

# Résistance à la diffusion gazeuse au niveau de l'épiderme foliaire de quelques plantes fruitières tropicales et subtropicales

par

**B. AUBERT**

Institut Français de Recherches Fruitières  
Outre-Mer.

et

**S. DE PARCEVAUX (\*)**

Maître de recherches à la Station centrale  
de Bioclimatologie I. N. R. A., Versailles.

## RÉSISTANCE A LA DIFFUSION GAZEUSE, AU NIVEAU DE L'ÉPIDERME FOLIAIRE, DE QUELQUES PLANTES FRUITIÈRES TROPICALES ET SUBTROPICALES

par B. AUBERT et S. de PARCEVAUX (I. F. A. C. et I. N. R. A.).

*Fruits*, vol. 24, n° 4, avril 1969, p. 177 à 190.

**RÉSUMÉ.** — Les recherches présentées ici comportent une étude morphologique de l'épiderme de quatre plantes fruitières d'outre-mer : bananier, ananas, citrus, palmier dattier. Pour chacune de ces plantes, on a calculé les valeurs de la résistance stomatique  $r_s$  en utilisant la formule de Renner. Sur bananier on a également déterminé les valeurs de  $r_a$  et  $r_f$  ; résistance dans l'air et résistance de la feuille.

Un rappel théorique définit les différentes résistances que présente la feuille d'un végétal à la diffusion gazeuse.

Des planches de photos de stomates grossis 2 500 fois illustrent le texte.

Cette étude doit se continuer par des mesures de résistances dans les conditions naturelles.

L'étude de l'épiderme des plantes revêt une grande importance pour l'écologiste ou le bioclimatologiste ; elle peut également fournir de précieux renseignements à l'agronome.

L'épiderme des êtres élaborés assure, non seulement un rôle de protection contre les agents mécaniques ou infectieux, mais aussi un rôle d'échange obéissant à certaines lois biophysiques ; grâce à elles, ces êtres maintiennent leur équilibre hydrique interne, contrôlent partiellement leur température, éliminent ou absorbent les gaz entrant dans le métabolisme.

Tout être vivant, animal ou végétal, échange avec le milieu ambiant, au travers de membranes poreuses, les gaz ( $\text{CO}_2$ , vapeur d'eau,  $\text{O}_2$ ) impliqués dans les mécanismes de la vie cellulaire.

Pour pénétrer ou sortir de la feuille, ces gaz rencontrent une série de résistances : une résistance externe,  $r_a$ , dans la couche limite, variable suivant les conditions écologiques, une résistance,  $r_f$ , au niveau de l'épiderme qui se compose de deux résistances en parallèle, l'une au niveau de la cuticule,  $r_c$ , et l'autre dépendant du degré d'ouverture des stomates  $r_s$  ; enfin une résistance dans le mésophylle,  $r'_m$ , qui intervient uniquement sur la diffusion du gaz carbonique et de l'oxygène. Les deux faces de la feuille sont elles-mêmes en parallèle (cf. fig. 1 et 2). (SLATYER et BIERHUIZEN, 1964 et HOLMGREN et coll., 1965).

(\*) Avec la collaboration technique de M<sup>me</sup> M. LE GLEO et M<sup>lle</sup> N. VILLAIN (I. N. R. A.).

Comparées aux films monomoléculaires, les membranes poreuses végétales sont relativement plus perméables aux gaz qu'à la vapeur d'eau, et lorsque les échanges se font par l'intermédiaire de pores présentant une grande longueur de canal (cas de certaines xérophytes), la résistance au passage de l'oxygène et du gaz carbonique augmente moins rapidement que la résistance à la vapeur, du fait de  $r'm$ . C'est pourquoi la sélection naturelle a souvent porté sur le degré de porosité des membranes épidermiques, lequel conditionne dans une certaine mesure l'adaptation au biotope. (GALE et COLL., 1966 ; WAGGONER, 1965, 1967).

Malgré cette protection de surface, généralement bien adaptée aux conditions climatiques, il est à noter que les quantités d'eau qui transitent à travers la plante peuvent varier de 100 à 1 000 fois la quantité d'eau retenue dans la plante (S. de Parcevaux, 1964-67).

Une bonne connaissance de la structure épidermique des feuilles, ainsi que des caractéristiques physiques qui lui sont attachées, doit conduire à choisir les modes d'intervention les plus aptes à augmenter les rendements ou les qualités tout en économisant l'eau : sélection des clones, façons culturales, mode de plantation, association de cultures, voir utilisation d'agents anti-transpirants, toutes ces interventions ayant finalement pour but d'augmenter le rapport P/T (photosynthèse sur transpiration).

Nous nous proposons, après un bref rappel théorique, d'exposer les principales caractéristiques de quelques plantes fruitières exotiques appartenant à des familles très différentes. Ces études préliminaires devront être complétées par de nombreuses observations sur le terrain afin de préciser la valeur de certaines résistances telles qu'elles se présentent dans les conditions naturelles.

## I. RAPPELS THÉORIQUES

### A. Définition de la résistance globale de la feuille.

Certaines feuilles sont amphistomatiques, c'est le cas par exemple du bananier et du palmier dattier, d'autres n'ont de stomates que sur la face inférieure : Citrus, Ananas. Par ailleurs, la cuticule est souvent plus épaisse sur la face supérieure que sur la face inférieure ; cette dernière, généralement plus riche en stomates, peut se trouver protégée par des bâtonnets cireux : bananier (LUDWIG, 1954) ou des poils en forme d'écaïlle comme cela se rencontre chez *Ananas comosus* (L.) Merr (KRAUS, 1949).

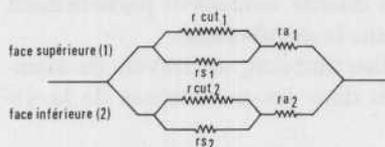


FIGURE 1 : FEUILLE AMPHISTOMATIQUE (BANANIER)

La figure 1 correspond à l'analogie électrique pour les résistances au flux de vapeur dans le cas d'une feuille amphistomatique. Pour chacune de ses faces, il y aura diffusion parallèle entre les stomates et les fissures beaucoup plus petites de la cuticule, et une diffusion en série dans l'air à la sortie de la feuille.

Dans le cas d'une feuille ne possédant de stomates

que sur la face inférieure, le schéma devient celui représenté sur la figure 2.

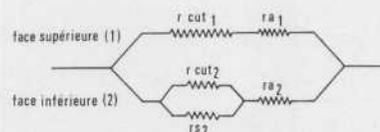


FIGURE 2 : FEUILLE DU TYPE ANANAS OU CITRUS

La résistance de la feuille  $r_f$  pour une face est donnée par la formule :

$$\frac{I}{r_f} = \frac{I}{rc} + \frac{I}{rs}$$

ou encore :

$$r_f = \frac{rc \cdot rs}{rc + rs}$$

La résistance globale  $r$  pour l'ensemble des deux faces de la feuille sera donc :

$$r = \frac{[r_f1 + ra1] [r_f2 + ra2]}{r_f1 + ra1 + r_f2 + ra2}$$

La résistance cuticulaire  $rc$  n'a pas été étudiée systématiquement dans ce travail, on a calculé simplement la valeur de  $r_f$  et  $rs$ .

$r_s$  dépend du nombre et de la dimension des stomates.

### B. Lois de diffusion des gaz.

L'étude de la diffusion de la vapeur d'eau peut s'appliquer au gaz carbonique lequel obéit aux mêmes lois, mais avec un coefficient de diffusion qui lui est propre, et une résistance supplémentaire dans le mésophylle  $r'_m$  pour atteindre les chloroplastes.

La diffusion de la vapeur d'eau à travers une membrane poreuse obéit à la loi de Fick et peut s'écrire :

$$\varphi_m = \frac{C_f - C_r}{ra + rf} \quad (1)$$

Le flux de masse  $\varphi_m$  (ou quantité de vapeur d'eau émise par unité de surface foliaire) est égal à une différence de concentration  $C_f - C_r$ , divisée par la somme des résistances :  $ra + rf$ .

Si  $\varphi_m$  est la transpiration en  $\text{mg.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ,

$C_f$  la concentration de vapeur d'eau dans la feuille en  $\text{mg.cm}^{-3}$ ,

$C_r$  la concentration de vapeur d'eau dans l'air en  $\text{mg.cm}^{-3}$ ,

$ra$  et  $rf$  seront des grandeurs en  $\text{s.cm}^{-1}$  (inverse d'une vitesse).

### C. Détermination de $ra$ , $rs$ et $rf$ .

—  $ra$  représente la résistance à la diffusion de la vapeur d'eau dans la couche limite qui enveloppe la feuille ; cette couche limite est essentiellement fonction de deux paramètres : la vitesse du vent et le coefficient de forme de la feuille.

