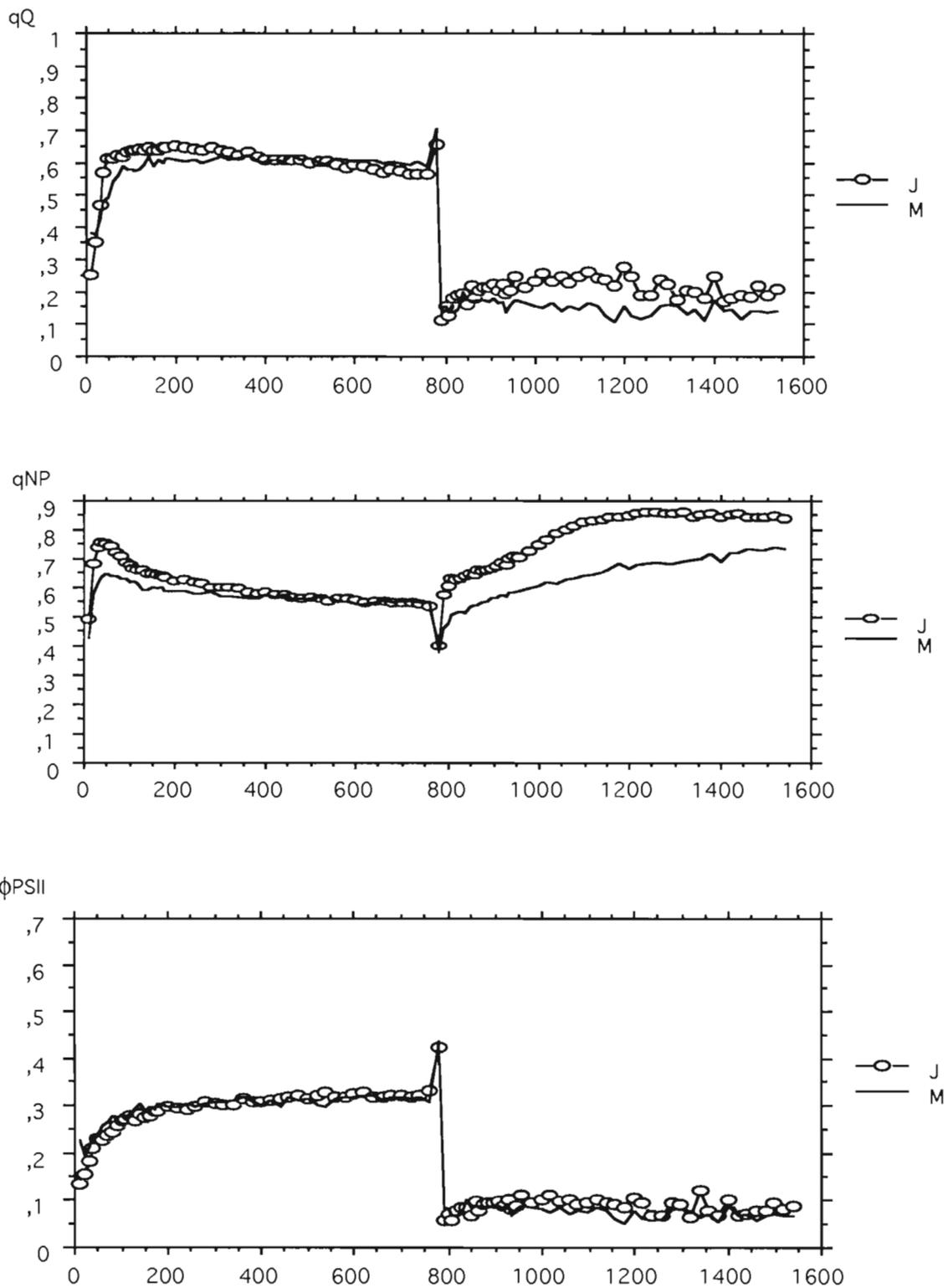


FIGURE 13 : Evolution des rapports qQ , qNP et ϕ_{PSII} selon l'âge de la feuille excisée non déshydratée (J : juvénile et M : mature).
 (éclairage continu à $220 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ avant 800 s et à $1000 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ après 800 s).
 L'axe des abscisses représente le temps en secondes. Les rapports correspondent à un rapport moyen ($n=2$).

