

P. PREVOT

PHYSIOLOGIE  
DES PLANTES TROPICALES CULTIVEES

O.R.S.T.O.M.

1962

# PHYSIOLOGIE DES PLANTES TROPICALES CULTIVEES

PHYSIOLOGY OF TROPICAL CROPS  
DIRIGE PAR P. PREVOT  
CHEF DE LA DIVISION IV A L'O.R.S.T.O.M.

" La physiologie est la base de  
la médecine "

Claude Bernard — Principes de  
médecine expérimentale —

La physiologie végétale est une des bases de l'agronomie. La nutrition minérale des plantes, la photosynthèse, les auxines sont quelques unes des grandes découvertes qui ont profondément marqué l'évolution des recherches agronomiques.

L'étude des processus biochimiques qui contrôlent le métabolisme cellulaire, des systèmes coordinateurs qui intègrent ce métabolisme cellulaire dans l'ensemble de l'organisme, est à la base de l'analyse des réactions réciproques de l'organisme vivant et de son milieu. Ces recherches de physiologie, que l'on pourrait qualifier de "fondamentales", sont à l'origine de tous les progrès importants dans notre connaissance de la matière vivante. Ces progrès ont souvent des répercussions pratiques, imprévisibles au départ. C'est ainsi que lorsque le fils du célèbre DARWIN étudiait le géotropisme des coléoptiles, il ne pouvait soupçonner que ses recherches aboutiraient à l'utilisation des désherbants, conséquence de la découverte des auxines par WENT. Dans la recherche des "lois" qui gouvernent les fonctions fondamentales de l'être vivant, le physiologiste choisira l'organisme qui lui semble le plus favorable à ses expériences. Mais, pour le praticien, le choix de l'organisme n'est pas libre ; il lui est imposé.

Il est un aspect de la physiologie plus particulier, plus "orienté" qui présente un grand intérêt pour l'agronome comme pour le médecin : c'est celui de l'application des connaissances fondamentales à l'étude de la physiologie d'un organisme déterminé.

La connaissance de la physiologie d'une plante de culture est, avec l'étude du sol, un des éléments nécessaires à l'interprétation scientifique de l'expérimentation agronomique. Sans cette interprétation, l'expérimentation agronomique conserve un caractère empirique ; elle peut certes donner des résultats pratiques intéressants mais qui ne seront jamais que très limités. Pour aboutir à des résultats généralisables, il faut que cette expérimentation soit éclairée par une connaissance de la physiologie de la plante.

Malheureusement, les recherches sur la physiologie des plantes cultivées sont souvent encore incomplètes et fragmentaires. Cela est spécialement vrai pour les grandes cultures tropicales ; et cependant elles seraient encore plus nécessaires dans ce cas pour accélérer les progrès agronomiques dans des pays dont l'agriculture est en retard par rapport à celle des zones tempérées.

( Cette série de publications a pour but de faire la synthèse de nos connaissances sur la physiologie des plantes tropicales cultivées.

Elle débutera sous une forme modeste qui pourra éventuellement être modifiée selon le développement qu'elle prendra.

Dans une première étape, nous nous proposons de rendre compte de l'état actuel de nos connaissances. Ceci mettra en lumière les lacunes principales qu'il serait souhaitable de combler.

Il convient de préciser que nous n'avons pas l'intention de faire une monographie des recherches agronomiques sur les cultures tropicales. Notre but est moins ambitieux. Par exemple, nous ne rendrons pas compte des très nombreuses expériences de fumures minérales, malgré l'intérêt qu'elles peuvent présenter au point de vue pratique. Nous analyserons les techniques et les recherches qui apportent une interprétation physiologique aux résultats agronomiques, les études de physiologie sur la nutrition minérale.

Dans une seconde étape, nous espérons pouvoir publier des recherches originales sur la physiologie des cultures tropicales. Cette perspective dépend essentiellement des chercheurs qui nous apporteront leur collaboration.

Nous serons heureux de toute suggestion et de toute contribution que voudront bien nous apporter les spécialistes des cultures tropicales.

" Physiologie des Plantes Tropicales cultivées " sortira trois ou quatre numéros par an. Le premier numéro est consacré à la physiologie du palmier à huile.

# PHYSIOLOGY OF TROPICAL CROPS

EDITED BY P. PREVOT

HEAD OF DIVISION IV - O.R.S.T.O.M.

"Physiology is fundamental to  
the art of medicine"

Claude Bernard

"Principes de médecine expérimentale"

Plant physiology is one of the bases of agronomy. Plant inorganic nutrition, photosynthesis and auxins are some of the great discoveries that have deeply affected the development of agricultural investigations.

The study of biochemical processes governing cellular metabolism, together with the coordinating systems showing such cellular metabolism within the organism itself, is the cornerstone of any analytical work concerning mutual reactions proper to the living organism and its environment. Such physiological investigations, which may be described as "fundamental", are at the inception of any important advances in our knowledge of living matter. But this progress is often responsible for practical consequences, unpredictable at the outset. Thus, the son of the great DARWIN, when studying geotropism of coleoptiles was far from thinking that his investigations would bring about the use of weed-killers, as a consequence of the discovery of auxine by WENT. When trying to find out the "laws" governing the functions basic to any being, the physiologist will choose the organism most propitious to his experiments. But the practical man is not free to choose an organism. It is assigned to him.

However, physiology has yet another aspect of its own, befitting to a given purpose, and of major interest both to the agronomist and to the medical consultant : it materialises when basic knowledge is applied to the study of physiological conditions particular to a given organism.

Scientific interpretation of agricultural experiments requires among other things, a knowledge of the crops physiological status together with that of the soil conditions. Lacking such an interpretation, agricultural experiments would be marked by empiricism. The practical results thus achieved may be of interest, but will remain strictly limited in their scopes. If the results obtained are to find a general application, the experiments carried out should be guided by the knowledge of the crops physiological status.

Unfortunately, investigations of a crop's physiology may still be found incomplete and fragmentary. This applies particularly to the main tropical crops for which such investigations are of a more urgent character, since they have not, as yet, reached the standard of progress attained in the temperate zones.

This series of publications has as its intention the summing up of all we know about tropical crop physiology.

It will, from the start, be rather modest in form, but will remain open to any modification if so required by future developments.

We intend to begin by giving an account of the present state of our knowledge. This will reveal the main gaps which it may be desirable to fill.

It should, however, be stressed that we do not intend to provide a monography on agricultural investigations of tropical crops. Our aim is not quite so ambitious. For instance, although they may be of practical interest we will not report on the numerous experimental applications of inorganic fertilizers. We will, on the other hand, discuss methods and investigations enabling a physiological interpretation of agronomic achievements and of physiological studies referring to mineral nutrition.

At a later stage, we hope to be able to publish first hand research work on the physiology of tropical crops. The achievement of this hope obviously, lies in the hands of the research workers will to cooperate.

Any suggestions and any contributions from tropical crops experts will be gratefully received.

"Physiology of Tropical Crops" will be published three or four times a year. The first issue will be dedicated to the "Physiology of the Oil Palm".

DONNÉES RÉCENTES  
SUR LA  
PHYSIOLOGIE DU PALMIER A HUILE

PAR P. PREVOT  
CHEF DE LA DIVISION IV A L'O.R.S.T.O.M.  
DIRECTEUR DES RECHERCHES AGRONOMIQUES  
A L'I.R.H.O.

INTRODUCTION .....	7
Chap. I — Germination des graines .....	11
Chap. II — Croissance et développement Influence des conditions climatiques .....	12
Chap. III — Nutrition minérale .....	19
Chap. IV — Eau .....	22
Chap. V — Nutrition hydrocarbonnée .....	25
Chap. VI — Lipides .....	26
CONCLUSIONS	
Orientation des recherches .....	27
BIBLIOGRAPHIE .....	29

# INTRODUCTION

Cet article a pour but de faire la synthèse de nos connaissances actuelles sur la physiologie du palmier à huile. Cet objectif limité nous a amenés à ne pas développer, malgré son grand intérêt, l'aspect agronomique de l'expérimentation sur le palmier. Le lecteur trouvera l'essentiel de ces données agronomiques dans quelques publications spécialisées :

- pour l'Institut National pour l'Etude Agronomique du Congo Belge (I.N.E.A.C.), le Bulletin Agricole du Congo Belge, le Bulletin d'Information de l'I.N.E.A.C. et les Rapports Annuels ;
- pour le West African Institute for Oil Palm Research (WAIFOR) le Journal of the WAIFOR et les Rapports Annuels ;
- pour l'Institut de Recherches pour les Huiles et Oléagineux (IRHO), la revue Oléagineux et les Rapports Annuels.

Il sera aussi profitable de consulter Tropical Agriculture et The Malayan Agricultural Journal ainsi que Tropical Abstracts qui fournit une bibliographie assez complète.

Il est cependant utile de décrire très sommairement les principaux stades de la vie du palmier à huile.

Le fruit est constitué :

- d'une amande (albumen donnant l'huile de palmiste et un embryon)
- l'amande est entourée d'une coque (endocarpe)
- à l'extérieur, se trouve la pulpe (mesocarpe) dont on extrait l'huile de palme.

L'épaisseur de la coque différencie trois types : *dura* à coque épaisse, *tenera* à coque mince, *pisifera* sans coque, mais en général stérile. Il est démontré que le *tenera* est l'hybride du croisement des deux variétés *dura x pisifera*, croisement vers lequel est orientée la fourniture des semences, puisque le *tenera*, ayant moins de coque inutile que le *dura*, produit plus d'huile.

La germination commence après deux mois de mise en germe et se prolonge jusqu'à 6 mois. Les graines germées sont mises en prépépinières jusqu'au stade 2 à 5 feuilles suivant les techniques. Les jeunes plantules sont repiquées en pépinières où elles resteront de 12 à 18 mois. Elles sont ensuite mises en place dans la plantation. Le dispositif le plus employé est la plantation en triangles, la densité pouvant aller de 100 à 200 plants à l'hectare. La densité optimum dépend de nombreux facteurs (sol, pluviosité, insolation). La densité la plus employée est de 130 à 143 plants par hectare. A la sortie de la pépinière, les



premières inflorescences sont toujours mâles. Ensuite, s'installent des cycles alternés d'inflorescences femelles et mâles, séparés par des inflorescences plus ou moins hermaphodites. La récolte commence vers l'âge de 4 à 6 ans, selon les conditions de culture. Pendant les premières années, le palmier produit des régimes femelles nombreux et de poids moyen faible. Leur nombre diminue et leur poids moyen augmente jusque l'âge de 8 à 10 ans, moment où l'arbre paraît "stabilisé" vis-à-vis de son milieu. En moyenne, un palmier adulte produit deux feuilles par mois, portant chacune une inflorescence mâle ou femelle. Les feuilles sont très longues (5 à 6 m) et nombreuses (une trentaine) constituant un appareil photosynthétique important. Le stipe cylindrique peut, sur les vieilles plantations, porter la couronne à 15 m de hauteur. A l'heure actuelle, c'est le facteur de récolte (hauteur de l'arbre) qui conditionne principalement la durée de vie d'une plantation. On peut l'estimer entre 25 et 35 ans.

Après quelques informations sur la germination de la graine, nous exposerons les études récentes réalisées sur la croissance et le développement du palmier ainsi que sur l'influence des facteurs climatiques. Nous donnerons ensuite les résultats obtenus dans l'étude des trois facteurs principaux qui sont souvent limitants : la nutrition minérale, l'eau, la nutrition hydrocarbonée. Quelques mots sur les lipides, produit commercialisé, termineront cette revue. Nous tenterons enfin de dégager quelques conclusions générales pour proposer une orientation des recherches ultérieures.

# CHAPITRE I

## GERMINATION DES GRAINES

C'est un problème pratique important. On peut évaluer à 10 millions le nombre de graines (1) de palmier qui sont mises en germination tous les ans. (Trois millions pour l'I.R.H.O.). Non seulement ces graines ont une valeur marchande, mais surtout de mauvaises germinations peuvent compromettre tout un programme de plantation. Aussi, tous les Instituts s'occupant du palmier, ont-ils réalisé depuis longtemps de nombreux essais empiriques pour améliorer les techniques de germination. D'une manière générale, on obtient en six mois un pourcentage de germination voisin de 70%. Certains opérateurs "habiles" qui contrôlent parfaitement les conditions de température, d'humidité et d'aération, obtiennent 70% en quatre mois. Il y a cependant de larges fluctuations tenant aux conditions de surveillance des germoirs ou des bacs à fermentation, et aussi, semble-t-il, en rapport avec l'origine génétique des graines. Nous ne rendrons pas compte de ces nombreux essais et nous renvoyons le lecteur aux quatre articles les plus récents sur ce sujet (FERWERDA 1956 — DESNEUX 1957 — REES 1959 — DESNEUX et MALY 1960).

Un fait physiologique intéressant est mis en évidence par PECH et al (1947) ; l'abaissement périodique de la température des graines mises en germination provoque une activation de la croissance du germe.