Il est possible d'estimer  $ra$  en reproduisant un modèle de feuille en papier buvard et en soumettant ce modèle humecté à des vitesses de vent préalablement fixées sous un rayonnement donné. L'équation (1) devient :

$$\varphi'_m = \frac{C_p - C_r}{ra} \quad (2)$$

$\varphi'_m$  est l'évaporation en  $\text{mg.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$

$C_p$  la concentration de vapeur à la surface du papier buvard en  $\text{mg.cm}^{-3}$ .

Connaissant  $\varphi'_m$  ainsi que la température de surface et celle du point de rosée, on peut calculer  $ra$ .

Les valeurs ainsi trouvées ne sont correctes que pour des feuilles glabres et planes du type bananier ou Citrus ; lorsqu'il y a présence de poils : Ananas..., la résistance dans la couche limite est influencée par cette pilosité.

—  $rf$  et  $rs$  résistance de la feuille ou résistance stomatique :  $rs$  représente la résistance qu'offrent les stomates plus ou moins nombreux et plus ou moins ouverts au passage de la vapeur d'eau.

Suivant l'appareil ou le mode de calcul utilisé, on déterminera la résistance stomatique seule,  $rs$ , ou la résultante des résistances stomatique et cuticulaire,  $rf$ .

a) *Mesures au poromètre* : Il existe différents types de ces appareils : le poromètre à pression avec lequel on analyse le passage d'un gaz inerte ( $\text{N}_2\text{O}$  par exemple) au travers de la feuille (SLATYER, 1966, MILTHORPE et PENMAN, 1967). Les résistances ainsi trouvées le sont pour un flux visqueux et nécessitent des corrections et des étalonnages.

Dans les poromètres à diffusion, il est possible d'étudier la diffusion de l'hydrogène à travers la feuille (LOUGUET, 1965) ou la rapidité d'émission du flux de vapeur d'eau à la sortie d'une des faces de la feuille (WALLIHAN, 1964, VAN BAVEL, 1965). On peut déterminer dans ce dernier cas la valeur  $rf$  de chaque face.

b) *Le calcul de  $rf$*  (résultante de  $rf_1$  et  $rf_2$ ) peut se faire en se basant sur l'équation du bilan énergétique de la feuille (RASCHKE, 1956, GATES, 1968, IMPENS, 1966).

c) *Les formules dérivées de celles établies par Brown et Escombe* (1900) pour la diffusion de la vapeur d'eau à travers des tubes capillaires permettent de calculer la résistance stomatique  $rs$ .

C'est ainsi que la formule de O. RENNER (1910) peut être utilisée si l'on connaît la longueur moyenne du canal stomatique et la surface des pores :

$$rs = \frac{1}{n \cdot D} \left[ \frac{L}{\pi r^2} + \frac{1}{2r} \right]$$

D : coefficient de diffusion de l'eau dans l'air en  $\text{cm}^2.\text{s}^{-1}$ ,

$n$  : nombre de stomates au  $\text{cm}^2$

L : longueur du canal stomatique en cm,

$\pi r^2$  : surface du pore en  $\text{cm}^2$ ,

$r$  : rayon moyen du pore en cm,

$rs$  : résistance stomatique en  $\text{s.cm}^{-1}$ .

Cette formule ne s'applique que dans certains cas particuliers. L'une des conditions (LEE et GATES, 1964) est que le rapport du diamètre du tube à sa longueur ne s'écarte pas sensiblement de 1.

d) *Une autre méthode* de type écologique permet de déterminer la somme  $ra + rf$  en découpant une rondelle de feuille de surface connue dont on calcule la transpiration  $\varphi_m$  par pesées sur une balance à torsion. Si entre deux lectures on mesure la température de

surface de la rondelle, grâce à un thermocouple, il devient possible de calculer la somme  $ra + rs$  dans l'équation (1). Cette technique peut se pratiquer aisément sur de grandes feuilles de type bananier. Il faut prendre la précaution de replacer la rondelle de feuille entre chaque pesée à l'emplacement où elle a été prélevée afin de ne pas modifier sa résistance externe  $ra$ .

*Importance relative de  $ra$  et  $rf$  :*

$ra$  est généralement plus petit que  $rf$ , parfois égal, rarement supérieur à  $rf$ .

1)  $ra \approx rf$  : plus la feuille sera grande, plus  $ra$  sera grand et aura tendance à se rapprocher de  $rf$  lorsque les stomates seront ouverts. Dans les régions humides à pluie abondante, la résistance stomatique est faible. Chez le bananier, lorsque la ventilation descend à  $0,5 \text{ m.s}^{-1}$ , la résistance  $ra$  peut devenir supérieure à  $rs$ . Ces conditions se trouvent souvent réalisées dans les régions tropicales peu ventilées (République d'Équateur).

2)  $ra < rf$  : ce cas est toujours réalisé lorsque les stomates se ferment, mais il peut se produire pour des petites feuilles même lorsque leurs stomates sont ouverts. Les plantes des climats arides présentent généralement des petites feuilles et donc une résistance  $ra$  faible, ce qui permet des échanges par convection plus efficaces. La température de surface du limbe reste voisine de la température de l'air et peut facilement être inférieure dès qu'il y a un peu de transpiration. LANGE (1962) a montré que les folioles du palmier dattier peuvent se maintenir à une température voisine de celle de l'air. D'autres plantes placées dans les mêmes conditions (climat mauritanien) ont une température de feuille nettement inférieures à la température de l'air.

3)  $ra \ll rf$  : c'est le cas pour des stomates complètement fermés et même pour des stomates ouverts chez certaines plantes comme les Cactées et les Broméliacées. Ces valeurs de  $rf$  très supérieures à  $ra$  peuvent conduire à une élévation de température de surface importante. Ces plantes présentent généralement des tissus spécialisés qui, en modifiant l'albédo, évitent l'excès d'échauffement. Les zones profondes du méso-

phyllé ainsi protégées n'atteignent pas le seuil thermique de dégradation protéinique (GATES, 1968).

#### D. Application au gaz carbonique.

La diffusion du  $\text{CO}_2$  au travers de la feuille se traitera de la même manière que celle de la vapeur d'eau. Les coefficients de la diffusion de la vapeur d'eau et du gaz carbonique dans l'air sont respectivement  $0,165$  et  $0,258 \text{ cm}^2.\text{s}^{-1}$  à  $20^\circ \text{C}$ . Si on ne fait pas intervenir les facteurs de thermodiffusion (BERNARD, 1968), on peut écrire :

$$\frac{D(\text{H}_2\text{O})}{D(\text{CO}_2)} = \frac{0,258}{0,165} = 1,56$$

Par rapport à  $ra$  et  $rf$ , les résistances au  $\text{CO}_2$ ,  $r'a$  et  $r'f$  seront :

$$r'a = \left[ \frac{D(\text{H}_2\text{O})}{D(\text{CO}_2)} \right]^{0,66} \times ra$$

$$r'a = 1,35 ra$$

La puissance  $0,66$  intervient du fait que la diffusion du  $\text{CO}_2$  dans la couche limite est turbulente (Monteith, 1963, GALE, 1968, MILTHORPE et PENMAN, 1967) :

$$r'f = 1,56 rf$$

Dans les conditions de lumière saturante, la photosynthèse pourra s'écrire :

$$P = \frac{C'a - C'c}{r'a + r'f + r'm}$$

$P$  étant exprimé en  $\text{cm}^3$  absorbé par  $\text{cm}^2$  de feuille,  $C'a$  et  $C'c$  étant les concentrations de  $\text{CO}_2$  dans l'air et dans le chloroplaste,

$r'm$  étant la résistance offerte au passage de  $\text{CO}_2$  dans le mésophylle,

$r'm$  peut être déterminé en laboratoire mais il n'existe pas encore de techniques simples pour la déterminer au champ.

Le cas de l'oxygène n'a pas été envisagé ici, mais les calculs conduiraient à des relations analogues à celles obtenues pour le gaz carbonique.

## II. ÉTUDE DE QUELQUES PLANTES FRUITIÈRES

Les études ont été réalisées en laboratoire sur des échantillons frais de limbe provenant de régions méditerranéennes ou tropicales. Des coupes transversales et tangentielles de tissus fixés dans le Bouin-Hollande ont été exécutées sur une épaisseur de  $5 \mu$ . L'inclusion se faisait dans la gélose et l'ester-wax après déshydratation à  $95 \%$ . La technique de déshydratation peu brutale respecte la disposition et l'agencement des cellules. Des coupes extemporanées de tissus vivants étaient conjointement observées. De nombreuses photos ont été faites sous un micro-

scope optique Leitz à fort grossissement. Par agrandissement photographique, on obtenait un rapport d'environ 2 500.

Il a donc été possible de préciser l'évolution morphologique des stomates au cours de leur fermeture et de déterminer la surface de l'ostiole par planimétrage sur photos. Ces chiffres nous donnaient des valeurs de  $r_s$ , en appliquant la formule de O. Renner.

