

UNIVERSITE DE DROIT, D'ECONOMIE ET DES SCIENCES
AIX - MARSEILLE
FACULTE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE SAINT - JEROME

THESE présentée

par **Marie-Christine DAUNAY**

pour obtenir le grade de **Docteur** en Sciences
de l'Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'AIX - MARSEILLE
(AIX - MARSEILLE III)

Spécialité :

Développement et Amélioration des végétaux

**ADAPTATION DE L'AUBERGINE AU CLIMAT MEDITERRANEEN :
RECHERCHE DE CARACTERES MORPHOLOGIQUES
ET PHYSIOLOGIQUES IMPLIQUES**



soutenue le 16 Décembre 1986 devant la Commission d'examen : P. NEVILLE
L. SALSAC
P.G. SCHOCH
E. POCHARD
Ph. MALET

REMERCIEMENTS

L'analyse des mécanismes de l'adaptation de l'Aubergine au milieu agro-climatique méditerranéen s'intègre dans l'activité de recherche consacrée à cette espèce, qui m'a été confiée depuis 1977 à la Station d'Amélioration des Plantes Maraîchères de l'INRA de Montfavet.

Je remercie P. NEVILLE, Professeur de morphogenèse végétale à la faculté de St-Jérôme (Université d'AIX-MARSEILLE III), pour la disponibilité et la confiance dont il a fait preuve à mon égard et pour sa participation au jury.

Mes remerciements vont aussi à L. SALSAC, Professeur de biochimie et de physiologie végétale à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier, d'avoir accepté de juger le travail présenté ici.

Je tiens à remercier P. PECAUT et R. DUMAS de VAULX successivement directeurs de la Station d'Amélioration des Plantes, de m'avoir permis de consacrer une part importante de mon temps de travail à la synthèse de plusieurs années d'essais et d'avoir contribué à l'amélioration de la rédaction par leurs critiques.

Je remercie E. POCHARD qui est l'initiateur du travail présenté ici, pour ses suggestions dans l'analyse des résultats et leur rédaction et pour sa participation au jury de cette thèse.

Ma reconnaissance s'adresse à mes collègues de la Station de Bioclimatologie de l'INRA de Montfavet, Ph. MALET et P.G. SCHOCH et à J. BADIA de la Station de Biométrie de l'INRA de Toulouse, sans le soutien scientifique desquels le travail présenté ici n'aurait pu être réalisé.

Je remercie aussi G. GUYOT et Ch. BALDY de la Station de Bioclimatologie ainsi que S. AUBERT de la Station de Technologie des Produits Végétaux et B. DELECOLLE de la Station de Pathologie Végétale pour leur aide documentaire ou technique et pour leurs conseils.

Je tiens à remercier vivement E. JULLIAN, technicienne du laboratoire "Piment-Aubergine", ainsi que J.C. L'HOTEL et le regretté J.P. RIEU, techniciens en Bioclimatologie, qui ont participé intensément aux mesures et aux calculs présentés ici.

Mes remerciements chaleureux vont à L. LATERRROT, bibliothécaire-documentaliste de la Station d'Amélioration des Plantes, qui a déployé une énergie considérable à trouver les nombreux documents que je lui demandais ainsi qu'à A. BOURRET, secrétaire à la Station d'Amélioration des Plantes, qui a assuré la frappe de cette thèse avec une constance, une détermination et une gentillesse remarquables.

Enfin, je remercie le personnel de la Station d'Amélioration des Plantes de Montfavet qui est en "prise" directe sur les plantes et dont l'assistance technique quotidienne est indispensable à toute recherche agronomique, ainsi que J. ROUGIER de la Station de Pathologie Végétale pour son aide à la réalisation des planches photographiques.

Comme "mot de la fin", je tiens à dire à R. BRAND, mon compagnon de route, que son calme, sa patience et sa disponibilité ont contribué à ce que je mène jusqu'à son terme, le travail de longue haleine présenté ici.

RESUME

L'objectif est de déterminer les caractéristiques des variétés méditerranéennes d'Aubergine qui sont impliquées dans l'"adaptation" aux climats chauds et secs, afin de proposer de nouveaux critères de sélection, complémentaires du rendement et si possible plus précoces. Pour cela on compare en Avignon, sous climat chaud et sec et dans de bonnes conditions agronomiques, trois variétés méditerranéennes (M) à trois variétés extrême-orientales (EO), originaires également de régions chaudes mais humides, et on mesure leur croissance et les variables qui pilotent le bilan énergétique des feuilles, essentiellement la résistance stomatique et les propriétés optiques.

Les variétés M expriment un certain nombre de "tendances" xérophytes : leurs racines sont plus denses et plus profondes que celles des variétés EO, leurs feuilles contiennent plus d'eau et sont plus épaisses, elles ont des stomates plus nombreux ; les valeurs de leur rapport réflectance/transmittance sont plus élevées, en particulier dans l'infra rouge moyen (1450-2200 nm). Une expérience de greffage entre variétés M et EO montre que la vigueur des racines augmente le nombre et le poids moyen des fruits ; ce critère est donc intéressant à utiliser en sélection, d'autant plus que la fréquence des stomates en est un marqueur précoce, non destructif et plus facile à mesurer.