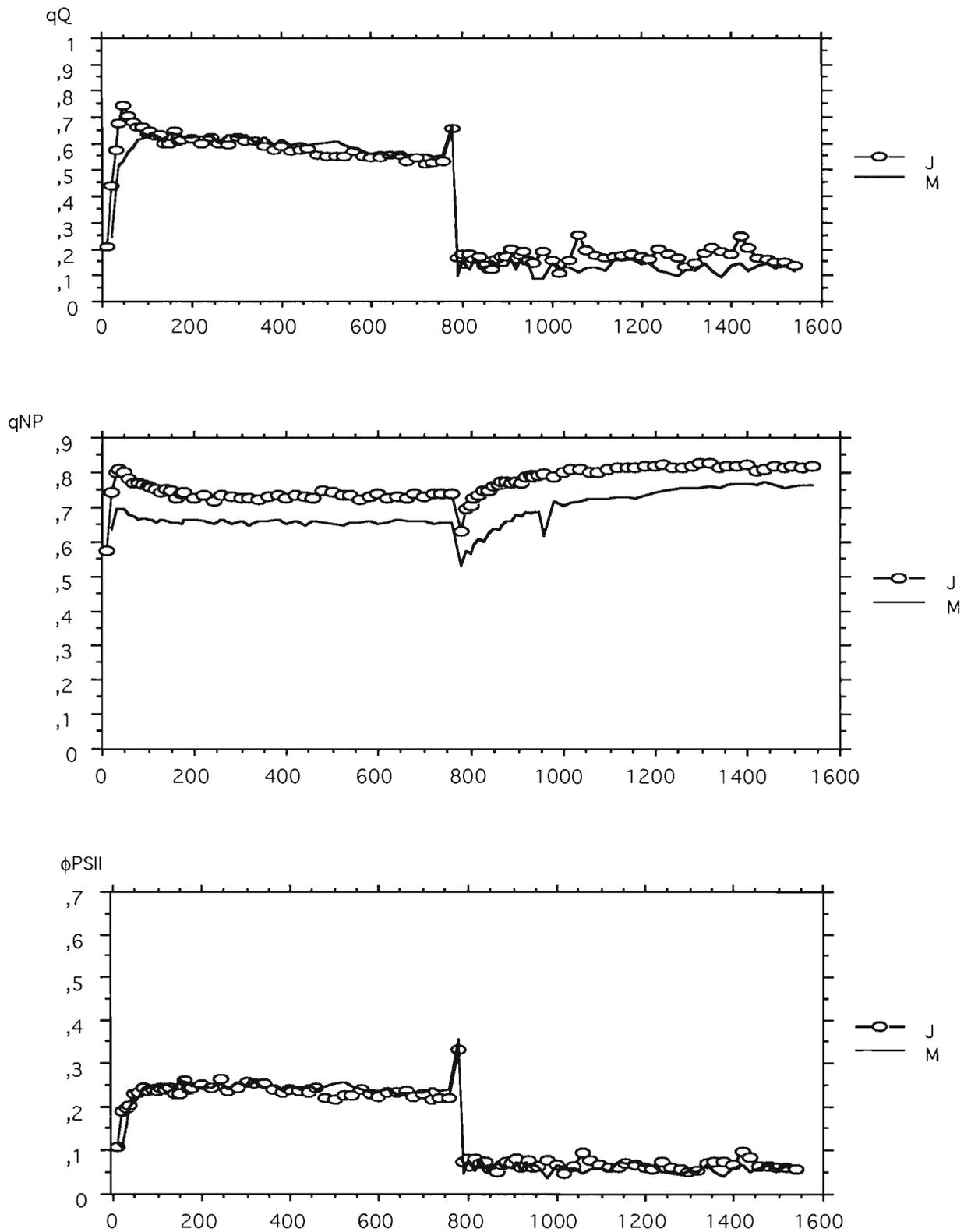


FIGURE 14 : Evolution des rapports qQ , qNP et ϕ_{PSII} selon l'âge de la feuille excisée et déshydratée (J : juvénile et M : mature). (éclairage continu à $220 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ avant 800 s et à $1000 \mu\text{Em}^{-2}\text{s}^{-1}$ après 800 s). L'axe des abscisses représente le temps en secondes. Les rapports correspondent à un rapport moyen ($n=2$).