HENRY (1951) publie une synthèse des connaissances acquises à POBE (Dahomey) sur la germination des graines de palmier : données morphologiques et expérimentales sur la graine d'Elaeis et sa germination, données pratiques sur la germination. L'auteur décrit la morphologie de la graine et l'existence d'embryons jumeaux mis en évidence par GASCON (GASCON J.P. Production naturelle de jumeaux vrais d'ELAEIS — Inédit — Rapport Annuel Station POBE 1950). Ces jumeaux pourraient constituer un matériel intéressant pour certaines études de physiologie.

Après avoir décrit la germination "moyenne" de larges populations (70 % au bout de 6 mois) l'auteur montre que certains arbres-mères ne donnent que de faibles taux de germination quel que soit le pollen (36 % dans un cas), que des lots de graines peuvent présenter une précocité de germination très élevée (90 % en 2 mois). Ces faits sont attribués à des influences d'ordre génétique. C'est un domaine qui n'a pratiquement pas été abordé et qui mériterait une étude approfondie, au point de vue cytogénétique et physiologique. Il donne les résultats d'activation de la germination par un abaissement périodique de la température d'au moins 12°C, deux mois après la mise en germination. Il compare cet effet à la vernalisation par le froid. Les recherches de HUSSEY montreront que cette hypothèse ne doit pas être retenue.

HUSSEY (1958-1959) a réalisé une étude vraiment fondamentale de la germination. Cette recherche est spécialement intéressante car, à côté de son aspect théorique, elle a abouti à des conclusions pratiques susceptibles d'améliorer considérablement les techniques de germination.

Après avoir décrit l'anatomie de la graine et les résultats des expériences empiriques antérieures, HUSSEY réalise en premier lieu des expériences sur embryons excisés, en conditions stériles. Cela lui permet de montrer que l'embryon, contrairement à ce que l'on croyait (la germination débute après 2 mois de germoir) ne présente pas de phénomène de dormance :

(1) En réalité on sème des "noix" de palmier, c'est-à-dire l'ensemble de l'endocarpe (= coque) et de la graine proprement dite (tégument, albumen, embryon).

l'embryon croît 24 heures après la mise en place. La vitesse de croissance est très lente et n'est pas améliorée en solution de WHITE où l'on peut cependant, après plusieurs semaines, obtenir de jeunes plantules de 2 à 3 cm de longueur, mais qui ne développent que des racines ou des tigelles. Les deux organes n'ont pas été obtenus simultanément. Il y aurait de très intéressantes études à faire sur la nature des substances de l'albumen qui contrôlent la croissance des organes foliaires et radiculaires. Des études préliminaires réalisées par RABECHAULT (O.R.S.T.O.M. — inédit) indiquent que la croissance radiculaire serait favorisée par la gibberelline et la croissance des feuilles par le lait de coco. HUSSEY montre que l'action de la température est très nette sur la vitesse de croissance au départ, mais disparaît ensuite, probablement par suite de l'épuisement des réserves.

Sur amandes dont on a enlevé la coque, et qui dans les conditions normales (FERWARDA 1956) montrent une longue période de latence, l'auteur étudie l'action de diverses températures et tensions en oxygène. Des expériences où les amandes subissent des traitements alternés amènent à une conclusion importante : l'action de l'oxygène ne se manifeste qu'après l'action d'une haute température ; l'oxygène doit donc agir sur un produit formé par les processus liés aux hautes températures. Le niveau de température optimum est très étroit et situé entre 38 et 40°C.

Des expériences sont conduites ensuite sur amandes ayant subi divers traitements chirurgicaux. Si l'on enlève l'opercule, la croissance de l'embryon est très rapide en présence d'oxygène. Si l'on dissèque l'amande de telle sorte que la partie médiane de l'embryon soit exposée à l'air, aucune croissance n'est observée.

Si l'on soumet des amandes à une température de 40°C à l'air pendant 6 à 8 semaines, on obtient 5 à 10 % de germination. Si, après un prétraitement, on désopercule l'amande et qu'on abaisse la température à 25-30°C, on obtient un départ très rapide de germination : 100 % sur 24 heures.

En résumé, deux facteurs principaux de la germination sont mis en évidence : oxygène et température. L'action de l'oxygène ne se marque nettement qu'après un prétraitement à haute température (38-40°C). Après un prétraitement des graines de deux mois dans l'air à 40°C ; un "flush" de germination se produit en quelques jours, de l'ordre de 30 à 70 %, lorsque les graines sont mises à une température plus basse de 25 à 30°C ; ce flush est plus intense dans l'oxygène que dans l'air. L'auteur interprète ce flush par une augmentation de l'oxygène disponible pour l'embryon (solubilité plus faible de l'oxygène aux hautes températures). L'hypothèse "Vernalisation" doit être écartée. En liaison avec la diffusion de l'oxygène, la germination est inhibée par une trop forte humidité des graines. L'optimum serait une teneur en eau des deux tiers de la quantité nécessaire à saturer des graines sèches. L'auteur décrit un dispositif permettant la germination sans substrat, dans des récipients couverts d'une mince feuille de polyéthylène.

REES (1959) étudie l'effet du refroidissement des graines. Sous des conditions optimales de température et de taux d'humidité des graines, une période de 70 à 80 jours de prétraitement à 39,5°C suffit pour permettre 15 jours plus tard une très bonne germination (plus de 80 %) des graines lorsqu'elles sont refroidies à la température ambiante (25-28°C). La teneur en eau a une grande importance, ce qui amène l'auteur à supposer, qu'en plus des effets température-oxygène mis en évidence par HUSSEY, il y aurait une troisième réaction faisant intervenir l'eau. Ceci amène REES (1959) à décrire la mise au point d'un germoir pour traiter de grandes quantités de graines. Le point délicat de la technique reste encore le maintien des graines à un taux d'humidité optimum, problème bien plus difficile à résoudre pratiquement pour la germination de centaines de milliers de graines que dans les conditions expérimentales.

Les recherches de HUSSEY sont un bel exemple de l'intérêt des études de physiologie orientées sur un problème pratique. Les facteurs principaux de la germination sont maintenant connus, et l'étrange effet d'activation du froid, découvert empiriquement en 1947, est expliqué : ceci doit permettre la mise au point de techniques qui ramèneront de 6 à 3 mois la durée de germination. Ce regroupement des germinations présente un grand intérêt pratique

car, outre l'économie qu'il réalise, il permet de raccourcir les temps des mises en prépé-  
pinières et surtout d'obtenir, pour les plantations, un grand nombre de plantes plus homo-  
gènes. Il n'est pas douteux que la recherche empirique, orientée par ces données fondamentales,  
permettra d'améliorer considérablement les techniques de germination et même de plantation.

Il reste évidemment encore de nombreux problèmes à résoudre, et notamment le rôle des  
substances de réserve de l'albumen. Ce point a été abordé par BOATMAN et CROMBIE (1958)  
dans l'étude du métabolisme lipidique. Nous en reparlerons dans le chapitre consacré à ce sujet.  
L'étude du rôle des inhibiteurs et des activateurs de croissance n'a été qu'ébauchée, les  
résultats de HUSSEY et HENRY à ce sujet étant trop sommaires. Enfin, le problème de l'in-  
fluence génétique sur la germination et plus spécialement l'importance des phénomènes de  
comptabilité entre géniteurs n'ont été qu'abordés.

## CHAPITRE II

### CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT — INFLUENCE DES CONDITIONS CLIMATIQUES

La description de la croissance et du développement est à la base des recherches de  
physiologie sur les plantes de culture. Pour apporter les données scientifiques nécessaires  
à l'interprétation des actions réciproques entre la plante et son milieu, il faut connaître  
au préalable le déroulement des phénomènes morphologiques qui expriment les modifications  
physiologiques de l'organisme. On pourra ensuite aborder l'étude des processus physiolo-  
giques qui contrôlent la morphogénèse.

Les recherches sur la croissance et le développement du palmier sont encore pratiquement  
restées au premier stade descriptif. Elles ont apporté des données intéressantes qui pourront  
servir de base à des études physiologiques plus approfondies ; elles ont aussi été utilisées  
pour tenter l'interprétation d'un problème très complexe : l'influence des conditions clima-  
tiques sur les rendements.

BERNAERT et VANDERWEYEN (1941) comparent les caractères biométriques des feuilles  
et des fruits pour les variétés *dura*, *pisifera* et leur hybride *tenera*. *Dura* et *tenera* ont des  
caractères végétatifs identiques, alors que le *pisifera* fait preuve d'un développement végé-  
tatif plus vigoureux. Les auteurs considèrent que cette différence n'est pas due au fait de  
la non production de régimes par le *pisifera*, puisqu'ils constatent une supériorité du *pisifera*  
bien avant l'entrée en production ; à 18-20 mois de plantation, on observe déjà un dévelop-  
pement végétatif plus important pour le *pisifera*. Les auteurs concluent que cette différence  
serait d'ordre génétique et s'accentuerait avec l'âge par suite de l'avortement des régimes.  
L'étude des caractéristiques du régime et du fruit, notamment l'épaisseur de la coque, permet  
aux auteurs de démontrer que le *tenera* est l'hybride du croisement *dura* x *pisifera*. Cette  
conclusion devait avoir des conséquences capitales pour la poursuite de l'amélioration du  
palmier.

HENRY (1943) décrit l'anatomie de la feuille. Il ne trouve pas de stomates sur l'épi-  
derme supérieur, alors que KOVACHICH (1954) avait signalé la présence de stomates beau-  
coup moins nombreux sur la face supérieure, pour des palmiers d'un an. La feuille présente  
un tissu palissadique bien développé. Le pétiole a un tissu chlorophyllien très mince, sépa-  
ré du parenchyme interne par un anneau continu de faisceaux libéro-ligneux dont les gaines  
fibreuse sont soudées, et qui donnent sa rigidité au pétiole.

Ensuite (1945), il fait une étude anatomique et cytologique de la graine au repos (dans  
l'albumen, description des grains d'aleurone et existence d'aiguilles cristallines lipidiques  
que l'on ne retrouve pas dans l'embryon). Il décrit aussi la mitose somatique (36 chromo-  
somes — différences morphologiques entre chromosomes).

HENRY (1947) analyse sommairement la biologie florale de diverses espèces de la famille des palmiers. Après avoir montré la diversité extrême dans la distribution des sexes de ce groupe végétal qui compte environ 140 genres, l'auteur conclut qu'"on ne sait rien ni sur le déterminisme du sexe chez ces plantes, ni sur les facteurs internes qui entrent en jeu dans la pollinisation et la fécondation ou dans les faits de parthenocarpisme."

HENRY (1948) étudie des palmiers qui, à l'aisselle de leurs feuilles, donnent des bourgeons foliaires au lieu des bourgeons sexués normaux. Il les appelle "palmiers vivipares". Cependant, ces palmiers peuvent porter aussi des inflorescences mâles anormales, donnant un pollen viable. Sur certains palmiers vivipares, on observe aussi parfois des inflorescences femelles anormales. Ces bourgeons végétatifs peuvent être bouturés. Dans les racines, on observe assez fréquemment des cellules binucléées ce qui pourrait indiquer que la mutation "viviparite" est due à l'action d'un virus. Le caractère viviparite semble héréditaire. Dix ans après HENRY dont il ignorait les travaux, DAVIS (1959) décrit aussi un palmier "vivipare", dont les bourgeons foliaires, isolés de la plante, ont produit des fleurs et des fruits.

FREMOND et ORGIAS (1952) font une étude biométrique du système racinaire de palmiers âgés de 11 ans. Toutes les racines ont été progressivement isolées et mesurées. Un arbre a montré une longueur totale de racines de premier ordre de plus de 2 km (environ 20 000 racines primaires). Ces racines portaient environ 100 000 racines secondaires et celles-ci environ 700 000 racines de troisième ordre. Ceci donne une idée de l'énorme surface du système racinaire. La grande masse de ces racines est localisée entre 5 et 35 cm de profondeur. La plus forte densité de racines secondaires a été trouvée à 3 m du stipe. Ceci amène les auteurs à préconiser un placement superficiel de l'engrais, à l'extérieur d'un cercle de 2 m de rayon. YAMPOLSKY (1922) avait donné une description du système racinaire insistant sur l'existence de chambres aërières et de pneumathodes.

PURVIS (1956) décrit la structure anatomique de la racine : hypoderme épais, fibres corticales séparées d'un endoderme lignifié et de la stèle par un parenchyme lacunaire. Etant donné la lignification rapide des racines, il semble que l'absorption s'effectue principalement par les jeunes radicules, et surtout les racines de 4ème ordre qui ne se lignifient pas ; les racines forment aussi les pneumathodes. La répartition des racines dans le sol est étudiée : les racines primaires vont rarement en dessous de 1 m (sauf quelques racines "de fixation" qui descendent profondément dans le sol), les radicules forment un feutrage dense en surface. La majorité des racines sont près de l'arbre ; on trouve aussi une forte concentration racinaire à l'aplomb de la couronne. De trop fortes concentrations d'engrais inhibent la croissance racinaire ; au contraire, des concentrations non toxiques stimulent cette croissance.