### 1. BANANIER

Le stomate de bananier présente une fermeture en profondeur (planche I) ; l'ostiole proprement dit possède une longueur légèrement inférieure à  $10 \mu$  et se termine par deux petites lèvres aussi bien sur la face orientée vers la chambre sous-stomatique que sur la face externe. Les lèvres de la face externe ressemblent beaucoup à celles de certaines graminées des genres Panicoidées et Festucoïdées (BROWN, 1962). Leur présence conduit à analyser avec prudence les degrés d'ouverture des stomates obtenus par des méthodes utilisant des empreintes négatives superficielles, telles que collodion ou pâte au silicone. Il faut également un certain entraînement pour estimer cette ouverture par observation directe au microscope à objectif Ultropak. La surface de l'ostiole oscille globalement entre  $10$  et  $100 \mu^2$ . Mais dans les conditions naturelles, les écarts d'ouverture se situent généralement entre  $0$  et  $25 \mu^2$ . Dans cette gamme de valeurs, les variations de  $r_s$  sont très rapides (fig. 3).

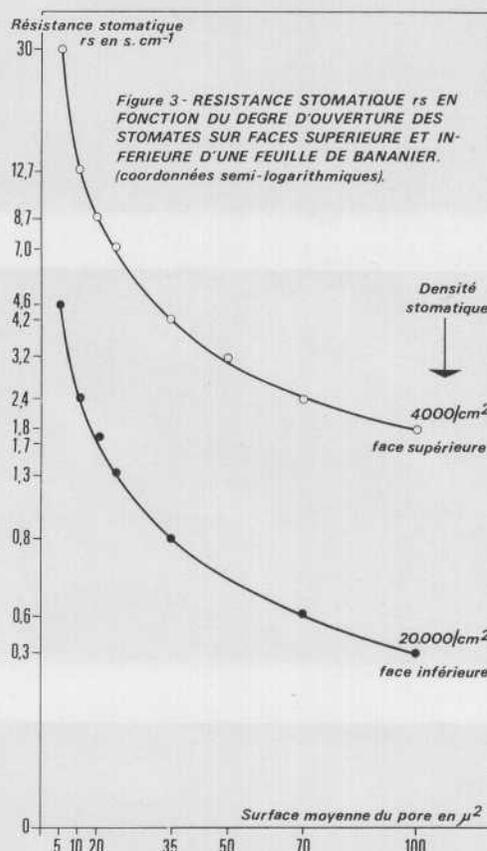
Le nombre de stomate par unité de surface de limbe est fonction inverse de l'éloignement de la nervure centrale ; il est en moyenne de  $4\ 000$  par  $cm^2$  pour la face supérieure et  $20\ 000$  pour la face inférieure. (SKUTCH, 1927, AUBERT, 1968).

La somme  $r_a + r_f$  a pu être calculée par la méthode écologique sur des plantes de serre soumises à un éclairage de  $0,15 \text{ cal. cm}^{-2} \cdot \text{mn}^{-1}$  et à une ventilation de  $1,5 \text{ m.s}^{-1}$  (tableau I).

TABLEAU I.  
Valeurs en  $s.cm^{-1}$ .

	$r_a + r_f$	$r_a$	$r_f$
Zone N près de la nervure....	4,5	0,6	3,9
Zone E extrémité.....	4,0	0,5	3,5

La détermination de  $r_a$  sur la feuille de bananier présente un intérêt particulier puisque cette valeur peut être égale ou supérieure à  $r_f$ . Par ailleurs, la feuille de bananier offre la particularité d'être à géométrie variable, les deux demi-limbes pouvant se replier autour de la nervure centrale. C'est pourquoi différentes valeurs de  $r_a$  ont été déterminées en faisant varier la vitesse du vent, et pour une même vitesse, l'angle d'inclinaison des deux demi-limbes. Un modèle de feuille en papier buvard a été réalisé et les valeurs de  $r_a$  ont été ainsi calculées à différents emplacements sur la feuille : près de la nervure (N), au centre du demi-limbe (C) et à l'extrémité de ce dernier (E) (fig. 4).



métrie variable, les deux demi-limbes pouvant se replier autour de la nervure centrale. C'est pourquoi différentes valeurs de  $r_a$  ont été déterminées en faisant varier la vitesse du vent, et pour une même vitesse, l'angle d'inclinaison des deux demi-limbes. Un modèle de feuille en papier buvard a été réalisé et les valeurs de  $r_a$  ont été ainsi calculées à différents emplacements sur la feuille : près de la nervure (N), au centre du demi-limbe (C) et à l'extrémité de ce dernier (E) (fig. 4).

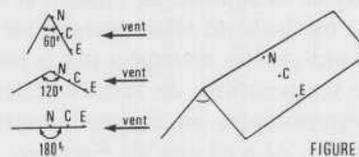
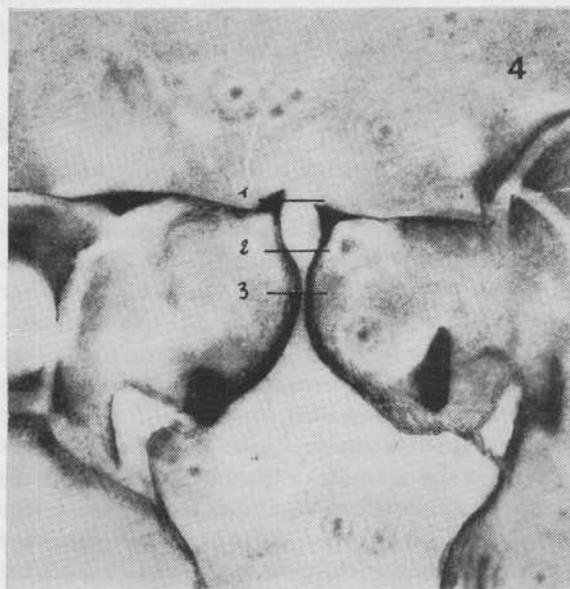
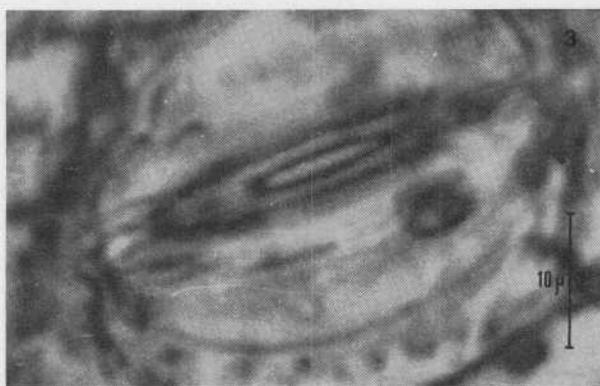
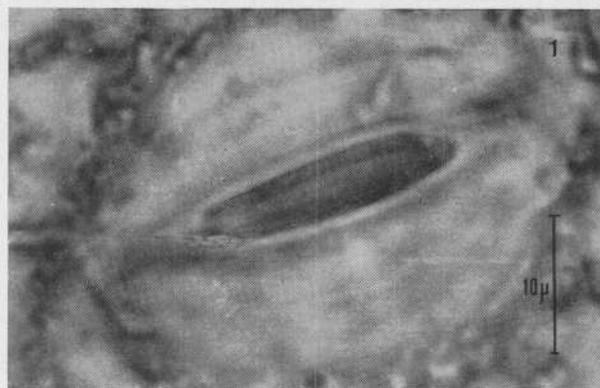


FIGURE 4

PLANCHE I  
FEUILLE DE BANANIER.



Stomates de la face inférieure d'une feuille de bananier provenant de la Côte d'Ivoire.

PHOTOS 1, 2 et 3. — Coupes optiques sur le même stomate. Préparation extemporanée.

PHOTO 4. — Même origine. Coupe transversale après fixation et inclusion dans la gélose et l'ester-wax. Les trois niveaux de fermeture 1, 2 et 3 correspondent aux photos 1, 2 et 3.

TABEAU II.

Valeurs de  $ra$  en  $s.cm^{-1}$ .  
Éclairage :  $0,2 cal.cm^{-2}.mn^{-1}$ .

Angles	VENTILATION $1,5 m.s^{-1}$			VENTILATION $1 m.s^{-1}$			VENTILATION $< 0,5 m.s^{-1}$
	$60^{\circ}$	$120^{\circ}$	$180^{\circ}$	$60^{\circ}$	$120^{\circ}$	$180^{\circ}$	
N	—	—	—	0,35	0,45	—	1,89
C	0,56	0,42	0,40	0,40	0,40	0,82	1,33
E	0,35	—	0,47	0,40	0,40	0,65	1,33

Les valeurs de  $ra$  figurant au tableau II ont été calculées par la méthode du bilan énergétique ; certaines d'entre elles ont pu être recoupées par la méthode écologique. Les températures de surface étaient données par des thermocouples en chromel-constantan réalisés avec des fils de  $0,08 mm$  de diamètre.

Sur la feuille de bananier, la lecture doit se faire dans les 3 mn qui suivent l'implantation du thermocouple car l'oxydation des tanins libérés par la blessure noircit la feuille, ce qui fausse les résultats.