Les résultats sur la fluorescence sont confortés par le dosage des chlorophylles (tableau 5). En effet, les feuilles juvéniles sont plus riches en chlorophylle que les feuilles sénescentes. Ce qui explique le fait que ces dernières ont une efficacité des PSII plus faibles. De plus, le stress hydrique n'entraîne pas ou peu d'effet sur les teneurs en chlorophylles.

Les résultats sur la photosynthèse maximale sont mentionnés sur la figure 15. Il apparaît que les feuilles juvéniles ont une capacité photosynthétique supérieure aux feuilles plus âgées et que le stress hydrique entraîne une diminution des capacités photosynthétiques plus notable chez les feuilles juvéniles.

Nous obtenons globalement les mêmes résultats pour la photosynthèse nette (voir tableau 6). Cependant, la diminution de l'activité photosynthétique provoquée par la contrainte hydrique est notable même chez les feuilles matures.

Ces résultats soulignent le fait que les effets de la contrainte hydrique sur la photosynthèse sont bien dûs à la fermeture des stomates puisqu'en se plaçant sous CO_2 saturant, c'est-à-dire en contournant la barrière stomatique, la capacité de photosynthèse des feuilles juvéniles est importante.

CONCLUSIONS

Nos résultats soulignent le fait que le manioc sous contrainte hydrique préserve, d'une manière générale, la physiologie (principalement le métabolisme carboné) de ses feuilles juvéniles. Cette stratégie apparaît être commune à tous les génotypes de manioc puisque nous avons obtenu les mêmes résultats chez un génotype différent de CM 1585-13, appelé CM 507-37. Cependant, quelques différences nous sont apparues chez cette dernière variété surtout au niveau des feuilles les plus âgées, rendant les résultats difficiles à interpréter.

Tableau 5 : Teneur en chlorophylles des feuilles selon l'étage foliaire et le niveau de stress
(en mg m⁻², moyenne \pm erreur standard*, n=10).

| | Plants témoins | Plants stressés |
|----------------------|-----------------------|------------------------|
| Feuilles juvéniles | 676 \pm 123 a,u | 617 \pm 44 a,u |
| Feuilles matures | 414 \pm 32 a,u | 774 \pm 90 a,v |
| Feuilles sénescentes | 467 \pm 82 a,u | 454 \pm 114 a,u |
| | Facteurs | p(analyse de variance) |
| | Age de la feuille (A) | 0,1036 |
| | Stress hydrique (B) | 0,1705 |
| | AB | 0.0361 |

* Les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement pour un seuil de 5 % selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé (u,v : comparaison en ligne (facteur stress hydrique) et a, b, c : comparaison en colonne (facteur âge de la feuille)).