BACHY (1954) réalise une étude de la croissance des feuilles et inflorescences par la méthode de dissection des arbres. Cette méthode qui devait être reprise par d'autres chercheurs (HENRY, BROEKMANS, BREDAS et SCUVIE) consiste à numéroter et à mesurer les feuilles et inflorescences dans l'ordre de leur apparition. On obtient ainsi un "instantané" de l'état de ces organes à divers stades de leur croissance. Il est possible de relier ces stades entre eux pour obtenir des courbes de croissance qui ont la forme typique des courbes de Sachs.

En 1955, HENRY publie trois notes préliminaires sur l'étude de la feuille du palmier. Ces recherches ont été reprises dans sa thèse (1957) qui apporte une contribution importante à nos connaissances sur le palmier à huile.

Dans celle-ci, dont certains chapitres ont fait l'objet de publications ultérieures (1958-1961), HENRY fait l'historique des recherches anatomiques et morphologiques réalisées sur divers palmiers. Pour le palmier à huile, ces études sont rares depuis le remarquable travail de YAMPOLSKI (1922) qui a minutieusement décrit la germination et l'aspect des feuilles en voie de formation. La publication de YAMPOLSKI, qui contient de multiples observations de détail, doit être lue par tout chercheur qui s'intéresse à la physiologie du palmier.

HENRY décrit ensuite la germination et signale que la digestion de l'albumen par le suc n'est terminée que 4 mois après la germination. Ceci montre l'importante contribution des réserves de l'albumen dans la croissance de la jeune plantule.

Il fait une étude détaillée, étayée par la biométrie et l'allométrie de la croissance et du développement du jeune plant, de la germination à la phase sexuée. Une recherche semblable était réalisée simultanément à la Station I.R.H.O. de Pobé (Dahomey) par WORMER (1958) sur le même matériel végétal.

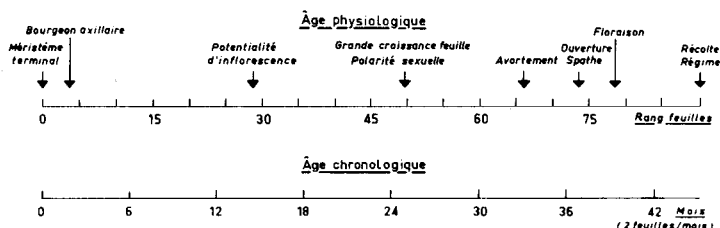
En chambres conditionnées, HENRY a étudié l'influence de la température sur de jeunes plantules. Une température de 15°C inhibe totalement la croissance ; on peut la considérer comme sub-léthale. A 25°C, la croissance est 7 fois plus rapide qu'à 17,5°C. Ces observations préliminaires demanderaient à être développées car elles démontrent, contrairement à une opinion souvent admise, que, malgré les faibles amplitudes de variation de la température en zones tropicales, ce facteur joue un rôle important dans la croissance de la plante. Nous avons pu montrer par exemple (Rapport Annuel I.R.H.O. 1958 p. 24) que la croissance de l'inflorescence est en corrélation étroite avec la température ( $r = + 0,87***$ ).

HENRY réalise ensuite une étude particulièrement importante sur la croissance et le développement des organes dans la plante adulte.

Pour la première fois, il donne une description précise, accompagnée de microphotographies du bourgeon et du méristème terminal du palmier. Des expériences de traumatisme montrent qu'après une période de croissance anormale, l'apex se reconstitue à partir des tissus restés sains. Ceci, pensons-nous, pourrait expliquer la résistance des jeunes palmiers aux attaques d'insectes. On constate souvent en effet que, dans de jeunes plantations, des palmiers qui manifestent, dans leur "désordre" foliaire, une attaque d'insectes (Oryctes par exemple) finissent par se rétablir.

L'auteur décrit en détail la formation et la croissance du "stipe" du palmier. Nous en retiendrons les points suivants. Pendant les deux ou trois premières années, le stipe croît en épaisseur, la croissance longitudinale est très réduite. Ensuite, l'accroissement transversal fait place à un accroissement longitudinal régulier, qui ne cessera qu'avec la mort de l'arbre. Dans des conditions normales (1), le diamètre du stipe du palmier restera constant et sera déterminé par le diamètre atteint lorsque la croissance transversale fait place à la croissance longitudinale. Ceci démontre l'intérêt de placer le jeune palmier dans des conditions de croissance aussi favorables que possible puisque ses possibilités de croissance transversale dans le jeune âge pourront avoir une répercussion sur toute l'histoire ultérieure de l'arbre. Il y aurait intérêt, croyons-nous à réaliser des études anatomo-physiologiques au sujet de l'influence de divers facteurs externes sur le comportement du jeune plant jusqu'au stade début de croissance longitudinale du stipe. Il faut signaler aussi que la formation d'amidon semble être la première manifestation de la différenciation qui s'opère à partir de l'apex. Le stipe de palmier constitue vraisemblablement un organe de réserve important pour la nutrition hydrocarbonée et peut-être aussi pour la nutrition minérale. Il y aurait à ce sujet d'utiles recherches à réaliser, qui pourraient expliquer la rémanence d'action pendant plusieurs années d'une fumure potassique appliquée une seule fois (I.R.H.O. — Rapport Annuel 1954 p. 40 — CHAPAS et BULL 1956).

Pour étudier la croissance et le développement du palmier adulte, HENRY procède à la dissection de l'appareil aérien de nombreux palmiers âgés de plus de 15 ans. Cette dissection va des feuilles les plus basses jusqu'au méristème terminal. Chaque organe est mesuré (feuilles : limbe et pétiole ; bourgeons axillaires : spathe externe et interne, inflorescence). Ces observations permettent de tracer l'histoire du palmier depuis l'ébauche de la feuille n°1 (juste après le point végétatif) jusqu'à la dernière feuille. Ces observations sont résumées dans le schéma ci-dessous.



(1) Dans des conditions défectueuses (manque de lumière ou carence minérale, par exemple) le diamètre du stipe peut diminuer.

L'évolution de la croissance des divers organes a été étudiée. Elle montre une courbe classique de Sachs : croissance très lente, grande période de croissance, plateau. L'ontogénèse de la feuille et la structure anatomique de la feuille adulte sont décrites. Les premiers stades du développement du bourgeon axillaire floral montrent que la détermination morphologique du sexe, même sur coupe histologique, ne peut être précisée qu'au niveau de la feuille 50.

Dans un dernier chapitre, HENRY analyse la formation des gamétophytes et de la graine. Ces points ne seront pas examinés ici.

BROEKMANS (1957) évalue la réceptivité des fleurs femelles à 36 et 48 h ; les fleurs s'ouvrent d'abord à la base de l'inflorescence ; en général, toutes les fleurs s'ouvrent en 24 h, mais on peut encore trouver des fleurs réceptives après une semaine. Il peut arriver que les fleurs d'une inflorescence ne s'ouvrent pas. L'auteur conseille de réaliser une pollinisation trois jours consécutifs, ou si on manque de pollen, au moment où la majorité des fleurs sont ouvertes. La réduction du pourcentage de fruits fécondés est due principalement à une mauvaise viabilité du pollen. L'auteur suggère de conserver le pollen au froid (5°C), à une humidité de 25-30 %.

Dans un autre article, BROEKMANS (1957) analyse les observations phénotypiques faites au WAIFOR (Nigéria) pendant de nombreuses années.

Il fournit un grand nombre de données utiles sur la croissance et le développement : le nombre de feuilles produites par an augmente jusqu'à l'âge de 6 à 7 ans ; il diminue ensuite pour se stabiliser à 20-24 feuilles par an.

- Le *dura* produit un peu moins de feuilles que le *tenera*, et lui-même moins que le *pisifera* ; la production de feuilles est moins rapide en zone sèche ; la production de feuilles est beaucoup moins forte en saison sèche.
- L'avortement des inflorescences est élevé dans le jeune âge ; ensuite, il atteint environ 10 % ; il est plus important chez le *dura* que le *tenera* ; il semble que la sécheresse augmente le taux d'avortement. L'avortement se produit au début de la période de grande croissance de l'inflorescence, ce qui est conforme aux résultats de HENRY. On peut signaler aussi que l'avortement, pour des raisons pathologiques, se produit au même stade (BACHY 1954).
- Le "sex-ratio" (rapport du nombre d'inflorescences femelles au nombre total d'inflorescences) est très élevé vers 5-6 ans ; il diminue ensuite avec l'âge. Il est plus élevé chez le *pisifera* que chez le *tenera*, lui-même plus fort que le *dura* (1) ; les variations du sex-ratio sont très fortes entre lignées différentes ; (On peut ajouter qu'elles sont très fortes entre palmiers de la même lignée, et pour un même palmier selon les années) ; les comptages d'inflorescences visibles montrent que le sex-ratio subit de larges fluctuations saisonnières : maximum en mars (fin de la saison sèche) et minimum octobre (fin de la saison des pluies).

La dissection de palmiers de 17 ans et le nombre de feuilles produites par an (de 22 à 24) lui permettent de chiffrer approximativement le temps qui sépare différents stades : 24 mois entre l'initiation du bourgeon axillaire et l'ouverture des folioles de la feuille, 33 mois entre l'initiation du bourgeon et l'anthèse.

Il estime que 24 mois s'écoulent entre la différenciation sexuelle et l'anthèse ; ce seraient donc les conditions de la saison sèche (forte insolation) antérieures de deux ans qui influencent le sex-ratio. Mais HENRY (1957) a montré que, morphologiquement, les coupes anatomiques ne permettent pas de distinguer le sexe des inflorescences avant la 45ème ou 50ème feuille comptée à partir du méristème terminal, c'est-à-dire 15 mois avant la floraison. Cependant les potentialités sexuelles du bourgeon axillaire (sans différenciation morphologique des sexes) apparaissent 24 mois avant l'anthèse, ce qui correspond à l'hypothèse de BROEKMANS.

(1) Ceci confirme les données de BEIRNAERT et VANDERWEYEN (1951)

Il serait important de déterminer, par des cultures d'ébauches florales ou par des études histochimiques, à partir de quel stade le sexe du bourgeon est orienté physiologiquement. Ceci aiderait à comprendre les causes de cette différenciation et permettrait une étude de corrélations entre facteurs climatiques et production sur des bases plus scientifiques. HENRY (1957) a réalisé quelques cultures de bourgeons axillaires. L'addition au milieu de KNOP d'extraits de méristèmes d'Elaeis s'est montrée favorable.

Ce "sex-ratio" est sous la dépendance de facteurs internes, probablement "hormonaux", dont l'action peut être modifiée par des facteurs externes. BEIRNAERT (1935) avait supposé qu'un rapport carbohydrates/substances minérales élevé aurait une influence féminisante. BROEKMANS adopte cette hypothèse et relie la différenciation sexuelle, c'est-à-dire la détermination du "sex-ratio", aux conditions d'ensoleillement et de pluviosité.

WORMER (1958), réalise simultanément avec HENRY (1955) une étude sur la croissance et le développement de jeunes plants en pépinière.

L'action de facteurs écologiques tels que densité de repiquage, intensité de l'ensoleillement, saison sèche et concurrence mutuelle pour la lumière est apparue clairement dans l'étude de la croissance relative calculée par la formule de WATSON. Le rendement de l'énergie utilisée par la photosynthèse en partant de l'énergie apportée a pour ordre de grandeur 1,5 %.

HENRY (1959) étudie l'action de divers facteurs (température, lumière, hydratation, vide) sur la conservation de la vitalité du pollen. L'action de la température est prépondérante. A 3°C, le pollen a encore une germination de 80 % après 6 mois, en ampoule scellée où l'on a fait le vide.

SPARNAAJ (1960) montre comment l'analyse des "composantes de la production" (nombre de feuilles, sexualisation des inflorescences, avortements, nombre et poids moyen des régimes) peut être utilisée dans l'étude des expériences agronomiques et apporter ainsi une interprétation supplémentaire aux résultats de récolte. Cette analyse suppose de nombreuses observations phénotypiques qui, en général, ne sont pas réalisées par manque de moyens. Les observations de BROEKMANS (1957) sur la croissance et le développement sont confirmées.

BREDAS et SCUVIE (1960) utilisent la même méthode de dissection que HENRY et BROEKMANS pour tracer les courbes de croissance des feuilles et des inflorescences. Comptés en nombre de feuilles à partir du méristème, les divers stades se placent à des époques comparables chez HENRY et BREDAS bien que les conditions écologiques et le matériel végétal soient très différents.