## 2. ANANAS (ANANAS COMOSUS (L.) MERR)

La famille des Broméliacées se compose d'une majorité de plantes épiphytes à feuilles plus ou moins dentées et spinuleuses de consistance semi-rigide. La face inférieure de couleur argentée présente des cannelures formées par des assises régulières hypodermiques de cellules collenchymateuses. Entre deux cannelures se trouvent, au fond d'un sillon protégé par des poils en forme d'écaille, les stomates qui ne sont présents que sur la face inférieure (fig. 7).

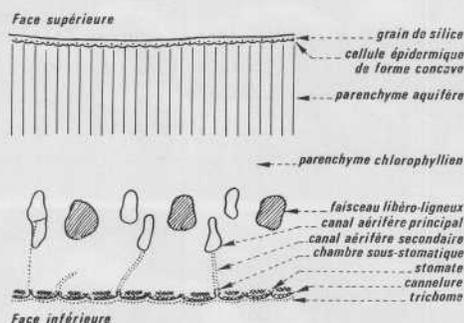


Figure 7 - COUPE TRANSVERSALE SCHEMATIQUE DE LIMBE D'ANANAS

Le trichome des Broméliacées épiphytes est capable d'absorber l'eau, mais chez l'ananas, seuls les poils de la face supérieure, beaucoup moins nombreux ont conservé cette aptitude (LINSBAUER, 1911 et KRAUSS, 1949). L'eau accumulée au centre de la plante par suite de la phyllotaxie et du grand nombre de feuilles, peut donc être mise rapidement en circuit dans le mésophylle par l'intermédiaire du système racinaire interfoliaire et du trichome de la face supérieure.

L'épiderme possède un épaissement important et chaque cellule présente l'aspect d'un miroir concave au centre duquel est situé un grain de silice (planche II, photos 1 et 4). Les degrés de concavité et d'épaississement peuvent varier suivant les conditions écologiques. Les grains de silice ont un diamètre de 3 à 5  $\mu$  et sont très réfléchissants. Sur la face inférieure, l'épaississement des cellules épidermiques est moins accusé.

L'épiderme d'ananas offre une protection efficace contre la dessiccation, les dégâts mécaniques et l'éclairage excessif. Il évite à la plante une trop forte élévation de sa température de surface grâce à son albédo.

Les stomates sont peu nombreux : en moyenne 8 000 par  $\text{cm}^2$  et présentent une ouverture variant le plus souvent de 0 à 30  $\mu^2$ . Les deux cellules stomatiques sont bordées de quatre cellules compagnes, deux polaires et deux latérales. Les deux cellules compagnes

latérales forment sous l'ostiole un anneau sous-stomatique de sorte que la profondeur du canal s'en trouve augmentée et qu'elle peut atteindre 20 à 30  $\mu$ .

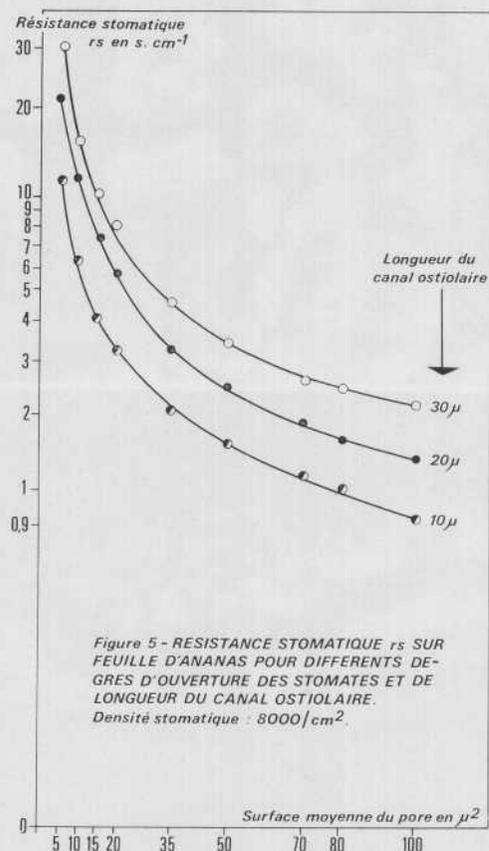


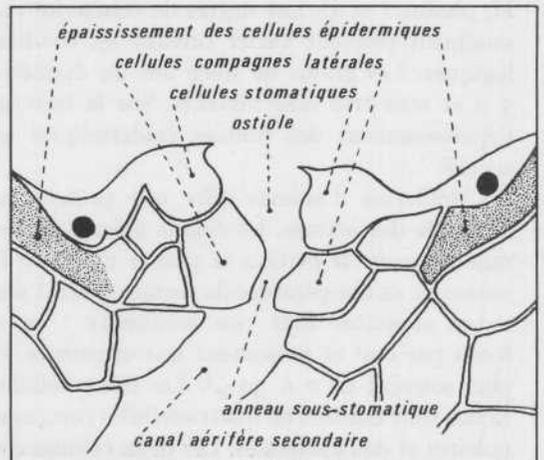
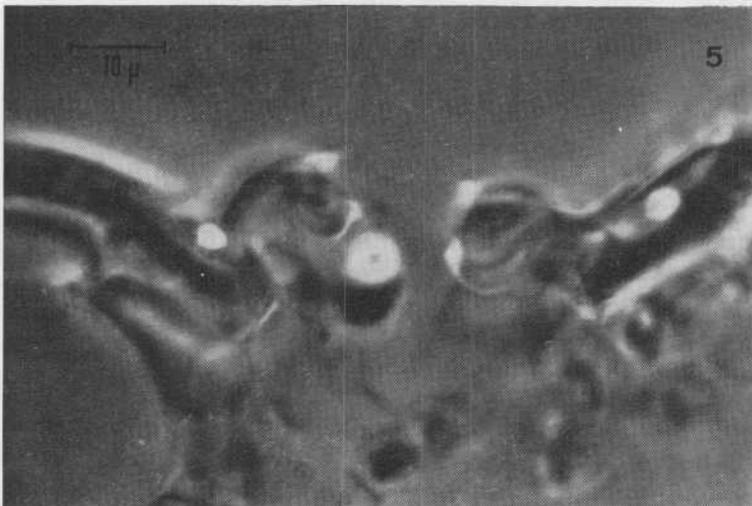
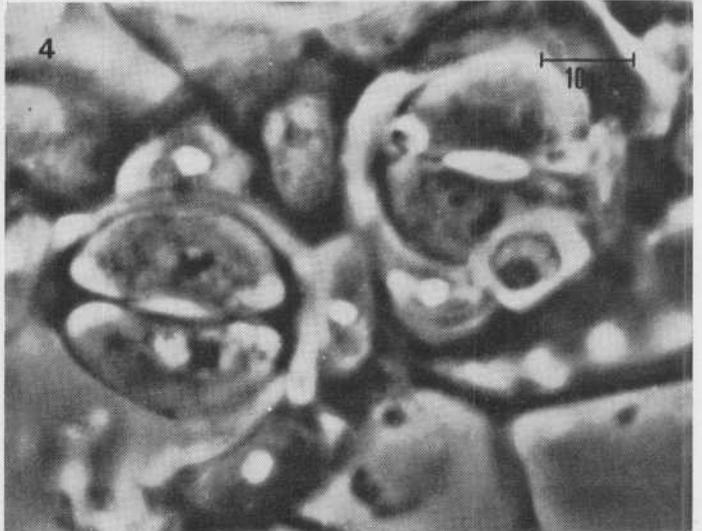
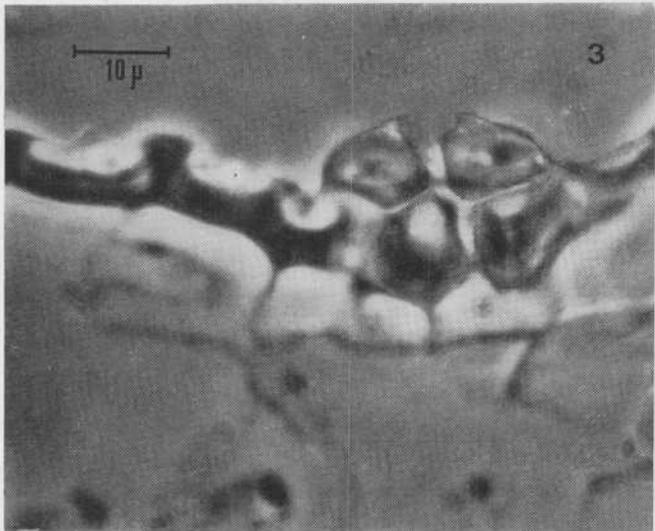
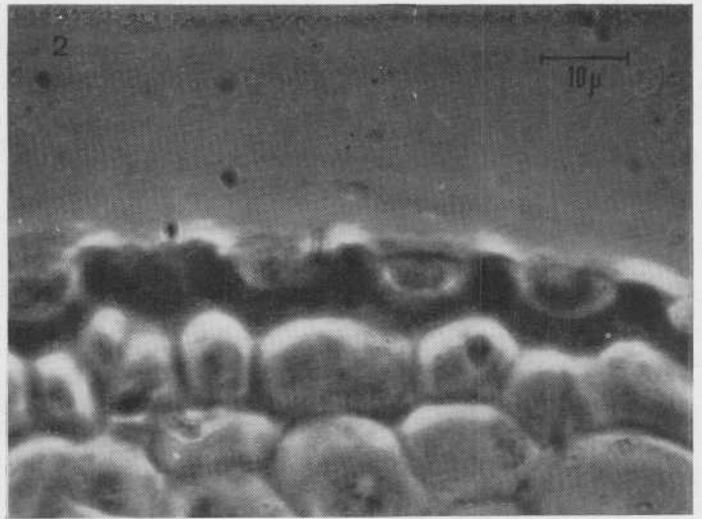
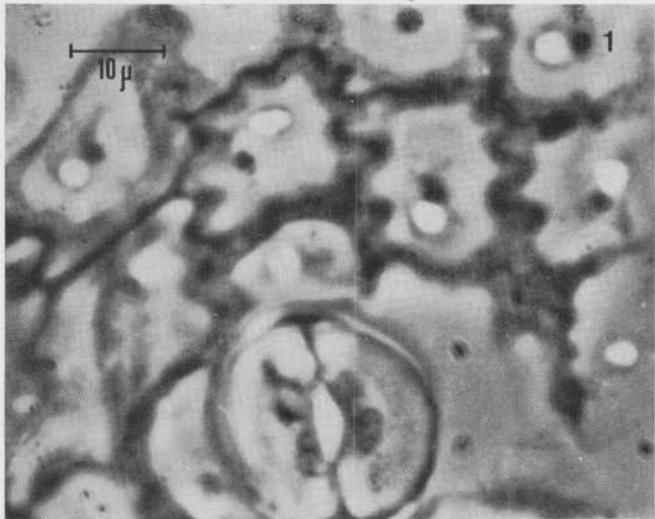
Figure 5 - RESISTANCE STOMATIQUE  $rs$  SUR FEUILLE D'ANANAS POUR DIFFERENTS DEGRES D'OUVERTURE DES STOMATES ET DE LONGUEUR DU CANAL OSTIOLAIRE. Densité stomatique : 8000/ $\text{cm}^2$ .