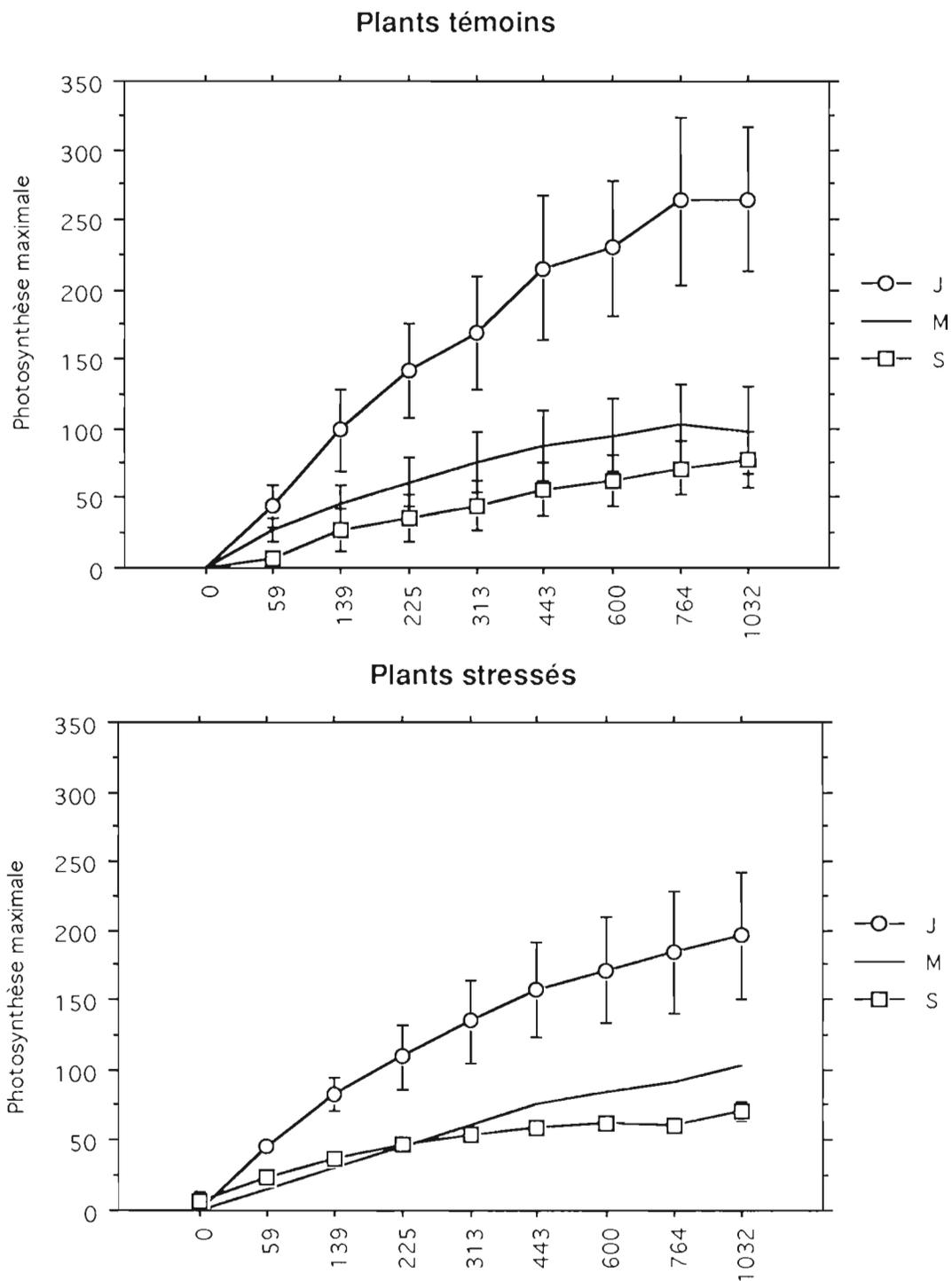


FIGURE 15 : Evolution de la photosynthèse maximale (en $\mu\text{mole h}^{-1} \text{mg}^{-1} \text{Chl}$) selon l'âge de la feuille (J : juvénile, M : mature et S : sénescente) et l'intensité d'éclairement chez les plants témoins et stressés. L'axe des abscisses représente l'intensité d'éclairement en $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Tableau 6 : Activité photosynthétique des feuilles selon l'étage foliaire et le niveau de stress (en $\mu\text{mole m}^{-2} \text{s}^{-1}$, moyenne \pm erreur standard*, n=10).

| | Plants témoins | Plants stressés |
|----------------------|-----------------------|------------------------|
| Feuilles juvéniles | 12,2 \pm 0,5 c,v | 4,0 \pm 0,9 b,u |
| Feuilles matures | 6,2 \pm 0,4 b,v | 0,7 \pm 0,4 a,u |
| Feuilles sénescentes | 2,6 \pm 0,6 a,v | 0,2 \pm 0,09 a,u |
| | Facteurs | p(analyse de variance) |
| | Age de la feuille (A) | 0,0001 |
| | Stress hydrique (B) | 0,0001 |
| | AB | 0,0002 |

* Les moyennes suivies d'une même lettre ne diffèrent pas significativement pour un seuil de 5 % selon les tests du PLSD de Fisher et du F de Scheffé (u,v : comparaison en ligne (facteur stress hydrique) et a, b, c : comparaison en colonne (facteur âge de la feuille)).