	BREDAS	HENRY
Sexualisation de l'inflorescence	43	50
Avortement	63	67
Floraison	79	78
Récolte du régime	86	89

(Age en nombre de feuilles à partir du Méristème)

#### INFLUENCE DES FACTEURS CLIMATIQUES

Divers auteurs ont étudié l'influence des conditions climatiques sur les variations de la production. Le rendement est égal au nombre de régimes (1) x poids du régime (2). Le premier facteur dépend pour une grande part de la différenciation sexuelle, c'est-à-dire d'une influence climatique assez lointaine (24 à  $\pm$  30 mois). Le second facteur dépend surtout des conditions écologiques qui règnent au cours de la période "fécondation-maturité des régimes". On trouvera un bon résumé de ces travaux dans l'article de BREDAS et SCUVIE (1960). Nous ne rapporterons ici que les travaux les plus récents.



En 1948, DEVUYST calcule une corrélation pluviosité — rendement, en supposant, à juste titre, que les hauteurs d'eau totales ne sont qu'une indication peu sûre. Il prend en considération les pluies "utiles" définies arbitrairement comme les pluviosités mensuelles inférieures à 300 mm. Il trouve ainsi une bonne corrélation rendements → pluies "utiles" de 12 mois décalées de 33 mois par rapport à l'année considérée. Il serait utile de définir plus objectivement ces pluviosités "utiles", par exemple en s'appuyant sur la méthode stomatique qui permet d'estimer l'évolution des réserves en eau du sol (WORMER et OCHS 1957). Ces recherches devraient être réalisées en tenant compte du type de sol.

L'I.R.H.O. (Rapport Annuel 1957 p. 68-69) a calculé les corrélations entre production et hauteur de pluie tombée pour des périodes variables précédant la récolte. De bonnes corrélations ont été trouvées ; par exemple, à Pobé on a trouvé une corrélation très significative entre rendements et pluies tombées de 24 à 0 mois avant la récolte.

Malheureusement, ces corrélations ne sont qu'empiriques et peuvent être retrouvées pour des périodes variables. Les recherches sur le développement, et tout spécialement sur les stades de différenciation sexuelle et d'avortement des inflorescences (HENRY 1957, BROEKMANS 1957, BREDAS et SCUUVIE 1960) permettent une analyse plus scientifique de ces relations.

C'est ainsi, comme nous l'avons vu, que BROEKMANS (1957) relie la période de forte production d'inflorescences femelles à la saison sèche antérieure de 2 ans, moment où se ferait la différenciation sexuelle (rapport C/N élevé). Par contre, une saison sèche se produisant à l'époque de croissance active des inflorescences augmenterait le taux d'avortement. Ceci permet d'interpréter le cycle annuel de production du palmier. Il trouve aussi une bonne corrélation entre les rendements annuels et la pluviosité de la saison sèche qui précède l'année de récolte de 2,5 ans.

HAINES (1958) met en évidence deux cycles naturels de production : un long cycle de 5 ans, un autre cycle plus marqué de 3 ans. Il suppose que le premier cycle de 5 ans serait lié au fait qu'une forte production d'inflorescences femelles influencerait vers le sexe mâle les embryons de fleurs formés à cette époque ; il évalue à 2,5 ans l'intervalle entre l'initiation sexuelle et la maturation de l'inflorescence. Il pourrait donc y avoir inversion sexuelle tous les 2,5 ans, ce qui donnerait un cycle femelle important et une forte production tous les 5 ans. Le cycle de 3 ans, qui se superpose au premier, résulterait d'une interaction entre les saisons et les phases du développement de l'inflorescence. Comme les saisons ont un cycle assez régulier de 12 mois et que les réapparitions de cycles femelles sont séparées par 9 à 10 mois, on peut imaginer l'installation d'un mouvement "oscillant" donnant une augmentation ou une diminution régulière des rendements et dont la période est de quelques années. Ainsi un cycle de 12 mois, superposé à un cycle de 9 mois, produit un mouvement oscillant dont la période est de 36 mois.

BREDAS et SCUUVIE (1960) font une analyse des données biométriques accumulées à Yangambi sur 3 populations de 40 palmiers depuis 1955. Les 25 000 données annuelles furent interprétées sur cartes perforées. Les auteurs conclurent que la sexualisation des inflorescences serait influencée par le climat agissant 40 mois avant la récolte des régimes (BROEKMANS estime cette période à 30 mois) et que l'avortement dépendrait en grande partie de la sécheresse 19 mois avant la maturité. La meilleure évaluation du climat est donnée par le déficit moyen de saturation.

HEMPTINE et FERWERDA (1961) arrivent à une conclusion qui peut paraître surprenante : ils trouvent une corrélation négative entre rendements et pluies décalées de 31 mois — et une corrélation positive moins importante entre rendements et pluies décalées de 12 mois. La corrélation négative pourrait s'interpréter par l'hypothèse de BROEKMANS : diminution de photosynthèse et nutrition minérale plus forte (rapport C/N faible) se produisant à l'époque de sexualisation, 30 mois avant la récolte.

Enfin, MICHAUX (1961) tente comme BROEKMANS d'interpréter le cycle saisonnier de production du palmier. L'auteur compare les fluctuations de rendements en nombre de régimes au cours de l'année, avec diverses composantes du climat, pour huit stations différentes. Sa méthode est basée sur l'établissement de cycles moyens qui permettent d'amortir les fluctuations annuelles. Il trouve un rapport  $\frac{I}{Pu}$  (I = heures d'insolations — Pu pluies utiles = pluies li-

mitées à un total de 400 mm pour deux mois consécutifs) qui lui permet de rendre compte des particularités des cycles de production de chacune des huit stations étudiées. L'originalité de cette étude est de mettre en rapport le cycle annuel de production avec un facteur dont la prise en considération avait été négligée: la température et (ou) l'insolation. MICHAUX écrit : " le palmier subirait donc, comme la plupart des végétaux pérennes, une période d' "hivernage" provoquée par :

1. une baisse de température, et ou
2. un défaut relatif d'insolation d'autant plus marqué que la pluviosité utile est plus importante". Cette conclusion s'accorde bien avec l'hypothèse de l'effet d'un rapport C/N sur la différenciation des sexes.

En guise de conclusion de ce long exposé des recherches sur la croissance et le développement, on peut dire que si l'essentiel a été décrit par divers auteurs, il n'y a pratiquement pas eu d'étude expérimentale (sauf la recherche préliminaire de HENRY au sujet de l'action de la température) ni sur l'influence des facteurs externes, ni sur l'étude des processus physiologiques.

Pour l'étude des facteurs climatiques, les auteurs ont établi des corrélations valables pour une ou deux situations données. Seul MICHAUX a proposé une généralisation pour des zones climatiques aussi diversifiées que la Malaisie ou le Dahomey. Le problème des relations entre climat et production est extrêmement complexe. Comme le dit BERNARD (1950) " ce problème est le plus complexe qui soit posé en écoclimatologie, car les fluctuations d'une plante pérenne comme le palmier, résultent de l'intégration cumulative par le végétal d'un complexe d'évolution de facteurs physiques, chimiques et biologiques".

Pour les facteurs internes, nous avons vu que l'époque de différenciation sexuelle n'est pas précisée, que le palmier manifeste des phénomènes de changement de sexes y compris de l'hermaphroditisme et parfois la transformation des bourgeons floraux en bourgeons végétatifs (palmiers "vivipares"), dont le déterminisme est absolument inconnu. De plus, l'histoire antérieure de l'arbre doit nécessairement intervenir à l'époque de la différenciation des sexes, de la croissance des feuilles et des inflorescences, de l'avortement des inflorescences, de la maturation des régimes. Si l'on pense qu'il s'écoule plus de 40 mois entre l'apparition de l'ébauche florale et la récolte du régime, on conçoit combien il est difficile d'interpréter l'action de facteurs fluctuants comme la nutrition minérale, la pluviosité, la température, l'insolation.

Il y aurait, croyons-nous, deux catégories de recherches à entreprendre :

1. *Des recherches de laboratoires*, précisant sur de jeunes plantes l'action de divers facteurs externes, pour déterminer des seuils "critiques" au-dessous desquels la croissance est fortement inhibée. On pourrait poursuivre les recherches commencées par HENRY sur la culture in vitro des bourgeons axillaires, pour déterminer le stade de différenciation physiologique des sexes et tenter d'orienter cette différenciation. Des recherches histochimiques pourraient apporter d'utiles indications.

2. *Des expériences aux champs*

Nous reprenons ici une suggestion faite lors de notre visite de Yangambi en 1960 — et que les circonstances politiques ont malheureusement fait avorter. Ce serait de réaliser, sur des stations diverses, une Expérience Internationale où un même matériel végétal serait planté dans des conditions climatiques variées. Il a été suggéré de réaliser une expérience densité-fumure minérale qui permettrait l'étude des principaux facteurs écologiques. De nombreux paramètres (croissance, développement, diagnostic foliaire, ouvertures stomatiques, analyses de sol, etc.) seraient mesurés en même temps que les facteurs climatiques, dans des conditions standard. On accumulerait ainsi des renseignements dont l'interprétation serait susceptible d'apporter des informations aussi utiles que celles que l'on a obtenues par l'Expérience Internationale, mise en plan en 1950 pour l'amélioration du palmier.

# CHAPITRE III

## NUTRITION MINERALE

Les expériences de fumure minérale sont très nombreuses. Elles ne seront pas rapportées ici et l'on pourra en trouver un résumé dans l'article de MAY (1956). La revue Oléagineux et les Rapports Annuels de l'I.R.H.O. rendent compte des résultats spectaculaires obtenus en Côte d'Ivoire et au Dahomey.

Les recherches de nutrition minérale ont été orientées dans le but d'apporter une interprétation aux résultats de fumure ou de fournir une technique susceptible de diagnostiquer les carences et par conséquent d'orienter dans le choix des formules de fumure. Deux méthodes principales ont été utilisées : la description visuelle des symptômes de carence et le diagnostic foliaire.

La méthode des symptômes de carences est bien connue et a été spécialement développée par les travaux de l'école de Long Ashton (WALLACE). Elle a l'avantage de la simplicité lorsque les symptômes sont bien identifiés. Elle présente un certain danger, des symptômes semblables pouvant indiquer des carences différentes et, par contre, la même carence pouvant provoquer des symptômes différents sur diverses plantes. Elle demande donc une mise au point minutieuse pour chaque culture.

Sur palmiers adultes BULL (1954) décrit, sous le nom de "orange frond disease", les symptômes d'une déficience magnésienne. Une coupe histologique dans la feuille montre la dégénérescence des chloroplastes qui prennent une teinte orange. L'injection de magnésium dans la feuille fait disparaître les symptômes. Les teneurs en Mg sont plus faibles dans les feuilles chlorosées. L'application au sol de 4,5 kg de sulfate de magnésium fait disparaître les symptômes en 9 mois.

Les divers symptômes de carence ont été décrits sur de jeunes plants, que l'on faisait croître sur des solutions carencées en l'un ou l'autre élément comparativement à une solution complète.

BROESHART et al. (1957) décrivent en détail les symptômes de déficience en N, S, K et Mg, sur des plantes d'un ou deux ans. Les auteurs n'ont pas réussi à induire des symptômes de carence en P et Ca, probablement parce que leur sable n'était pas lavé au HCL.

BULL (1961) fait une description détaillée, accompagnée de planches en couleur, des symptômes de déficience en éléments majeurs (N, P, S, K, Ca, Mg) sur de jeunes plantes cultivées en solutions nutritives sur sable purifié à l'acide. Les symptômes en général correspondent à ceux décrits par BROESHART et al. (1957) sur plants d'un à deux ans ; ils comportent en plus les symptômes pour P et Ca (BULL 1958).

BULL (1961) décrit aussi, par la même technique, (des précautions spéciales ont été prises pour la purification du sable, de l'eau et des produits chimiques) les symptômes de déficience en Fe, B et Mn. Il est dommage que l'auteur ne donne pas simultanément les teneurs en éléments des plantes.

Ces études préalables, très intéressantes, demandent à être approfondies. Il conviendrait de créer divers degrés de carence, de déterminer les teneurs des feuilles en éléments minéraux et de compléter la description des symptômes par une étude histologique et histo-chimique des feuilles et d'autres organes. On pourrait aussi étudier les symptômes provoqués par des carences multiples. (Voir BROESHART 1957).

Les symptômes visuels de carences résultent de troubles profonds dans le métabolisme ; le symptôme le plus fréquent est la décoloration du limbe, c'est-à-dire la destruction ou le manque de synthèse de la chlorophylle (voir BULL 1954). Il est certain que divers éléments minéraux interviennent différemment dans ce phénomène et il y aurait à ce sujet d'utiles études à entreprendre.

Mais la plante souffre de déficiences qui diminuent le rendement bien avant l'apparition des symptômes. L'analyse chimique peut révéler les déficiences avant qu'elles ne se manifestent visuellement. D'une manière générale, mais non absolue, c'est la feuille que l'on analyse. Le diagnostic foliaire, mis au point pour la première fois en France par LAGATU et MAUME (1924), est utilisé pour de nombreuses cultures. Son but est double : apporter une interprétation physiologique à l'expérimentation agronomique, orienter dans le choix des formules de fumure minérale par la détection des déficiences.