Sur la figure 5 sont portées les valeurs de  $rs$  en  $s.cm^{-1}$  pour différents degrés d'ouverture ostiolaire et de longueur de canal, telles que les donne la formule de Renner.

La longueur du canal joue très sensiblement sur la résistance stomatique essentiellement dans les faibles ouvertures. Des résultats expérimentaux obtenus par O. Renner sur feuille d'Agave ont montré que la présence, au-dessus du stomate, d'un tube de 30  $\mu$  diminue la transpiration de 1/3 par rapport au cas où ce tube n'existe pas.

La transpiration chez l'ananas, dans les conditions naturelles, est très faible, entre 0,3 et 0,5  $\text{mg.cm}^{-2}\text{h}^{-1}$  (KRAUSS, 1949 et EKERN, 1965), ce qui représente un taux de 60 fois inférieur à la transpiration du bananier. De nuit les échanges gazeux avec le milieu extérieur augmentent si bien que la transpiration s'élève à la

PLANCHE II  
FEUILLE D'ANANAS.



tombée du jour et atteint son maximum entre 20 et 0 h pour les plantes adultes (EKERN, 1965) (fig. 6).

Si les conditions climatiques sont arides, les stomates ne s'ouvrent que de nuit (ABEL, 1924 et EKERN, 1965). L'accumulation de gaz se fait dans les canaux aërières principaux qui se trouvent en communication avec les stomates par l'intermédiaire de canaux aërières secondaires (fig. 7). Dans la journée, la plante arrête sa transpiration stomatique mais le processus d'assimilation peut continuer grâce à cette accumulation interne de gaz. Ce phénomène a lieu dans le cas de conditions climatiques sévères. En région tropicale humide, la régulation stomatique se rapproche plus ou moins de la normale.

Le comportement de l'ananas est donc très particulier. ABEL (1924) a montré que ses racines laissent échapper un gaz contenant 30 à 40 % d'oxygène et dépourvu de CO<sub>2</sub>. On peut obtenir également ce gaz à partir de feuilles mises en flottaison. Dans les deux cas, le gaz ne s'échappe que si la plante est éclairée et le volume émis dépend de l'intensité lumineuse. Il semble bien que les stomates étant fermés, l'oxygène de la photosynthèse s'échappe par les racines ou une blessure occasionnelle sur la feuille.

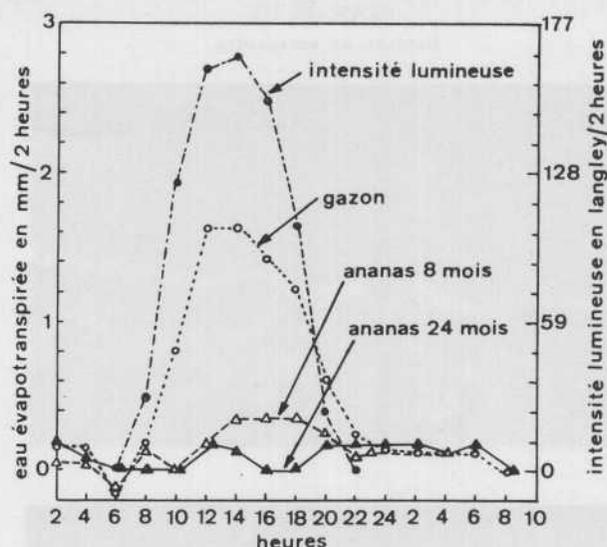


Figure 6 - EVAPOTRANSPIRATION SUR GAZON, ANANAS DE 8 MOIS ET ANANAS DE 24 MOIS. Sur la plante adulte, l'évapotranspiration se maintient à des valeurs proches du minimum aux heures les plus chaudes de la journée; les stomates se trouvent donc à ce moment en phase de fermeture. (d'après C. EKERN, Plant Physiology 1965)

### 3. CITRUS

Les feuilles du genre Citrus sont simples. Elles ne possèdent que la foliole terminale, contrairement au genre Poncirus. De forme elliptique parfois lancéolée, elles sont glabres et sur leur pétiole peuvent conserver des traces de folioles latérales. Le caractère de Dicotylédones se traduit par une répartition désordonnée des nervures secondaires ou tertiaires, et des stomates dispersés au hasard.

La densité stomatique est plus forte au centre de la

feuille et varie suivant les espèces et les conditions climatiques. Dans les régions tropicales, il est fréquent de rencontrer des Citrus dépassant 500 stomates par mm<sup>2</sup>, alors que ce chiffre n'est pas toujours atteint en climat méditerranéen (HIRANO, 1931).

Chez le citronnier et le mandarinier, le nombre de stomates est plus élevé que chez l'oranger (Orangers Berna ou Washington Navel) : 580 contre 460 par mm<sup>2</sup>. TURRELL (1947) donne les dimensions des stomates de quelques espèces (tableau III) :

#### PLANCHE II

##### FEUILLE D'ANANAS.

*Ananas comosus* (L.) variété 'Cayenne lisse' en provenance de Martinique.

PHOTO 1. — Stomate d'ananas ouvert. Les cellules épidermiques voisines se plient en accordéon très tôt après leur formation; ce plissement provoque la formation d'une surface cellulaire externe concave. Les épaisissements des parois se font par la suite, de même que la formation du grain de silice que l'on voit au centre de chaque cellule (face inférieure).

PHOTO 2. — Épiderme de face supérieure vu en coupe transversale : les épaisissements des parois cellulaires dépassent 5 μ.

PHOTOS 3 et 4. — Face inférieure : stomates vus en coupe transversale plus ou moins fermés (3) et stomates vus en coupe tangentielle (4); on distingue la présence autour des deux cellules stomatiques des 4 cellules compagnes : 2 polaires et 2 latérales.

PHOTO 5. — Face inférieure; stomate ouvert vu en coupe transversale.

TABLEAU III.

	LONGUEUR (en μ)	LARGEUR (en μ)	SURFACE MOYENNE (EN μ <sup>2</sup> )
Citronnier Eureka...	7,04	3,08	17,0
Pomélo Marsh.....	8,06	2,08	13,2
Orange Valencia....	8,91	3,80	26,6
Orange Washington Navel.....	4,7	3,3	8,7

PLANCHE III  
FEUILLE DE BIGARADIER.