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Comme de nombreuses autres espèces végétales, le stress hydrique entraîne, chez le manioc, une diminution de la vitesse de croissance des plants. Il entraîne également une réduction de la surface foliaire et un vieillissement prématuré des feuilles matures. La conductance stomatique des feuilles est rapidement affectée par le stress hydrique. Tous ces phénomènes contribuent à la limitation de la transpiration du végétal évitant une déperdition d'eau.

L'étude de l'appareil photosynthétique, a permis d'observer que le manioc sous contrainte hydrique préserve, d'une manière générale, la physiologie (principalement le métabolisme carboné) de ses feuilles juvéniles. Cette stratégie apparaît être commune à tous les génotypes de manioc.

A titre de perspectives, il serait intéressant d'étudier les modifications de la composition des métabolites issus de la photosynthèse, des activités enzymatiques associées et de l'exportation des photosynthétats liées à la contrainte hydrique.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARCHER, B.L. 1980. Polyisoprene. Secondary plant products. Edited by E. A. Bell and B.V. Charlwood. Berlin : Springer-Verlag. 8: 309-327.

ARGUEDAS, P. & COOKE, R.D. 1982. Residual cyanide concentrations during the extraction of cassava starch. J. Food Technol. 17: 251-262.

ARIHANTANA, M.B. & BUCKLE, K.A. 1986. Effect of non-enzymic browning, starch and sugars on the total cyanide determination in cassava by an enzymic assay. J. Food Technol. 21: 189-197.

ARNON, D.I. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. Plant Physiol. 24: 1-15.

BELLOTTI, A. & KAWANO, K. 1980. Breeding approaches in cassava. Breeding plants resistant to insect. Maxwell, F.G. & Jennings, P.R. (Eds). p. 313-335.

BUTLER, G.W., BAILEY, R.W. & KENNEDY, L.D. 1965. Studies on the glucosidase "linamarase". Phytochemistry. 4: 369-381.

CIAT. 1980. Annual report. Centro Internacional de Agricultural Tropical. Cali, Colombia, South America.

CIAT. 1981. Annual report. Centro Internacional de Agricultural Tropical. Cali, Colombia, South America.

CIAT. 1985. Annual report. Centro Internacional de Agricultural Tropical. Cali, Colombia, South America.

CIAT. 1986. Annual report. Centro Internacional de Agricultural Tropical. Cali, Colombia, South America.

COCK, J.H., PORTO, M.C.M. & EL SHARKAWY, M.A. 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.

CONN, E.E. 1980. Cyanogenic compounds. Ann. Rev. Plant Physiol. 31: 433-451.