Sur le palmier à huile, CHAPMAN et GRAY (1949) ont mis au point la méthode en analysant l'évolution des teneurs (N, P, K, Mg) selon le rang de la feuille, la position de la foliole sur la feuille, la position du fragment prélevé sur une même foliole. Cette étude a servi de base à la standardisation du mode de prélèvement. A l'I.R.H.O., la méthode standard consiste à prélever 4 folioles de la zone centrale de la 17ème feuille, comptée à partir de la première feuille ouverte. Sur chaque fragment, on élimine deux millimètres marginaux et la grosse nervure centrale, qui est un organe de translocation (I.R.H.O.-1958).

Ce mode de prélèvement n'a pas été adopté par tous les chercheurs. C'est ainsi qu'à YANGAMBI (I.N.E.A.C. — communication personnelle) on n'élimine pas la nervure centrale, dont les teneurs sont cependant très différentes de celles du limbe (résultats I.R.H.O. — Rapport Annuel 1961). BROESHART (1955) à Yalingimba (Congo ex-Belge) utilise la plus jeune feuille complètement ouverte à partir de la fronde ; COULTER (1958) en Malaisie emploie la même technique que CHAPMAN.

Divers auteurs ont complété l'étude de CHAPMAN et GRAY sur l'influence du rang de la feuille (BROESHART 1955 — COULTER 1958 — PREVOT et PEYRE 1958). D'une manière générale, comme cela est classique, on constate une diminution des teneurs en N, P, K et une augmentation des teneurs en Ca, Mg lorsque le rang de la feuille augmente. Pour N, cependant, les teneurs sont plus faibles dans la feuille la plus jeune (n° 1) que dans la feuille 9. Pour Mg, la carence s'accompagne souvent d'une inversion de gradient (PREVOT 1958). Ces évolutions se retrouvent dans l'ensemble si l'on étudie le vieillissement d'une même feuille (SCHEIDECKER et PREVOT 1954).

SCHEIDECKER et PREVOT (1954) et COULTER (1958) trouvent une influence significative de l'heure de la journée sur les teneurs. Les variations avec l'âge du palmier et l'époque de l'année ont été étudiées par ces deux auteurs et aussi par BROESHAERT (1955). COULTER et ROSENQUIST (1955) PREVOT et ZILLER (1957) montrent l'influence des familles généalogiques sur les teneurs. La conclusion générale est que la technique du prélèvement doit être strictement standardisée si l'on veut rendre les résultats comparables : fragment de feuille, âge de la feuille, heure de la journée, époque de l'année, âge de l'arbre, l'état de productivité de l'arbre ont aussi une influence sur les teneurs (SCHEIDECKER 1954). Les pluies peuvent être un facteur de variation par lixiviation des éléments minéraux (c'est ainsi que TINKER (1959) trouve que les teneurs du sol en Mg sont plus élevées sous la couronne, l'eau de pluie ayant passé sur les feuilles à des teneurs plus élevées en K (Rapport Annuel I.R.H.O. 1961).

On trouve peu d'analyses autres que celles de la feuille. A signaler une évaluation des "exportations" en éléments minéraux par divers auteurs (ZELLER (1901), GEORGI (1931), WILBAUX (1937), FERWERDA (1955) — I.R.H.O. (rapport annuel 1961) et des analyses de vin de palme par l'I.R.H.O. (rapport annuel 1952, p. 52) et TAMMES (1958). L'intéressante étude de FERWERDA (1955) estime aussi les quantités d'éléments minéraux qui sont fixés dans l'ensemble du palmier. SCHEIDECKER et al. (1958) donnent les teneurs de divers organes dans un travail dont il sera parlé plus loin.

L'analyse classique des éléments minéraux doit être standardisée et contrôlée régulièrement. Contrairement à BROESHART (1955) nous pensons que les erreurs d'analyses peuvent être importantes et dans certains cas atteindre la moitié de la variation totale de l'expérience (pour Mg, par exemple, le coefficient de variation, en moyenne de 5 %, peut s'élever à plus de 10 % — PREVOT (1961). Il serait souhaitable que les laboratoires de diagnostic foliaire échantillonnent régulièrement des poudres pour contrôle des analyses, et aussi que l'on arrive à une certaine uniformisation dans l'expression des résultats (certains donnent des résultats sur poids sec, d'autres sur cendres ; ils sont exprimés en milliequivalents, pourcentage d'éléments et parfois même en pourcentages d'oxydes. La méthode généralement adoptée est l'expression en pourcentage d'éléments sur poids sec).

Ces recherches "descriptives" présentent un grand intérêt pour la mise au point de la technique. Il serait nécessaire de les compléter par des études plus physiologiques sur l'absorption des éléments minéraux par les racines de divers ordres, sur la vitesse de translocation des éléments, sur leur distribution et redistribution dans la plante. Ces études sont au programme des recherches de l'I.R.H.O. et de l'O.R.S.T.O.M. L'utilisation des isotopes radioactifs facilitera considérablement ce travail. BROSHAERT (1959) a réalisé une étude sur le placement de l'engrais avec le  $^{32}\text{P}$  et a pu arriver rapidement à des conclusions intéressantes. A Yangambi (1960) des études avaient été commencées sur marquage des insectes porteurs de pollen, par injection de  $^{32}\text{P}$  dans le tronc du palmier (communication personnelle).

Si la technique des prélèvements foliaires est bien au point, la méthode d'interprétation des résultats est encore fort discutée. Cela n'a rien d'étonnant, étant donné la difficulté de mettre en rapport les teneurs en éléments minéraux avec le rendement (PREVOT et OLLAGNIER 1956).

Les divergences de point de vue ne sont évidemment pas spéciales aux recherches sur le palmier. Certains chercheurs (BROESHART 1955, FERWERDA 1959) attribuent une importance primordiale à "l'équilibre" de la nutrition minérale. HOMES (1949 et 1959) a fait à ce sujet, d'importantes études sur la nutrition minérale équilibrée de jeunes plants du palmier, par la "méthode des variantes systématiques". D'autres chercheurs au contraire mettent l'accent sur l'importance des valeurs limites, en-dessous desquelles se marque la déficience ("niveaux critiques").

PREVOT et OLLAGNIER (1959) font une critique du concept de la nutrition dite équilibrée. Le fait que dans les expériences à doses croissantes de fumure on obtient très généralement une courbe à plateau, s'oppose à la notion de nutrition strictement équilibrée et suggère que la plante doit posséder des sortes de "systèmes de tampons" qui lui permettent de s'adapter aux importantes variations de la nutrition minérale.

Il est certes important aussi de tenir compte de l'action réciproque des éléments, cette action pouvant se produire dans le sol (phénomènes d'échanges d'ions) ou dans la plante (synergisme et antagonismes, phénomènes de redistribution). Comme sur la plupart des végétaux (PREVOT et OLLAGNIER 1954, COULTER et ROSENQUIST 1955), on observe des antagonismes entre K et Ca et entre K et Mg un synergisme entre Ca et Mg. PREVOT et OLLAGNIER (1958) constatent que, chez le cocotier, il peut y avoir antagonisme ou synergisme entre K et Na selon la valeur des teneurs en K. (corrélation  $K - Na = + 0,766^{**}$  pour des valeurs de K inférieures à 0,5 % et  $K - Na = - 0,742^{**}$  pour des valeurs de K supérieures). Cette double liaison réciproque de deux cations a été retrouvée entre K et Ca — entre K et Mg (Rapport Annuel I.R.H.O. 1960 — p.29). Il est possible que ce soit une loi générale liée à la fois à l'action du métabolisme sur l'absorption des ions et aux compétitions pour les transporteurs d'ions. Ceci pourrait expliquer les résultats parfois contradictoires dans l'étude de l'action réciproque des éléments minéraux.

Une relation fondamentale a été trouvée entre teneurs en N et teneurs en P pour de nombreuses cultures (corrélation générale :  $r = + 0,767^{***}$ ). Elle a été établie pour le palmier à huile (rapport Annuel I.R.H.O. 1960 p. 22) et sert de base à la détection des carences.

Il est intéressant de constater que les "niveaux critiques" établis par les recherches de l'I.R.H.O. en Afrique et par les chercheurs de Malaisie, sont très voisins, lorsque les prélèvements sont réalisés sur la même feuille :

	Valeurs I.R.H.O.	Valeurs Malaisie (d'après Coulter et Rosenquist 1955)	
N	2,50	2,08 *	* Valeur portée maintenant à 2,3 —
P	0,15	0,16	2,4 pour N et à 0,23 — 0,24
K	1,0	0,92	pour Mg. (Communication personnelle de Rosenquist).
Ca	0,6	0,6	
Mg	0,24	0,11*	

L'I.R.H.O. est l'organisme qui a réalisé les plus nombreuses analyses de diagnostic foliaire sur le palmier à huile. Plus de 2 000 échantillons (représentant 10 000 dosages sans y compter les oligo-éléments) sont effectués annuellement sur des échantillons d'Afrique (Côte d'Ivoire, Dahomey, Cameroun, Congo, Guinée Espagnole) et d'Amérique latine (Brésil, Colombie).

Ces recherches, dont la valeur pratique est démontrée, ont conduit à certaines notions générales comme les phénomènes d'antagonisme-synergisme, les relations N-P.

Il ne faut cependant pas perdre de vue que le diagnostic foliaire est encore une méthode assez empirique. Il est certain que la valeur interprétative et par conséquent pratique de cette méthode ne peut être améliorée que par des recherches plus fondamentales sur la nutrition minérale du palmier.

Outre les études déjà proposées sur l'absorption, la translocation et la redistribution des éléments minéraux, il conviendrait d'étudier l'influence de l'état des éléments dans la plante (solution vacuolaire, complexes enzymatiques, chelation adsorption sur les parois, constituants protéiniques, etc.). Il faudrait aussi étudier les liaisons entre la nutrition minérale et la nutrition en hydrates de carbone. Nous verrons que nos connaissances en ce dernier domaine sont à peu près nulles.

## CHAPITRE IV

### EAU

Dans les régions tropicales, la pluviosité est un des facteurs limitants des rendements. Même à Yangambi, situé à quelques kilomètres de l'équateur, les chercheurs de l'I.N.E.A.C. estiment que le palmier souffre de déficit d'eau à certaines époques de l'année. A la Station I.R.H.O. de La Dibamba au Cameroun, la formule de THORNWAITE montre un déficit d'eau important pendant les mois de janvier et février, bien que la pluviosité totale soit de 3 440 mm (BACHY — résultats inédits). Les relations entre pluviosité et rendement du palmier ont été examinées au chapitre I, ces études devant s'appuyer sur une connaissance de la croissance et du développement de la plante.

Les recherches sur le problème de l'eau sont encore peu nombreuses et de date relativement récente. Trois Instituts ont abordé ce problème : l'I.N.E.A.C., l'I.R.H.O. et le WAIFOR.

RINGOET (1952) compare expérimentalement diverses méthodes d'évaluation de la transpiration. Il montre que les deux méthodes utilisables sur palmier adulte, pesée de fragments isolés et potomètre, ne donnent pas de mesures réelles de la transpiration si on les compare à la méthode de pesée de la plante entière. Cette dernière méthode, qui intègre les facteurs physiques et physiologiques de la transpiration, peut seule donner une valeur correcte, mais elle n'est pratiquement utilisable que sur de jeunes plantes.

Sur plantes adultes, RINGOET utilise surtout la méthode de pesée de fragments de feuille pour étudier le rythme journalier de la transpiration, la variation saisonnière de la transpiration, l'influence de l'ombrage et de l'humidité du sol.

La courbe journalière de la transpiration montre un parallélisme assez marqué avec la courbe que dessine chacun des principaux facteurs climatiques étudiés : température, déficit de saturation, évaporation, radiation. Ceci rend assez délicate la discrimination de l'action de chacun de ces facteurs, qui sont d'ailleurs étroitement liés. Ce résultat est intéressant, car on peut estimer que, dans une étude écologique, on pourra prendre l'une ou l'autre donnée, selon les mensurations dont disposent les stations climatologiques.

Le palmier transpire environ 1,5 fois plus au soleil qu'à l'ombre (effet d'échauffement) et plus fortement en saison humide qu'en saison sèche (influence des réserves en eau du sol). Nous verrons qu'en climat plus aride (Pobé-Dahomey) le palmier ne transpire presque

pas en saison sèche (WORMER et OCHS 1959). L'influence de l'humidité du sol est nette, mais n'a été étudiée qu'à trois niveaux, ce qui ne permet pas de tracer une allure générale de la courbe.

RINGOET a adapté au palmier la méthode d'infiltration de Molisch pour la mesure de l'ouverture des stomates. Il n'a pas utilisé la méthode d'une manière systématique. Il mesure aussi l'hydratation des folioles. La courbe journalière montre les fluctuations qui peuvent atteindre 12 % sur poids frais. Cette courbe est déterminée par la courbe de transpiration. Il évalue entre 6 et 10 g par 100 g de feuille fraîche la quantité d'eau de la rosée absorbée.