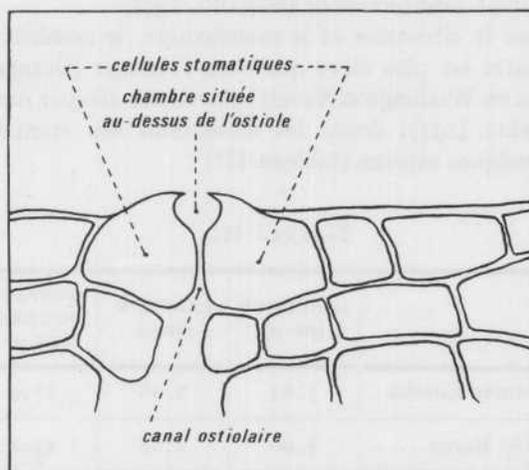
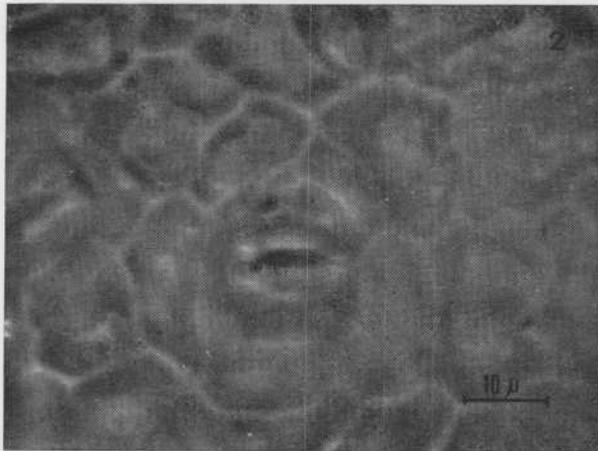
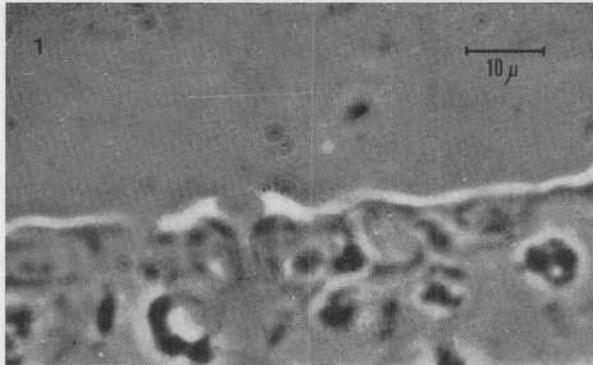
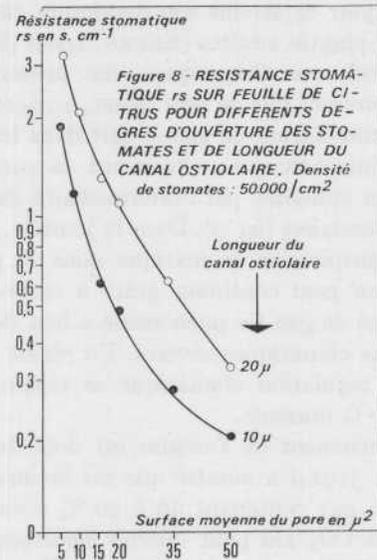


PHOTO 1. — Coupe transversale d'une feuille de Bigaradier avec un stomate.

PHOTO 2. — Épiderme inférieure d'une feuille de Bigaradier.



Les chiffres ci-dessus représentent les dimensions moyennes de la section du canal ostiole.

Les lèvres des cellules stomatiques sont assez proéminentes et forment une sorte de chambre au-dessus de l'ostiole ; au microscope optique, l'image de surface obtenue ne permet de discerner que l'écartement des lèvres (planche III, photo 1).

Le schéma de la résistance globale d'une feuille de Citrus est représenté sur la figure 2 (*1<sup>re</sup>* partie). La résistance cuticulaire de la face supérieure est très importante et les échanges gazeux se font à 90 % par la face inférieure (G. SICILIA, 1960).

En prenant comme valeur moyenne de longueur du canal stomatique 10 et 20  $\mu$  les résistances stomatiques  $r_s$  peuvent être calculées par la formule de Renner (fig. 8).

Le fait de doubler la profondeur du canal ostiole équivaut à diminuer de moitié la densité de stomates au cm<sup>2</sup> ;  $r_s$  dans les deux cas prendra une valeur deux fois plus élevée. Il en va de même si la section du canal ostiole diminue de moitié ; et les plantes en agissant uniquement sur l'ouverture de l'ostiole ont donc à leur disposition un moyen très efficace de contrôler leur régulation stomatique. Ces remarques se déduisent aisément d'une application numérique de la formule de O. Renner.

Le nombre de stomates par unité de surface foliaire intervient pour sa part sur la rapidité des changements de  $r_s$  en fonction de l'ouverture ostiole. Plus ce nombre de stomates est élevé, plus la gamme d'ouverture ostiole est faible pour faire varier  $r_s$  d'une valeur donnée.

Les feuilles de Citrus ont des densités stomatiques très élevées qui diffèrent assez peu suivant les espèces et les conditions écologiques ; environ un cinquième de la densité moyenne. Ces variations auront donc une incidence minime sur la résistance stomatique en regard de celle provoquée par la diversité qui peut être observée sur la section ou même la longueur du canal ostiolaire. C'est ainsi que d'après les chiffres de Turrell (tableau III) la régulation stomatique chez l'oranger serait meilleure dans le groupe des 'Navels', que dans celui des 'tardives'.

La figure 8 fait apparaître chez les Citrus une faible amplitude des valeurs de  $r_s$  (de 3 à 0,3 s.cm<sup>-1</sup> seulement) ; et pour les raisons citées plus haut la courbe offre une pente très prononcée. La régulation stoma-

tique qui s'ensuivra sera adaptée aux climats chauds et secs du type méditerranéen, mais avec toujours une consommation en eau importante puisque  $r_s$  ne s'élève guère au-dessus de 3 s.cm<sup>-1</sup>, ce qui explique les forts besoins en irrigation de l'agrumiculture méditerranéenne.

Dans les climats humides de la zone tropicale, la plante maintiendra ses stomates ouverts donc sa résistance stomatique dans les valeurs basses. Le rendement photosynthétique s'en trouvera amélioré et le développement végétatif plus important. D'après MENDEL, (1958), dans certaines zones tropicales (Colombie, Équateur) les Citrus peuvent atteindre en trois ans la taille d'un Citrus méditerranéen de sept ans d'âge.

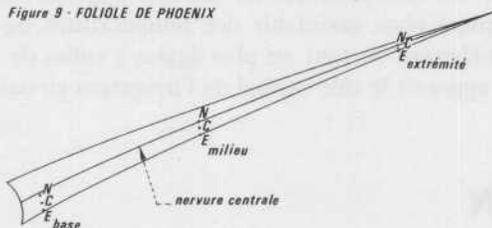
#### 4. PALMIER DATTIER

Rares sont les études entreprises sur l'appareil stomatique du palmier dattier. Sur Phoenix, en général, la densité stomatique avoisine celle des Citrus, mais les stomates sont ici répartis d'une façon homogène sur les deux faces de la foliole (tableau IV et fig. 9).

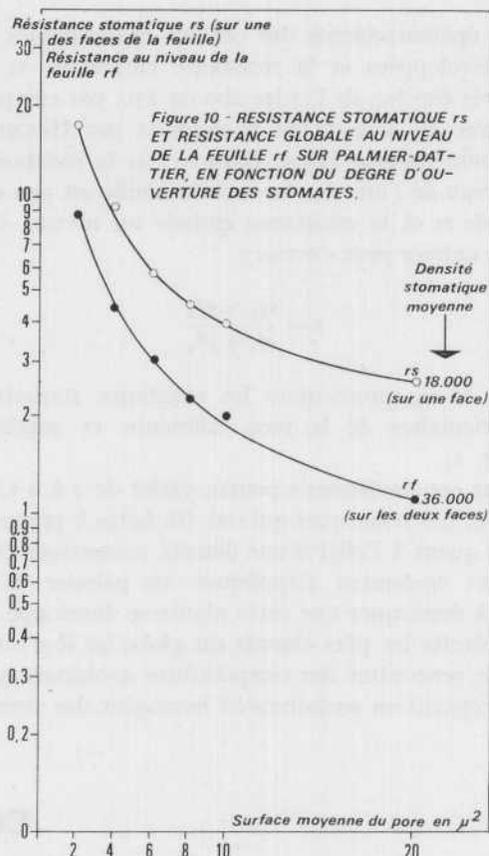
TABLEAU IV.  
Densité de stomates au centimètre carré sur foliole de Phoenix.