- COOKE, R.D. 1978. An enzymatic assay for the total cyanide content of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). J. Sci. Food Agric. 29: 345-352.
- COOKE, R.D. 1979. Enzymatic assay for determining the cyanide content of cassava and cassava products. Cassava Information Center - CIAT. 3: 3-14.
- COX, J.M. & WILLIAMS, D.J. 1981. An account of cassava mealybug (Hemiptera: Pseudococcidae) with a description of new species. Bull. Entomol. Res. 71: 247-258.
- DE BRUIJN, G.H. 1971. A study of the cyanogenic character of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). Mededelingen Landbouwhogeschool, Wageningen, Nederland. 71-13, 1-140 p.
- EDWARDS, G.E., SHETA, E., MOORE, B.D., DAI, Z., FRANCESCHI, V.R., CHENG, S.-H., LIN, C.-H. & KU, M.S.B. 1990. Photosynthetic characteristics of cassava (*Manihot esculenta* Crantz), a C₃ species with chlorenchymatous bundle sheath cells. Plant Cell Physiol. 31: 1199-1206.
- EL SHARKAWY, M.A. & COCK, J.H. 1984. Water use efficiency of cassava. I. Effects of air humidity and water stress stomatal conductance and gas exchange. Crop Sci. 24: 497-502.
- EL SHARKAWY, M.A., COCK, J.H. & 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. 1986. The humidity factor in stomatal control and its effect on crop productivity. In Biological Control of Photosynthesis. Marcelle, R.; Clijster, H. & Van Poucke, M. (Eds). 187-198.
- EL SHARKAWY, M.A. & COCK, J.H. 1990. Photosynthesis of cassava (*Manihot esculenta*). Expl. Agric. 26: 325-340.
- EZEALA, D.O. & OKORO, N. 1986. Processing techniques and hydrocyanic acid content of cassava-based human foods luffs in Nigeria. J. Food Biochem. 10: 125-132.
- GENTY, B., BRIANTAIS, J.M. & BAKER, N.R. 1989. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochem. Biophys. Acta. 990: 87-92.

HAMMER, G.L. 1980. Estimation of cassava leaf area by a simple, non-destructive field technique. *J. Australian Inst. Agric. Sci.* 2: 61-62.

HAHN, S.K. & WILLIAMS, R.J. (Eds). 1973. Investigations on cassava in the republic of Zaïre. Ibadan : IITA Press. 12 p.

HAVAUX, M. 1993. La fluorescence de la chlorophylle *in vivo* : quelques concepts appliqués à l'étude de la résistance de la photosynthèse aux contraintes de l'environnement. Tolérance à la sécheresse des céréales en zone méditerranéenne, Diversité génétique et amélioration variétale, Montpellier (France), 15-17 Décembre 1992. INRA (Ed), Paris (Les colloques, N° 64).

HAVAUX, M., ERNEZ, M. & LANNOYE, R. 1988. Sélection de variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf.) et de blé tendre (*Triticum aestivum* L.) adaptées à la sécheresse par la mesure de l'extinction de la fluorescence de la chlorophylle *in vivo*. 8 (3): 193-199.

HERREN, H.R. 1987. A review of objectives and achievements. *Insect Sci. Appl.* 8: 837-840.

HRUSKA, A.J. 1988. Cyanogenic glucosides as defence compounds - a review of the evidence. *J. Chem. Ecol.* 14: 2213-2217.

LE RÜ, B., IZIQUEL, Y., BIASSANGAMA, A. & KIYINDOU, A. 1991. Variations d'abondance et facteurs de régulation de la cochenille du manioc *Phenacoccus manihoti* (Hom. Pseudococcidae) cinq ans après l'introduction d'*Epidinocarsis lopezi* (Hym. Encyrtidae) au Congo en 1982. *Entomophaga.* 36 (4): 499-511.

LEUSCHNER, K. 1997. Preliminary observations on the mealybug (Hemiptera : Pseudococcidae) in Zaïre and a projected outline for subsequent work. Proceedings of the international workshop on cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat-Ferr. (Pseudococcidae) INERA, M'Vuazi-Zaïre, June 26-29 , 1977. Cotonou : IITA press. p. 15-19.

MEDARD, R. 1973. Morphogénèse du manio, *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae-Crotonoidées) : étude descriptive. *Adansonia.* 13. Série 2 : 483-494.

NEUENSCHWANDER, P. & HERREN, H.R. 1988. Biological control of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* by the exotic parasitoid *Epidinocarsis lopezi* in Africa. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B:* 319-333.