L'auteur mesure l'action de l'humidité du sol sur la croissance en poids de jeunes plants. L'action de l'humidité du sol est plus nette sur sable que sur terre, ce qui est normal.

Enfin, RINGOET tente d'établir un bilan d'eau du palmier à huile. Ces bilans ne peuvent donner que des ordres de grandeur, puisqu'ils sont établis sur des valeurs de transpiration de fragments végétaux que l'on transforme en valeurs globales par évaluation de la quantité totale de matière foliaire. RINGOET estime qu'un palmier, à Yangambi, transpire entre 20 000 et 25 000 litres d'eau par an, c'est-à-dire environ 4 000 tonnes d'eau à l'hectare, correspondant à 400 mm de pluie. Si même on multiplie cette valeur par deux (800 mm) on voit que les besoins en eau du palmier sont couverts largement, même à Pobé — Dahomey — où la pluviosité annuelle est de 1 200 mm et où le palmier souffre manifestement de sécheresse ; ceci montre que de nombreux autres facteurs interviennent : perte par ruissellement et percolation, concurrence des plantes de couverture, et surtout répartition des précipitations au cours de l'année. D'après les estimations de RINGOET, l'évaporation due aux plantes adventices serait, dans les conditions décrites, le double de la transpiration du palmier. Le bilan global s'établirait ainsi par rapport à l'eau reçue (1 800 mm) :

— transpiration par le palmier	20 %
— transpiration des plantes adventices	40 %
— perte d'eau par la surface du sol (évaporation)	17 %
— percolation et ruissellement	23 %

WORMER (1956) a étudié diverses méthodes de mesure de la transpiration. Dans cette première note, il expose surtout ses résultats sur la détermination des teneurs et du déficit en eau des feuilles : folioles entières (influence de la place de la foliole sur la feuille et du rang de la feuille) ou rondelles de folioles enlevées à l'emporte-pièce. Dans le cas des rondelles, le déficit de saturation est mesuré après flottaison des rondelles sur eau pendant 1/2 heure. Ceci permet de calculer le déficit d'hydratation.

WORMER et OCHS (1957) étudient l'influence de l'humidité du sol sur divers paramètres : croissance, degré de saturation en eau des folioles, ouverture des stomates, teneurs en éléments minéraux. Les humidités du sol sont exprimées en % du domaine d'eau disponible. Une forte corrélation est trouvée entre l'humidité du sol (15 cm) et l'ouverture des stomates ( $r = + 0,772^{**}$ ). Ce résultat est intéressant car il montre qu'une mesure d'ouverture stomatique, simple à réaliser, peut rendre compte de l'épuisement des réserves en eau du sol. Le déficit de saturation en eau des folioles est de 4 % le matin et de 10 % l'après-midi, quelles que soient les conditions de milieu. Enfin, il existe une corrélation significative entre eau du sol et teneur en N ( $r = + 0,662^*$ ) et P ( $r = + 0,686^*$ ) des feuilles.

PREVOT et ZILLER (1957) montrent que, dans le cas d'une carence potassique, l'application de KCl augmente les teneurs en K et les teneurs en eau sur poids sec des feuilles.

Dans une troisième étude WORMER et OCHS (1959) mesurent la transpiration des jeunes plants (méthode des pesées) l'ouverture des stomates, le déficit en eau des feuilles, l'humidité du sol. Avec le dessèchement du sol, la transpiration reste constante jusqu'à une valeur critique, puis diminue. Cette valeur critique est nettement supérieure au pF 4,2 (point de flétrissement) et varie avec la force évaporante du climat. Au point de flétrissement, la transpiration est pratiquement nulle. La courbe d'ouverture des stomates est parallèle à celle de la transpiration. La régulation stomatique est particulièrement efficace chez le palmier à huile, beaucoup plus par exemple que chez l'arachide. L'importance de la régulation stoma-

tique, allée à la simplicité de l'observation font que la mesure de l'ouverture des stomates par infiltration est la méthode de choix pour l'étude du bilan d'eau du palmier. L'ouverture stomatique a été mesurée au cours de l'année et traduit bien les variations de pluviosité. Une relation a été établie entre transpiration et déficit de pression de la vapeur d'eau atmosphérique ( $r = + 0,63***$ ). L'étude des déficits de saturation montre une variation journalière (4 % le matin et 10 % l'après-midi) ; le déficit n'est pratiquement pas plus fort en saison sèche qu'en saison des pluies, ce qui confirme l'efficacité du contrôle stomatique. Si l'on provoque un dessèchement artificiel du sol, au-delà du point de flétrissement, le déficit de saturation augmente rapidement au-dessus de 10 % et dans ce cas la feuille est définitivement condamnée. Au contraire, l'arachide (dont le mécanisme régulateur stomatique est moins efficace) peut supporter une fanaison et un déficit de saturation de 40 % et reprendre sa turgescence très rapidement après arrosage. Ceci montre que les "adaptations" stomatiques des deux plantes aux conditions de sécheresse correspondent vraisemblablement à des caractéristiques physiologiques différentes de résistance à la sécheresse.

OCHS (résultats non publiés — voir rapport Annuel I.R.H.O. 1960 p. 68) a utilisé la méthode stomatique pour déterminer à Pobé le nombre de jours où les réserves en eau du sol sont insuffisantes ainsi que l'effet d'une plante de couverture (*Pueraria*), d'une culture vivrière et d'un sol sec, sur ces réserves. Ces études ont montré que la concurrence pour l'eau du *Pueraria* est un des facteurs principaux qui expliquent le résultat favorable obtenu sur la croissance par la dénudation du sol ou la présence de cultures vivrières dans diverses expériences agronomiques sur jeunes plantations réalisées à l'I.N.E.A.C., au WAIFOR et à l'I.R.H.O.

REES (1961) confirme les résultats de WORMER et OCHS sur l'application de la méthode d'infiltration à la mesure des ouvertures stomatiques.

La mise au point de la méthode stomatique revêt une grande importance pour l'interprétation de l'influence des réserves en eau du sol dans l'expérimentation agronomique. Plus simple qu'une prise d'échantillon de sol et intégrant les facteurs plante, elle permet de suivre l'action de divers traitements culturaux (traitement du sol, paillage, densités) sur l'évolution des réserves en eau. Comme méthode interprétative, elle peut se comparer au diagnostic foliaire chimique : on pourrait l'appeler un diagnostic foliaire hydrique.

La mesure de la teneur en eau des feuilles et spécialement du déficit de saturation présente aussi un grand intérêt. Elle a montré que, même en saison sèche, le palmier n'a pas de déficit élevé. Il ne transpire pratiquement pas. La croissance est arrêtée et c'est surtout par suite de cet arrêt de croissance que la longueur et la sévérité de la saison sèche sont défavorables à la production.

Pour interpréter plus finement l'action de la sécheresse sur le palmier, il conviendrait de déterminer les caractéristiques physiologiques de cette résistance : force de succion, eau liée, élasticité (résistance à la déshydratation) et viscosité (résistance à la chaleur) du protoplasme.

Ces recherches pourraient aussi apporter une contribution importante à la sélection précoce de lignées particulièrement résistantes à la sécheresse et qui présenteraient un grand intérêt pour toutes les zones où la pluviosité annuelle est inférieure à 1500 mm (Dahomey par exemple). Il serait aussi intéressant de réaliser des expériences d'"endurcissement" à la sécheresse, soit par dessiccation répétée des graines ou de jeunes plantules, soit par trempage des graines dans des solutions d'oligo-éléments comme SKOL'NIK (1960) et l'I.R.H.O. (1962) l'on déjà réalisé pour d'autres cultures.



# CHAPITRE V

## NUTRITION HYDROCARBONÉE

Pour l'ensemble des cultures tropicales, la nutrition hydrocarbonée n'a pas fait l'objet d'études systématiques. Cela est d'autant plus surprenant pour le palmier étant donné les liaisons entre métabolisme des carbohydrates et des lipides.

A notre connaissance, seule SCHEIDECKER a abordé ce problème dans le palmier à huile.

Dans une première étude, l'auteur (1954) analyse les glucides solubles totaux dans les feuilles. Contrairement aux éléments minéraux, les teneurs en glucides sont plus élevées le soir que le matin (accumulation des produits de la photosynthèse dans la feuille — effet de dilution ou de translocation pour les éléments minéraux). Les teneurs ne sont pas très différentes pour des palmiers de divers âges. Par contre, l'influence de la saison est très nette (maximum en mai — saison des pluies) ainsi que l'influence de la productivité (les *pisifera* stériles ont des teneurs plus élevées que les *dura* ou *tenera*).

Plus tard SCHEIDECKER et al (1958) réalisent, sur un petit nombre d'échantillons, une analyse quantitative des teneurs en eau, N, P, K, Ca, Mg, sucres solubles (réducteurs et non réducteurs), sucres insolubles, de divers organes du palmier : racines de divers ordres, stipe, "cœur", feuilles de divers ordres, inflorescences mâles et femelles à divers stades de leur croissance. Pour certains organes, les auteurs comparent les teneurs matin et soir. Une analyse qualitative par chromatographie montre une grande diversité dans les oses de divers ordres. A signaler que les feuilles contiennent très peu d'amidon qui est localisé dans les cellules stomatiques. Cette étude fournit les premiers éléments pour une analyse comparative du métabolisme minéral et glucidique des divers organes du palmier. Il serait utile de la poursuivre sur des bases d'échantillonnage plus étendues et aussi d'étudier l'influence de divers facteurs écologiques sur le métabolisme glucidique dans des organes choisis.

Il faut signaler aussi que BACHY (1954) a suivi l'évolution au cours de l'année des teneurs en chlorophylle des feuilles de divers rangs. Les teneurs sont nettement plus faibles pendant la saison sèche.

Si les recherches sur la nutrition hydrocarbonée n'ont pas été plus poussées, cela tient sans doute à deux facteurs :

- au point de vue pratique, il est plus difficile d'agir sur la photosynthèse que sur la nutrition minérale où l'on peut modifier les facteurs externes par l'apport d'engrais ;
- les dosages de carbohydrates sont plus longs et plus délicats que ceux des substances minérales.

On ne sait donc rien de l'action de divers facteurs (lumière, température, eau, carences minérales) sur l'activité photosynthétique du palmier à huile. Il est certain que des recherches dans ce domaine, même sur des jeunes plants, présenteraient un grand intérêt théorique et pratique, notamment pour l'analyse complexe des facteurs écologiques sur la production. Elles seraient utiles aussi pour délimiter le "niveau critique" d'ensoleillement nécessaire à la culture du palmier.

C'est pourquoi l'O.R.S.T.O.M. a mis en place à Bondy un laboratoire pour l'analyse de routine des carbohydrates (sucres solubles — amidon) sur les échantillons qui lui parviendront d'Afrique. Simultanément, on mettra au point des méthodes de mesure de la photosynthèse utilisables au champ et l'on étudiera en laboratoire l'influence de divers facteurs externes sur le métabolisme des carbohydrates de jeunes plantules. Dans ce but, on réalisera la culture aseptique d'embryons isolés de la graine, pour éviter l'interférence des matières lipidiques de l'albumen (environ 50 %).

Il faut rappeler que WORMER (1958 — voir chapitre I) a tenté une évaluation du rendement énergétique de la photosynthèse pour de jeunes plantes; il l'évalue à 1,5 %, ce qui est du même ordre de grandeur que les valeurs données par WASSINK pour plusieurs cultures des régions tempérées tropicales. Ses mesures de RGR (relative growthrate) montrent que l'énergie solaire joue le rôle de facteur limitant lorsque les plantes sont suffisamment développées pour se concurrencer pour la lumière.

## CHAPITRE VI

### LIPIDES

L'amande et la pulpe du fruit de palme contiennent approximativement 40 à 50 % de matières grasses, dont la composition en acides gras est très différente : prédominance d'acide palmitique dans la pulpe et d'acide laurique dans l'amande.

D'innombrables analyses d'huile sont réalisées pour le contrôle industriel — mais cette question ne nous concerne pas. De très nombreuses analyses sont aussi faites, sur la pulpe principalement, pour la sélection. VANDERWEYEN et al (1947) puis DESASSIS (1955) ont montré que la somme eau + huile de la pulpe est une constante.

CHAPAS et al (1957) confirment ces données sur les relations inverses entre teneurs en eau et en huile de la pulpe. La relation de DESASSIS,  $Y = 84 - X$  ( $Y$  = teneurs en huile,  $X$  = teneurs en eau) est adoptée par les auteurs et permet, avec une précision satisfaisante, l'évaluation de la teneur en huile par une simple mesure de la teneur en eau, beaucoup plus commode.

Si l'analyse d'huile peut ainsi être simplifiée, l'échantillonnage reste une question complexe qui a été discutée par VANDERWEYEN (1953) et DESASSIS (1962).