	FACE SUPÉRIEURE			FACE INFÉRIEURE		
	base	milieu	extrémité	base	milieu	extrémité
N	17 000	20 000	19 000	17 000	15 000	19 000
C	15 000	15 000	19 000	15 000	15 000	19 000
E	16 000	14 000	19 000	20 000	14 000	19 000

Figure 9 - FOLIOLE DE PHOENIX



Les photos 3 et 4 de la planche IV indiquent une structure très particulière de stomate, se caractérisant par l'absence de lèvre au-dessus de l'ostiole, un canal ostiolaire long et étroit, dont la section peu



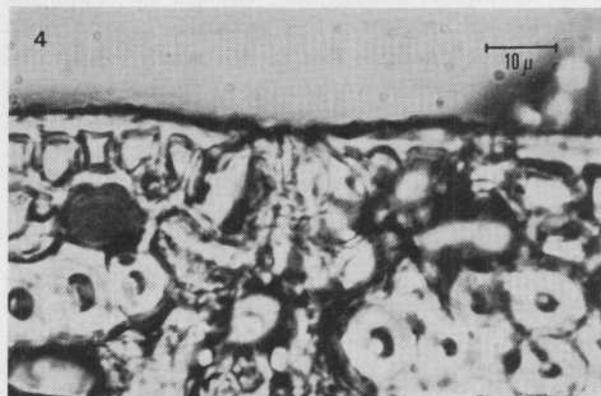
varier de 2 à 16  $\mu^2$ , des cellules de garde très développées. La résistance stomatique  $r_s$  calculée par la formule de O. Renner peut varier de 4 à 17 s.cm<sup>-1</sup> sur l'une des faces.

PLANCHE IV  
FEUILLE DE PHOENIX.



PHOTO 3. — Épiderme d'une feuille de Phoenix avec stomate.

PHOTO 4. — Coupe transversale d'une feuille de Phoenix au niveau d'un stomate.



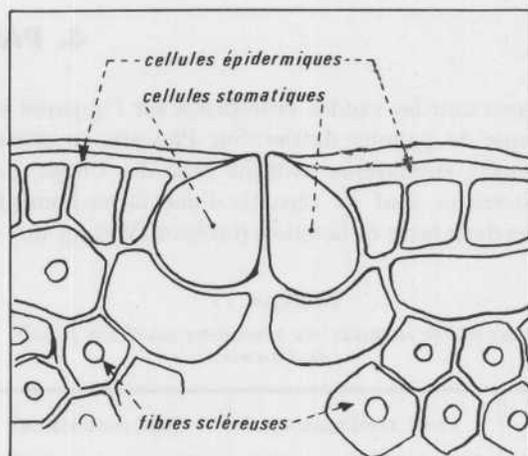
Les épaissements des cellules épidermiques sont très développées et la résistance cuticulaire  $r_c$  doit être très élevée : de l'ordre 200 ou 250, par comparaison avec les valeurs de  $r_c$  données par HOLMGREN 1965 pour *Quercus robur*. Dans ce cas la résistance  $r_f$  au niveau de l'une des faces de la feuille est peu différente de  $r_s$  et la résistance globale au niveau de la feuille entière peut s'écrire :

$$r = \frac{r_{f_1} \times r_{f_2}}{r_{f_1} + r_{f_2}}$$

où  $r_{f_1}$  et  $r_{f_2}$  représentent les résistances stomatiques et cuticulaires de la face inférieure et supérieure (cf. fig. 1).

Dans ces conditions  $r$  pourra varier de 2 à 9 s.cm<sup>-1</sup> (fig. 10). Les remarques qui ont été faites à propos des Citrus quant à l'effet d'une densité stomatique élevée peuvent également s'appliquer au palmier dattier. Il est à remarquer que cette plante se développe dans les endroits les plus chauds du globe où il n'est pas rare de rencontrer des températures avoisinant 50° C.

La répartition parfaitement homogène des stomates



sur les deux faces des folioles évitera les échauffements incompatibles avec la vie cellulaire, que des feuilles du type Citrus et à plus forte raison Bananier atteindraient rapidement si elles étaient placées dans les mêmes conditions. (Le seuil de dégradation protéinique se situe aux environs de 42° C.) Si le palmier dattier est bien alimenté en eau son appareil foliaire est équipé pour maintenir des températures de surface inférieure ou tout au plus égales à celles de l'air. Ainsi apparaît le rôle capital de l'irrigation en oasis.

## CONCLUSION

Toute étude physiologique ou agronomique nécessite une bonne connaissance du matériel biologique utilisé. Les recherches sur la morphologie des plantes présentées ici ont débuté au laboratoire ; elles conduisent à définir un certain nombre de grandeurs physiques. Cette étude préliminaire prendra tout son intérêt lorsqu'elle sera confrontée avec les résultats obtenus sur le terrain.

Les membranes épidermiques végétales présentent la particularité d'être poreuses et vivantes. Leur porosité se trouve sous la dépendance de facteurs génétiques, écologiques et physiologiques. Les facteurs génétiques déterminent, dans une famille ou une espèce donnée, le nombre, la forme, la répartition des stomates et conditionnent l'adaptation du végétal à un climat moyen donné. Les facteurs écologiques peuvent agir, mais plus faiblement sur les caractères morphologiques des plantes en modifiant l'albédo, la couche pileuse, la taille des feuilles...

Les facteurs physiologiques agissent sur les mécanismes de régulation et d'adaptation à court terme. Les processus de fermeture et d'ouverture des stomates sont encore peu connus. Il est actuellement admis que les concentrations en eau et en gaz carbonique interviennent plus ou moins directement en jouant sur la pression osmotique, donc la turgescence et l'état d'ouverture des cellules de garde. Le gaz carbonique agirait en modifiant l'acidité, et par conséquent la phosphorylation des sucres à l'intérieur des cellules stomatiques. Ces mécanismes de régulation correspondent à des réactions chimiques assez complexes qui exigent probablement la présence d'ions nutritifs indispensables. Or les cellules stomatiques sont relativement isolées (peu ou pas de plasmodesmes) et peuvent donc être sujettes à des carences minérales spécifiques.

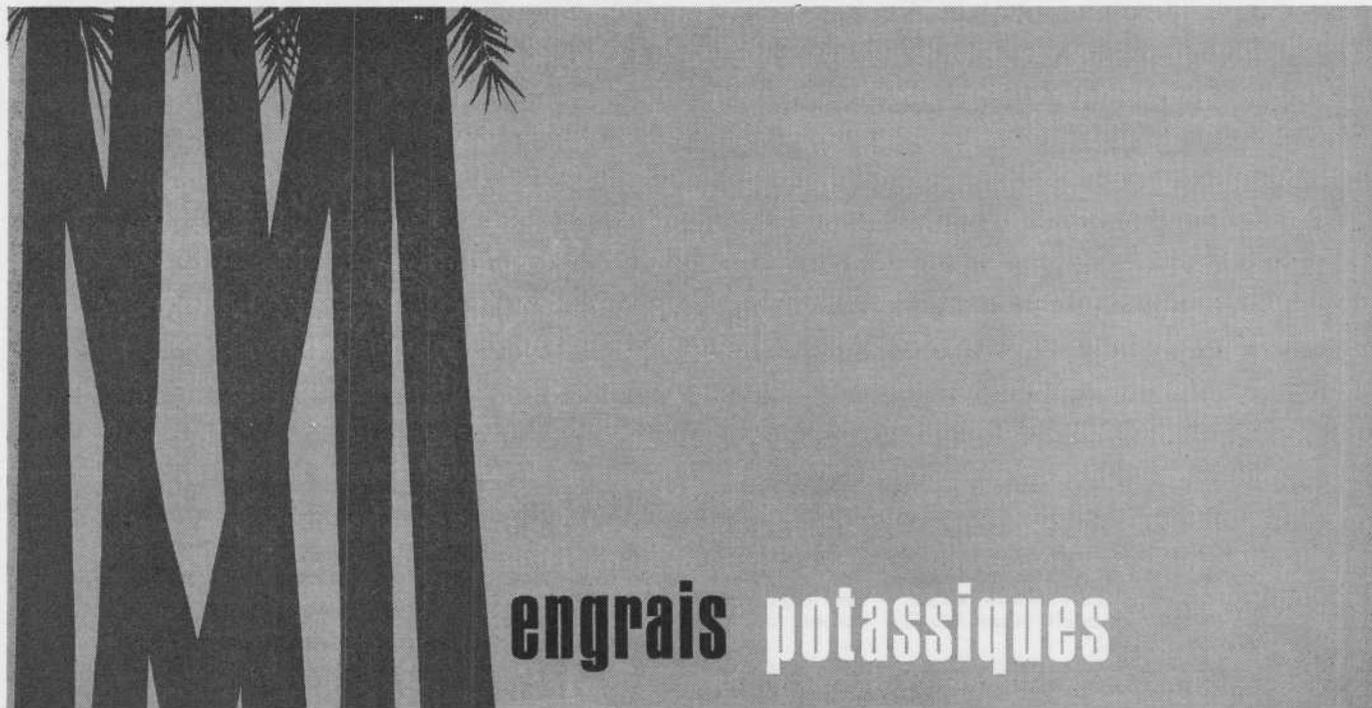
Les recherches sur l'appareil stomatique des végétaux présentent non seulement un intérêt dans l'étude entre la plante et le milieu ambiant, mais également dans celle du métabolisme (PEASLEE et MOSS, 1968).

Manuscrit reçu le 27 janvier 1969.