- NWANZE, K.F. 1977. Biology of the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat-Ferr. in the Republic of Zaïre. Proceedings of the international workshop on cassava mealybug *Phenacoccus manihoti* Mat-Ferr. (Pseudococcidae) INERA, M'Vuazi-Zaïre, June 26-29 , 1977. Ibadan : IITA press. p. 20-28.
- PANCORO, A. & HUGHES, M.A. 1992. In-situ localization of cyanogenic β -glucosidase (linamarase) gene expression in leaves of cassava (*Manihot esculenta* Crantz) using non-isotopic riboprobes. Plant J. 2: 821-827.
- PASSIOURA, J.B. 1980. The meaning of matrix potential. J. exp. Bot. 31: 1161-1169.
- RAWN, J.D. 1990. Traité de Biochimie. Editions Universitaires.
- SCHREIBER, U.; SCHLIWA, U. & BILGER, W. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. Photosynthesis Research. 10: 51-62.
- SILVESTRE, P. (Ed). 1973. Aspects agronomiques de la production du manioc à la ferme d'état de Mantsoumba (Rép. Pop. Congo). Paris : Editions Masson. 262 p.
- SILVESTRE, P. & ARRAUDEAU, M (Eds). 1983. Le manioc. Techniques agricoles et productions tropicales. Paris : Editions Masson. 262 p.
- STITT, M. & HELDT, H.U. 1985. Control of photosynthetic sucrose synthesis by fructose-2,6-bisphosphate. VI. Regulation of the cytosolic fructose-1,6-bisphosphate by an interaction between metabolic intermediates and fructose-1,6-bisphosphate. Plant physiol. 79: 599-608.
- TYREE, M.T. 1976. Negative turgor pressure in plant cells: fact or fallacy ? Can. J. Bot. 54: 2738-2746.
- WALKER, D. 1987. The use of the oxygen electrode and fluorescence probes in simple measurements of photosynthesis. British Library. 145 p.

ANNEXE

Les milieux utilisés pour les cultures *in vitro* contiennent pour 1 litre de milieu :

- une solution nutritive de Murashige et Skoog (mélange SIGMA) 4,3 g
 - saccharose 30 g
 - myoinositol 100 mg
 - pH ajusté à 5,6-5,8
 - Agar-agar 8 g
 - Thiamine HCl 5 ml de solution à 20 mg/500 ml
 - Pyridoxine HCl 5 ml de solution à 100 mg/500 ml
 - Glycine 5 ml de solution à 400 mg/ 500 ml.

La solution nutritive de Shive et Robbins contient :

| | | | |
|---------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-----------|
| Na NO ₃ | 0,34 g./l. | H ₃ BO ₃ | 0,57 mg/l |
| Ca C ₁₂ | 0,17 g./l. | Mn SO ₄ 4H ₂ O | 0,57 mg/l |
| KH ₂ PO ₄ | 0,21 g./l. | Zn SO ₄ 7H ₂ O | 0,57 mg/l |
| | Mg SO ₄ 7H ₂ O | 0,51 g./l. | |
| | Fe SO ₄ 7H ₂ O | 5,5 mg./l. | |

pH 5,5/6

Plusieurs études ont montré que les ravages du manioc causés par la cochenille sont plus fréquemment observés durant la saison sèche. Ceci suggère fortement que les conditions de l'environnement provoquent *via* des changements du métabolisme des modifications temporaires de la résistance du manioc à la cochenille. Dans le cadre de l'identification des mécanismes de défense de la plante à l'insecte, nous recherchons les répercussions d'un déficit hydrique sur le métabolisme carboné du manioc. Une composante de ce travail est d'étudier le fonctionnement de l'appareil photosynthétique en condition de disponibilité en eau du sol limitante.

Une étude de la caractérisation de l'état hydrique du manioc a montré que, comme chez de nombreuses autres espèces végétales, le stress hydrique entraîne, chez le manioc, une diminution de la vitesse de croissance des plants. Il entraîne également une réduction de la surface foliaire et un vieillissement prématuré des feuilles matures. La conductance stomatique des feuilles est rapidement affectée par le stress hydrique. Ces phénomènes permettent à la plante de limiter sa transpiration.

Une étude de l'appareil photosynthétique, a montré que d'une manière générale le manioc préserve la "physiologie" de ses feuilles juvéniles. Cette stratégie s'avère commune à tous les génotypes de manioc.

Mots clés : Manioc, Conductance stomatique, RWC, Potentiel hydrique, Chlorophylles, Fluorescence, Photosystème II, Photosynthèse.