Dans son important travail, DESASSIS, après une description anatomohistologique du fruit où il signale dans la pulpe l'apparition simultanée d'amidon et d'huile, suit l'évolution du fruit et de quelques-uns de ses constituants : poids frais, eau, poids secs, matières grasses et minérales (N, P, K, Ca, Mg), sucres. Voici les conclusions principales de l'auteur. Le fruit croît en volume et en poids (eau surtout) durant les trois premiers mois. L'accumulation de matières organiques ne commence qu'après l'arrêt de la croissance : la coque se lignifie, l'amande s'enrichit en matières grasses, protides et glucides. Ensuite la quantité de matières grasses augmente, et très rapidement, dans la pulpe. L'accumulation de matières grasses suit une droite si on l'exprime par fruit ou par rapport à la matière fraîche. Sur poids sec, la courbe prend la forme en S décrite par d'autres auteurs (BLOMMENDAAL (1925) par exemple). L'accumulation de matières organiques et particulièrement de matières grasses est en relation directe avec le départ de l'eau, quelle que soit la partie du fruit considérée. Le départ de l'eau du fruit (qui explique la constance de la somme eau + matières grasses) est accompagné du départ de matières minérales de nature variable suivant la partie du fruit considérée (K, Ca pour la graine, PK, Ca, Mg pour la coque, K, Ca, Mg pour la pulpe). Ne présente pas de migration. La teneur en huile de la pulpe dépend de nombreux facteurs : époque de maturation (teneurs plus faibles en fin de saison sèche), état végétatif de l'arbre (teneurs en huile plus fortes pour les palmiers "vigoureux"), rythme de production (un rythme de production intense s'accompagne d'une chute des teneurs), origine génétique.

CROMBIE a étudié une question toute différente : la formation des acides gras dans l'amande (1956) et la pulpe (1958) du fruit. Dans l'amande, les carbohydrates (sucres réducteurs, sucrose, amidon) restent à un niveau faible pendant toute la durée de la maturation. L'amande mûre contient 8 acides saturés différents, surtout de l'acide laurique (46 à 49 %). Il y a aussi deux acides non saturés (acides oléique et linoléique). Au début de la maturation, ce sont les acides non saturés qui sont en plus grande proportion. L'auteur suggère que les amandes contiendraient au départ une petite quantité de lipides "protoplasmiques" non saturés, et qu'à un certain stade du développement, une modification se produirait dans le méta-

bolisme, donnant naissance à une forte quantité de lipides saturés. Il n'a pas mis en évidence d'interconversion des acides gras. L'auteur reprend la même hypothèse (lipides "protoplasmiques") pour interpréter l'évolution des lipides dans la pulpe. Ici, l'accumulation d'huile commence plus tard que dans l'amande. Les carbohydrates ne s'accumulent pas avant ou pendant la formation de l'huile. Cependant DESASSIS (1962) a mis en évidence histologiquement la formation d'amidon et d'huile dans les cellules de la pulpe. On peut supposer une transformation rapide des carbohydrates en huile. Dans la pulpe aussi, la composition des acides gras est différente au début (acide palmitique et linoléique) et en cours de maturation (acide palmitique et oléique).

CROMBIE a abordé l'étude du phénomène inverse de l'accumulation au cours de la maturation du fruit : celui des modifications des acides gras au cours de la croissance de la jeune plantule. Avec BOATMAN (1958), elle montre qu'au fur et à mesure de l'envahissement de l'endosperme par l'haustorium, il y a disparition des lipides, bien que l'on ne retrouve que de très petites quantités de lipides dans les jeunes plantules. Une grande partie de ces lipides est utilisée par la respiration. Il semble aussi que les lipides sont directement absorbés par l'haustorium, sans transformation préalable en carbohydrates. Les teneurs en lipides des racines et des feuilles sont faibles. La composition en acides gras des racines reste assez constante ; dans les feuilles la quantité relative d'acide linoléique augmente à l'exposition des feuilles à la lumière. Pour contrôler l'hypothèse de l'absorption directe des lipides de l'endosperme par l'haustorium, CROMBIE (1959) étudie la respiration et le quotient respiratoire des différentes parties de la jeune plantule, au cours de sa croissance jusqu'à 197 jours. Les mesures confirment l'hypothèse.

Comme pour la plupart des recherches de physiologie sur le palmier à huile, les études sur les lipides en sont en général restées au stade descriptif.

Il est particulièrement difficile de réaliser un échantillonnage correct sur des régimes comptant 1000 à 2000 fruits à divers stades de maturité. De plus, la moindre blessure provoque presque instantanément une augmentation de l'acidité, montrant ainsi l'existence de lipases particulièrement active ou abondantes (DESASSIS 1957). On n'a pas réussi à séparer la lipase de son substrat par extraction.

Seules, les recherches de CROMBIE sont de nature plus fondamentale. L'absorption directe d'huile par les cellules de l'haustorium, sans passer par le stade carbohydrates, mériteraient d'être approfondies par l'utilisation des éléments marqués, qui, à notre connaissance, n'ont pas été employés pour l'analyse de la lipogénèse du palmier à huile.

## CONCLUSIONS

### ORIENTATION DES RECHERCHES

Les deux caractéristiques principales qui ressortent de cet exposé, sont la nature descriptive de la majorité des recherches et le manque de planification générale. Ceci n'a rien de surprenant puisque les recherches ont été réalisées par des chercheurs appartenant souvent à différents instituts spécialisés dont l'objectif principal était d'ordre pratique.

L'orientation des recherches vers des buts utilitaires ressort d'ailleurs de l'importance relative des trois chapitres consacrés aux facteurs limitants de la production : la nutrition minérale, facilement améliorable, l'eau que l'on peut contrôler indirectement par des méthodes culturales et la nutrition hydrocarbonée dont le facteur primaire, la lumière, ne peut être que difficilement modifié.

Pour approfondir les bases scientifiques nécessaires à l'interprétation de l'expérimentation, nous pensons qu'il conviendrait dans l'état actuel de nos connaissances, d'invertir cet ordre et aussi de développer, dans la mesure du possible, les expérimentations d'ordre "explicatif".

Il est incontestable que la nutrition hydrocarbonée a autant d'importance pour le résultat final — la quantité d'huile récoltée à l'hectare — que la nutrition minérale. Et pourtant nos connaissances en ce domaine sont à peu près nulles. Il y aurait le plus grand intérêt à étudier les interactions entre la nutrition minérale et la nutrition hydrocarbonée, l'influence des variations saisonnières et des conditions climatiques sur la nutrition hydrocarbonée et sur la photo-synthèse. On ne sait rien, pour le palmier, sur les relations entre intensité lumineuse, durée d'ensoleillement et photo-synthèse ; ces données seraient cependant nécessaires pour préciser les types de climats "limites" pour la culture du palmier. Ces recherches pourraient aussi avoir une certaine importance dans le domaine de la sélection, par la comparaison de l'activité photo-synthétique et du N.A.R. (net assimilation rate) de diverses origines génétiques.

Pour le problème de l'eau, les recherches sont déjà plus avancées et le test stomatique peut utilement être utilisé pour l'interprétation de l'influence de ce facteur dans les expériences. Comme nous l'avons dit, il conviendrait maintenant de réaliser des recherches sur les facteurs physiologiques de la résistance à la sécheresse et d'orienter ces travaux vers des études de génétique physiologique.

En nutrition minérale, le diagnostic foliaire constitue une méthode pratique et efficace. Pour lui donner une base plus scientifique, il est nécessaire d'étudier l'influence de l'état des éléments dans la cellule. Ceci est un problème d'ordre général qui dépasse largement le cadre du palmier à huile.

L'étude descriptive de la croissance et du développement de la plante devrait être complétée par des recherches de laboratoire pour déterminer, sur de jeunes plants, des seuils "critiques" de divers facteurs (température, humidité, lumière). La réalisation d'une "Expérience Internationale" densités — fumures minérales — apporterait sans doute des informations très utiles sur l'influence des facteurs écologiques. Il y aurait intérêt aussi à préciser les facteurs internes qui contrôlent la différenciation sexuelle des inflorescences.

Nous ne croyons pas que l'étude de la lipogénèse réclame dans l'immédiat des recherches développées. Ces études fondamentales peuvent être bien plus facilement menées à bien sur d'autres plantes.

En résumé, nous pensons que les connaissances actuelles sur la physiologie du palmier à huile devraient être développées dans les directions prioritaires suivantes :

1. Nutrition hydrocarbonée :

- test rapide pour l'évaluation des réserves en carbohydrates ;
- mesure de la photosynthèse dans diverses conditions écologiques ;
- recherches de laboratoire sur l'action des facteurs externes.

2. Eau :

recherches sur les facteurs physiologiques de résistance à la sécheresse et sur l'"endurcissement" à la sécheresse.

3. Nutrition minérale :

- translocation des éléments minéraux ;
- influence de l'état des éléments dans la cellule ;

#### 4. Croissance et développement

- réalisation d'une Expérience Internationale pour l'étude des facteurs écologiques ;
- recherches de laboratoires pour la détermination du "niveau critique" de divers facteurs sur la croissance ;
- recherches sur la différenciation sexuelle des inflorescences.

Il est évident qu'un aussi vaste programme ne peut pas être réalisé dans un délai raisonnable par un seul organisme de recherche. Il y aurait croyons-nous un grand intérêt à provoquer la rencontre des spécialistes qui s'intéressent à la physiologie du palmier à huile. On pourrait ainsi tenter d'établir un programme général répondant aux possibilités de chacun et évitant les doubles emplois.

De toute manière, nous serons heureux de recevoir les commentaires et critiques que voudront bien nous adresser ceux qui s'intéressent à la physiologie végétale, et tout spécialement à la physiologie du palmier.

# BIBLIOGRAPHIE

1. BACHY A. — 1954  
Contribution à l'étude de la pourriture du cœur du palmier à huile (Oléagineux 9 : 619 - 627)
- 1 bis. BERNAERT A. — 1935  
Introduction à la biologie florale du palmier à huile (I.N.E.A.C. — Sér. Scient. 5 : 42 p.)
2. BERNAERT A. et VANDERWEYEN R. — 1941  
Contribution à l'étude génétique et biométrique des variétés d'*Elaeis Guineensis*. (I.N.E.A.C. Sér. Scient. 27 : 101 p.).
3. BERNARD E. — 1950  
Ecoclimatologie et fluctuation de rendement du palmier (I.N.E.A.C. — Conférence Congo palmier)
4. BLOMMENDAAL H.N. — 1925  
Preliminary paper on the ripening of oilpalm-fruits (Communication Gen. Expt. Stat. of the A.V.R.O.S. — n° 20 : 43 p.).
5. BOATMAN S.G. et CROMBIE W.M. — 1958  
Fat metabolism in the West African Oil palm. II — Fatty acid metabolism in the developing seedling (J. of Expt. Bot. 9 (25) : 52-74)
6. BREDAS J. et SCUVIE L. — 1960  
Aperçu des influences climatiques sur les cycles de production du palmier à huile (Oléagineux 15 : 211 - 22)
7. BROEKMANS A.F.M. — 1957  
Studies on factors influencing the success of controlled pollination of the oil palm. (J. of WAIFOR 6 : 133 - 141)
8. BROEKMANS A.F. — 1957  
Growth, flowering and yield of the oil palm in Nigeria (J. of WAIFOR 7 : 187 - 220)
9. BROESHART H. — 1955  
The application of foliar analysis in oil palm cultivation (Thèse Université Wageningen : 114 p.)
10. BROESHART H. — 1957  
The application of foliar analysis to oil palm cultivation — IV — The diagnosis of multiple deficiencies. (Tropical Agric. 34 : 269-276).
11. BROESHART H. — FERWERDA J.D. et KOVACHICH W.G. — 1957  
Mineral deficiency symptoms of the oil palm (Plant and Soil — VIII (4) : 289 - 300)
12. BROESHART H. — 1959  
The application of radio-isotopes techniques to fertilizer placement studies in oil palm cultivation (Netherland J. Agric. Sc. 7 : 95 - 109)
13. BULL R.A. — 1954  
Studies on the deficiency diseases of the oil palm — Orange frond disease caused by magnesium deficiency — (J. of W.A.I.F.O.R. — 2 : 94 - 129)
14. BULL R.A. — 1958  
Symptoms of calcium and phosphorus deficiency in oil palm seedlings (Nature 182 : 1749 - 1750)
15. BULL R.A. — 1961  
Studies on the deficiency diseases of the oil palm — 2. Macro-nutrient deficiency symptoms in oil palm seedlings grown in sand culture. (J. of W.A.I.F.O.R. — 11 : 254)
16. BULL R.A. — 1961  
Studies on the deficiency diseases of the oil palm. 3. Micro-nutrient deficiency symptoms in oil palm seedlings grown in sand culture (J. of W.A.I.F.O.R. 11 : 265 - 272)
17. CHAPAS L.C. et BULL R.A. — 1956  
Effects of soil applications of nitrogen phosphorus, potassium and calcium on yields and deficiency symptoms in mature oil palms at Umudike. (J. of W.A.I.F.O.R. 5 : 74 - 84)
18. CHAPAS L.C., TINKER P.B.H. et ZIBOH C.O. — 1957  
The determination of the oil content of oil, palm fruit (J. of W.A.I.F.O.R. 7 : 230 - 236)
19. CHAPMAN G.W. et GRAY H.M. — 1949  
Leaf analysis and the nutrition of the oil palm (Annals of Bot. 52 : 415 - 433)