#### BIBLIOGRAPHIE

- ABEL (F. A. E.). — 1924. Physiological studies of the pineapple plant. M. S. Thesis Univ. Hawai.
- AUBERT (B. M.). — 1968. Études préliminaire des phénomènes de transpiration chez le bananier; application à la détermination des besoins en irrigation dans les bananeraies d'Équateur. *Fruits*, Vol. 23, n° 7, 357-81 et Vol. 23, n° 9, 483-94.
- BERNARD (E. A.). — 1968. Théorie des échanges gazeux et énergétiques entre la végétation et l'air. « Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire. » Actes du Colloque de Copenhague (1965) UNESCO. Recherches sur les ressources naturelles, tome V, Éd. Eckardt, p. 67-83.
- BOUCHET (R. J.). — 1964. Évaporation réelle, évaporation potentielle et production agricole. L'eau et la production végétale, 151-232, I.N.R.A., Paris.
- BROWN et ESCOMBE. — 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon dioxide and translocation in plants. *Phil. Trans. Roy. Soc.*, London B, 193-223-91.
- BRUN (W. A.). — 1962. Rhythmic stomatal opening responses in banana leaves. *Physiology Plant.*, 623-50.
- BRUN (W. A.). — 1965. Rapid changes in transpiration in banana leaves. *Plant Physiol.*, 797-802.
- CHARTIER (P.). — 1966. Étude théorique de l'assimilation brute de la feuille. *Ann. Phys. vég.*, 8 (3), 167-68.
- EKERN (P. C.). — 1965. Evaporation of pineapple in Hawai. *Plant Physiol.*, 40, 736-39.
- GAASTRA (P.). — 1963. Climatic control of photosynthesis and respiration. In Evans: Environmental control of plant growth. *Academic Press*, New York and London.
- GALE (J.), ROBERTS (E. B.) et HAGAN (R. M.). — 1967. High alcohols as antitranspirants. *Water Resources research.*, vol. 3, n° 2.
- GALE (J.), ROBERTS (E. B.) et HAGAN (R. M.). — 1966. Plant antitranspirants. *Annual Review of plant physiology*, t. 17, 269-82.
- GALE (J.) et POLYAKOFF-MAYRER (A.). — 1968. Resistances to the diffusion of gas and vapor in leaves. *Physiol. plant.*, Vol. 21, 1170-76.
- GATES (D. M.). — 1968. Transpiration and leaf temperature. *Annual review of Plant Physiol.*, vol. 19, 211-38.
- HIRANO (E.). — 1931. Relative abundance of stomata in citrus and some related genera. *Bot. Gaz.*, 92, 296-310.
- HOLMGREN (P.), JARVIS (P. J.) et JARVIS (M.). — 1965. Resistances to carbon dioxide and water vapor transfer in leaves of different plant species. *Physiol. Plant.*, vol. 18, 557-73.
- IMPENS (I.). — 1966. Diurnal changes in the internal and external diffusion resistances of upper and lower leaves in a crop of bean. *Ecologia plantarum*, n° 3 et 4, tome I, 1966.
- KRAUSS (B. H.). — 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple. *Ananas Comosus (L.) MERR. Bot. Gazette*, vol. 110, Number 2, 159-217, 333-404, 550-86.
- LANGE (O. L.). — 1962. Leaf temperatures and methods of measurement. *Méthodologie de l'écophysiologie végétale*. Actes du colloque de Montpellier. UNESCO.
- LEE (R.). — 1967. The hydrologic importance of transpiration control by stomata. *Water Resources research.*, Vol. 3, n° 3, 737-52.
- LEE (R.) et GATES (D. M.). — 1964. Diffusion resistance in leaves as related to their stomatal anatomy and micro-structure. *Ann. Journ. of Botany*, 51, 963-75.
- LINACRE (E. T.). — 1966. Resistance impeding the diffusion of water vapour from leaves and crops. Thèse pour le grade de Docteur de l'Université de Londres, 1966.
- LINSBAUER (K.). — 1911. Zur physiologische Anatomie der Epidermis und Durchlüftungsapparatus der Bromeliaceen. *Sitzungsber. Kais. Akad. Wiss. Wien* 120, 329-48.
- LOUGUET (Ph.). — 1965. Sur une méthode d'étude du mouvement des stomates utilisant la diffusion de l'hydrogène à travers la feuille. *Méthodologie de l'écophysiologie végétale*. 1962. UNESCO p. 307-16.
- LUDWIG (E.), CARR (P. H.) et LOOMIS (W. E.). — 1954. The sub-microscopic structures of plant surfaces. *Amer. Journ. of Botany*, 41, 593-600.
- MENDEL. — 1968. Communication présentée au Symposium International des Citrus de Riverside, 1968.
- MILLER (P. C.) et GATES (D. M.). — 1967. Transpiration resistance of plants. *American Midland Naturalist*, vol. 77, n° 1, 77-85.
- MILTHORPE (F. L.) et PENMAN (H. L.). — 1967. The diffuse conductivity of the stomata of wheat leaves. *J. exp. Bot.*, Vol. 18, 422-57.
- MONTEITH (J. L.). — 1963. Gas exchange in plant communities. In Evans. Environmental control of plant growth. *Academic press*. New York and London.
- PARCEVAUX (S. de). — 1964. Transpiration végétale et production de matière sèche. Essai d'interprétation en fonction des

- facteurs du milieu. L'eau et la production végétale. I.N.R.A., Paris.
- PARCEVAUX (S. de). — 1967. Mesure des résistances à la diffusion gazeuse au niveau des feuilles grâce aux analogies rhéoelectriques. Dans : Phénomènes de transport avec changement de phase dans les milieux poreux et colloïdaux. C.N.R.S. Colloques internationaux du C.N.R.S.
- PEASLEE (D. E.) et MOSS (D. N.). — 1968. Stomatal conductivities in K-deficient leaves of Maize (*Zea mays* L.) *Crop Science*, vol. 8, juil.-août 1968, n° 4.
- RASCHKE (K.). — 1956. Über die Physikalischen Beziehungen zwischen Wärmeübergangzahl, Strahlungsaustausch temperatur und Transpiration eines Blattes. *Planta*, 48, 200-38.
- REED (H. S.) et HIRANO (E.). — 1931. The density of stomata in citrus leaves. *Journ. Agr. Res.*, 43, 209-22.
- RENNER (O.). — 1910. Beiträge zur Physik der Transpiration. *Flora*, 100, 451-547.
- SICILIA (G.). — 1960. El cultivo de los agríos. Madrid 1960, 800 p.
- SCHULZ (E.). — 1930. Beiträge zur physiologischen und phylogenetische Anatomie der vegetative Organe der Bromeliaceen. *Bot. Arch.*, 29, 122-209.
- SKUTCH (A. F.). — 1927. Anatomy of leaf of banana *M. Sapientium* var. hor. Gros Michel. *Bot. Gaz.*, 337-91.
- SLATYER (R. O.) et BIERHUIZEN (J. F.). — 1964. The influence of several transpiration suppressants on transpiration, photosynthesis and water use efficiency of cotton leaves. *Aust. Journ. of bid. Sciences*, t. 17, 131-45.
- SLATYER (R. O.) et JARVIS (P. G.). — 1966. Gaseous diffusion porometer for continuous measurements of diffusive resistance of leaves. *Science*, vol. 151, 574-76.
- TURREL (F. M.). — 1947. Citrus leaf stomata : structure composition and pore size in relation to penetration of liquids. *Bot. Gaz.*, vol. 108, nb. 4, juin 1947.
- VAN BAVEL (C. H. M.), NAKAYAMA (F. S.) et EHRLER (W. L.). — 1963. Measuring transpiration resistance of leaves. *Plant Physiol.*, vol. 40, n° 3, p. 535-40.
- WAGGONER (P. E.). — 1965. Relative effectiveness of change in upper and lower stomatal openings. *Crop. Science*, Vol. 5, 291-94.
- WAGGONER (P. E.). — 1965. Decreasing transpiration and the effect upon growth in Plant environment and efficient use water. American Society of agronomy Wisconsin.
- WAGGONER (P. E.). — 1967. Moisture loss through the boundary layer. S. W. Tromp. and H. W. Wiche. *Biometeorology* vol. 3 Proc. 4th Int. Biometeorol. Congr. New Brunswick. Swets and Zeitlinger Pub. Co. Amsterdam, 41-52.
- WAGGONER (P. E.) et ZELITCH (I.). — 1965. Transpiration and the stomata of leaves. *Science*, 150, n° 3702, 1413-20.
- WALLIHAN (F. F.). — 1964. Modification and use of an electric hygrometer for estimating relative stomatal apertures. *Plant Physiology*, 39, 86-90, 1964.



# engrais potassiques

373 R



RENSEIGNEMENTS - DOCUMENTATION  
**SCPA SOCIÉTÉ COMMERCIALE DES POTASSES ET DE L'AZOTE**  
 11, av. de FRIEDLAND - PARIS 8<sup>e</sup> - Tél. : 225-74-50 - Telex : 28 709 POTA-PARIS