20. COULTER J.K. et ROSENQUIST E.A. — 1955  
Mineral nutrition of the oil palm. A study of the chemical composition of the frond in relation to chlorosis and yield. (The Malayan agricultural Journal — Vol. 38 (4) : 214 - 236)
21. COULTER J.K. — 1958  
Mineral nutrition of the oil palm in Malaya. The use of frond analysis as a guide to manurial requirements (Malayan Agric. J. 41 (3) : 131 - 151)
22. CROMBIE W.M. — 1956  
Fat metabolism in the West African oil palm. I-Fatty acid formation in the maturing Kernel. (J. Expt. Bot. 7 (20) : 181 - 193)
23. CROMBIE W.M. et HARDMAN E. — 1958  
Fat metabolism in the West African Oil Palm. III. Fatty acid formation in the maturing exoscarp (J. Expt. Bot. 9 (26) : 247 - 253)
24. CROMBIE W.M. — 1959  
Fat metabolism in the West African Oil Palm. IV. Respiration in the developing seedling (J. of WAIFOR 9 : 96 - 101)
25. DAVIS T.A. — 1959  
Foliation of certain spadices in African Oil Palm (Science and Culture 25 : 332 - 333)
26. DESASSIS A. — 1955  
La détermination de la teneur en huile de la pulpe de fruits d'Elaeis Guineensis (Oléagineux 10 : 823 - 827)
27. DESASSIS A. — 1957  
L'acidification de l'huile de palme (Oléagineux 12 : 525 - 534)
28. DESASSIS A. — 1962  
Sur les modalités de formation des matières grasses dans le fruit d'Elaeis Guineensis (Thèse Université Paris — 162 p. + 66 p. annexes).
29. DESNEUX R. — 1957  
La germination des graines d'Elaeis en chambre chaude à la station de Kiyaka (Bull. Information I.N.E.A.C. 6 : 11 - 19)
30. DESNEUX R. et MABY C. — 1960  
A propos d'une méthode simplifiée de germination des graines de palmier à huile (Bull. Inf. I.N.E.A.C. 9 : 45 - 48)
31. DEVUYST — 1948  
Influence des pluies sur les rendements du palmier à huile, enregistrés à la stations de LA ME de 1938 à 1946 (Oléagineux 3 : 137 - 144)
32. FERWERDA J.D. — 1955  
Questions relevant to replanting in oil palm cultivation (Thèse Université Wageningen 101 p.)
33. FERWERDA J.D. — 1956  
Germination of oil palm seeds (Tropical Agriculture 33 : 51 - 66)
- 33 bis. FERWERDA J.D. — 1959  
Growth production and leaf composition of the African oil palm as affected by nutritional defeciences. Plant Analysis and Fertiliser Problems. Amer. Inst. of Biol. Sc. Washington 148 - 158).
34. FREMOND Y. et ORGIAS A. — 1952  
Contribution à l'étude du système raculaire du palmier à huile (Oléagineux 6 : 345 - 350)
35. GEORGI C.D.V. — 1931  
Removal of plant nutrients in oil palm cultivation (Malayan Agr. J. 19, 10 : 484 - 489)
36. HAINES W.B. — 1958  
Reapparition cyclique de rendements élevés chez des palmiers analysés individuellement (Oléagineux 13 : 367 - 373)
37. HEMPTINE J. et FERWERDA J.D. — 1961  
Influence des précipitations sur les productions du palmier à huile (Oléagineux 16 : 431 437)
38. HENRY P. — 1943  
Anatomie des feuilles de l'Elaeis guineensis — (Rev. Bot. Appliquée 23 : 219 - 225)
39. HENRY P. — 1945  
Etudes cytologiques sur le palmier à huile (I.R.H.O. — Série scientifique n° 1 - 24 p.)
40. HENRY P. — 1947  
Biologie florale des palmiers (Oléagineux 2 : 1 - 9)

41. HENRY P. — 1948  
Un *Elaeis* remarquable : le palmier à huile vivipare (Rev. Bot. appliquée 28 : 422 - 427)
42. HENRY P. — 1951  
La germination des graines d'*Elaeis* (Rev. Int. Bot. Appliquée et Agriculture Tropicale — n° 349 - 350 : 565 - 591 et n° 351 - 352 : 66 - 77)
43. HENRY P. — 1955  
Note préliminaire sur l'organisation foliaire chez le palmier à huile (Rev. Gen. Bot. 62 : 127 - 135)
44. HENRY P. — 1955  
Sur le développement des feuilles chez le palmier à huile (Rev. Gen. Bot. 62 : 231 - 237)
45. HENRY P. — 1955  
Morphologie de la feuille d'*Elaeis* au cours de sa croissance (Rev. Gen. Bot. 62 : 319 - 323)
46. HENRY P. — 1957  
Recherches sur la croissance et le développement chez *Elaeis Guineensis* Jacq. et chez *Cocos nucifera* L. — Comparaisons avec quelques autres palmiers. (Thèse Université Paris - 154 p.)
47. HENRY P. — 1958  
Croissance et développement chez *Elaeis Guineensis* de la germination à la première floraison (Rev. Gen. Bot. 66 : 5 - 34).
48. HENRY P. — 1959  
Prolongation de la viabilité du pollen chez *Elaeis Guineensis* (C.R.Acad. Sc. 248 : 722 724)
49. HENRY P. — 1961  
Recherches cytologiques sur l'appareil floral et la graine chez *Elaeis Guineensis* et *Cocos nucifera*. I. La formation de l'appareil floral (Rev. Gen. Bot. 68 : 111 - 132)
50. HOMES M. — 1949  
L'alimentation minérale du palmier à huile (I.N.E.A.C. Sér. Scient. 39 - 124 p.)
51. HOMES M. — 1959  
Etudes complémentaires sur l'alimentation minérale et la fumure du palmier à huile (I.N.E.A.C. Sér. Scient. 79 - 116 p.)
52. HUSSEY G. — 1958  
An analysis of the factors controlling the germination of the seed of the oil palm (Annals of Botany 86 : 259 - 284)
53. HUSSEY G. — 1959  
The germination of oil palm seed : experiments with Tenera nuts and Kernels (J. of W.A.I.F.O.R. 8 : 331 - 354)
54. I.R.H.O. — 1958  
Diagnostic foliaire du palmier à huile — Instructions pour le prélèvement (Oléagineux 6 : 533 - 534)
55. I.R.H.O. — 1962  
Dix ans d'expérimentation sur l'arachide au Sénégal (Série Scientifique à paraffre)
56. MAY E.B. — 1956  
The manuring of oil palms — A review — (J. of W.A.I.F.O.R. 5 : 1 - 46)
57. MICHAUX P. — 1961  
Les composantes climatiques du cycle annuel de productivité du palmier à huile (Oléagineux 16 : 523 - 538)
- 57 bis. KOVACHICH W.G. 1954 —  
*Cercospora Elaedis* leaf spot of the oil palm (Transactions British Mycological Soc 37 209 - 212)
58. PECH H., de BILDERLING N., HENRY P. — 1947  
Activation de la germination des graines de palmier à huile (Oléagineux 2 : 493 - 499)
59. PREVOT P. et OLLAGNIER M. — 1954  
Peanut and oil palm foliar diagnosis. Inter-relations of N, P, K, Ca, Mg. (Plant Physiology 29 : 26 - 34)
60. PREVOT P. et OLLAGNIER M. — 1956  
Méthode d'utilisation du diagnostic foliaire (Analyses de Plantes et Problèmes des fumures minérales — Editeur I.R.H.O. : 177 - 192)



61. PREVOT P. et ZILLER R. — 1957  
Etude d'une carence en potasse et en azote sur le palmier à huile au Dahomey (Oléagineux 6 : 369 - 376)
62. PREVOT P. et OLLAGNIER M. — 1958  
La fumure potassique dans les régions tropicales et subtropicales (Potassium Symposium International Potash Institute — Berne : 277 - 318)
63. PREVOT P. et PEYRE de MONTBRETON — 1958  
Etude des gradients en divers éléments minéraux selon le rang de la feuille chez le palmier à huile (Oléagineux 13 : 317 - 321)
64. PREVOT P. et OLLAGNIER M. — 1959  
Law of the minimum and balanced mineral nutrition (Plant Analysis and Fertilizer Problems — American Inst. of Biol. Sc. Washington : 257 - 277)
65. PREVOT P. — 1961  
Enquête sur les analyses chimiques de diagnostic foliaire réalisées dans huit laboratoires. (Oléagineux 16 : 241 - 245)
66. PURVIS C. — 1956  
The root system of the oil palm : its distribution, morphology and anatomy. (J. of W.A.I.F.O.R. — 4 : 60 - 82)
67. REES A.R. — 1959  
The germination of oil palm seed : the cooling effect (J. of W.A.I.F.O.R. 9 : 76 - 82)
68. REES A.R. — 1959  
Germination of oil palm seed : large scale germination (J. of W.A.I.F.O.R. — 9 : 83 - 95)
69. REES A.R. — 1961  
Midday closure of stomata in the oil palm (J. of Experimental Bot. 12 (34) : 129 - 146)
70. RINGOET A. — 1952  
Recherches sur la transpiration et le bilan d'eau de quelques plantes tropicales : palmier à huile, caféier, cacaoyer. (I.N.E.A.C. — Série Scient. 56 : 139 p.)
71. SCHEIDECKER D. et PREVOT P. — 1954  
Nutrition minérale du palmier à huile à POBE (Dahomey) — (Oléagineux 9 : 13 - 19)
72. SCHEIDECKER D. — 1954  
Teneur en glucides et nutrition minérale chez le palmier à huile (Oléagineux 9 : 847 - 852)
73. SCHEIDECKER D., CHOLET M. et BOULOUX M. — 1958  
Glucides et éléments minéraux chez le palmier à huile (Revue Générale de Botanique — 65 : 186 - 215)
74. SKOL'NIK M. — 1960  
Rôle physiologique des micro-éléments chez les végétaux. (Izvestia Akademit Nauk SSSR Série Biol. : 686 - 706)
75. SPARNAAIJ — 1960  
The analysis of bunch production in the oil palm (J. of W.A.I.F.O.R. 10 : 109 - 180)
76. TAMMES P.M.L. — 1958  
Micro and macro-nutrients in sieve-tube sap of palms — (Acta Botanica Neerlandica 7 : 233 - 234)
77. TINKER P.B.H. — 1959  
Soil heterogeneity and sampling procedure under oil palms (Journal of the W.A.I.F.O.R. n° 9 : 16 - 50)
78. VANDERWEYEN R., ROSSIGNOL J., MICLOTTE H. — 1947  
Considérations sur les teneurs en eau et en huile de la pulpe des fruits d'Elaeis (C.R. Semaine Agricole Yangambi — Comm. 54 : 730 - 750)
79. VANDERWEYEN R. — 1953  
Comment déterminer la richesse en huile des fruits ou des régimes d'une palmeraie (Bulletin Information I.N.E.A.C. II (1) 31 - 50)
80. WASSINK E.C. — 1948  
De Lichtfactor in de Photosynthese en zyn relate tot andere milieu factoren (Meded. Dir. Tuinbouw 11 - 8 : 503 - 513)
81. WILBAUX R. — 1937  
Les besoins du palmier à huile en matières nutritives (Bull. Agr. Congo Belge 28,4 : 574 - 586)

82. WORMER TH. M. — 1956  
Mise au point d'une technique pour l'étude du bilan d'eau du palmier à huile (Comptes-rendus de la conférence franco-britannique sur le palmier à huile — Ministère France Outre-Mer — Bulletin Agronomique n° 14 : 181 - 190)
83. WORMER TH. et OCHS R. — 1957  
Humidité du sol et comportement du palmier à huile en pépinière (Oléagineux 12 : 81 - 89)
84. WORMER TH. — 1958  
Croissance et développement du palmier à huile — Prépépinière et pépinière (Oléagineux 13 : 385 - 393)
85. WORMER TH. M. et OCHS R. — 1959  
Humidité du sol, ouverture des stomates et transpiration du palmier à huile et de l'arachide (Oléagineux 14 : 571 - 580)
86. YAMPOLSKI C. — 1922  
A contribution to the study of the oil palm (Bull. Jard. Bot. Buitenzorg — III (V) 107 - 174)
87. ZELLER — 1911  
Die Düngungsfrage für die Kultur des Kakao und ölpalme in Kamerun — (Der Tropenpflanzer 15,7 : 345 - 359)