Par contre les variétés M et EO ne diffèrent pas au champ, ni pour la résistance stomatique ni pour la réflectance ou la transmittance des feuilles, alors qu'on aurait pu s'attendre à ce que les valeurs de ces trois paramètres soient plus élevées chez les variétés "adaptées" à la sécheresse. Cela montre que des mesures à l'échelle de la feuille sont insuffisantes pour décrire le comportement de la plante entière, car elles négligent complètement l'influence de la géométrie de la partie aérienne. Compte-tenu d'un port plus compact et plus dressé, les variétés M n'absorbent sans doute pas la même quantité de rayonnement infra-rouge que les variétés EO et les composantes de leur bilan énergétique sont probablement différentes. Ces points nécessiteraient d'être précisés. Il reste que les variétés M ont une plus grande surface foliaire et qu'en bilan, elles transpirent plus que les variétés EO.

L'"adaptation" des variétés EO aux climats chauds et humides se manifeste, en enceintes climatisées, par une résistance stomatique faible et peu réactive aux paramètres climatiques et par une faible résistance racinaire à l'absorption d'eau. Mais cette "adaptation" n'est absolument pas synonyme d'une "inadaptation" caractérisée au climat chaud et sec méditerranéen : les variétés EO n'y présentent aucun signe significatif d'altération de la croissance ou du fonctionnement hydrique. Elles sont seulement plus sensibles à des déficits hydriques importants dans le sol, du fait de leur moindre développement racinaire.

S O M M A I R E

INTRODUCTION GENERALE	6
Chapitre I : CROISSANCE ET RENDEMENT AU CHAMP	10
introduction	
1 conditions expérimentales	
2 résultats	
3 discussion	
conclusion	
 Chapitre II : INFLUENCE RESPECTIVE DES RACINES ET DES PARTIES AERIENNES SUR LA CROISSANCE ET LE RENDEMENT ...	 39
introduction	
1 conditions expérimentales	
2 résultats	
3 discussion	
conclusion	
 Chapitre III : TRANSFERTS HYDRIQUES DANS LA PLANTE EN PARTICULIER AU NIVEAU DES STOMATES	 62
introduction	
1 matériel et méthodes	
2 résultats au champ	
3 résultats en enceinte climatisée et en serre	
4 discussion	
conclusion	
 Chapitre IV : PROPRIETES OPTIQUES ET RELATIONS AVEC LA MORPHOLOGIE DES FEUILLES	 91
introduction	
1 conditions expérimentales	
2 résultats : analyse descriptive	
3 analyses synthétiques	
4 discussion	
conclusion	
 CONCLUSION GENERALE	 124
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	129

Les Figures et Annexes sont réunies en un fascicule distinct

INTRODUCTION GENERALE

L'Aubergine, Solanum melongena L., appartient à la famille des Solanacées. Elle est originaire des régions comprises entre l'Inde et la Chine (fig. 1) où son utilisation agricole est connue depuis plus de deux millénaires : elle était très populaire chez les peuples parlant le sanskrit (de CANDOLLE, 1886 : KHAN, 1979 a et b). En passant par l'Iran, elle fut répandue en Egypte et dans les pays nord africains, ainsi qu'en Turquie et dans les Balkans (DEB, 1979). Sa présence est signalée en Afrique du nord et en Espagne au XIII^e siècle et en Italie au XIV^e siècle (DUNAL, 1813 ; MARTIN et POLLACK, 1979). Elle fut décrite en Amérique du Sud dès le XVII^e siècle (BOIS, 1927).

Les pressions de sélection agroclimatiques et humaines locales ont abouti, dans chaque région d'implantation, à la création de variétés traditionnelles, présentant des caractéristiques de développement (précocité, morphologie, ...) très "typées". Cette "adaptation" des variétés aux contraintes locales est si nette que FILOV (1958) les a classées en plusieurs subespèces. Plus récemment, POCHARD et SERIEYS (1974) ont défini plusieurs écotypes, notamment l'écotype méditerranéen (M) regroupant les variétés cultivées dans l'ensemble du bassin méditerranéen, et l'écotype extrême-oriental (EO) regroupant les variétés originaires de Chine et du Japon. Les variétés EO se distinguent aisément des variétés M, par leur végétation moins luxuriante, par la forte pigmentation anthocyanée de leurs tiges, feuilles, pétioles et calices, et par leurs fruits ronds ou pyriformes, au contraire souvent mal colorés ; enfin, sous le climat méditerranéen, leur floraison est plus précoce.

Les diagrammes climatiques du bassin méditerranéen et de l'extrême orient (fig. 2) illustrent très bien la différence entre les climats d'origine de ces deux écotypes, particulièrement durant la période de culture, c'est-à-dire en fin de printemps et en été : masses d'air chaudes et humides en extrême-orient (fig. 2 a), toujours chaudes mais sèches dans le bassin méditerranéen (fig. 2 b). En Avignon, ces caractéristiques sèches se traduisent par (GUYOT et DEVILLARD, 1979) :

1. une insolation très importante (fig. 3 a), d'autant plus importante qu'un vent sec et violent du nord-nord est (le "mistral") souffle en moyenne plus de 10 jours par mois).
2. des températures maximales sous abri souvent supérieures à 30°C (en moyenne pendant 12 jours en Juillet et 8 en Août), et par des amplitudes thermiques journalières pouvant dépasser 20° C (fig. 3 b).
3. une pluviométrie mensuelle moyenne inférieure à 50 mm du mois d'avril au mois d'août, alors que pour la même période, l'évapotranspiration potentielle (ETP) mensuelle moyenne est supérieure à 150 mm : ainsi en Juillet, avec respectivement 22 et 194 mm pour ces deux caractéristiques, il y a un déficit hydrique potentiel de 172 mm.
4. des minima journaliers d'humidité relative de l'air inférieurs à 40 %, souvent associés aux périodes de mistral (fig. 3 d).

Ainsi, par suite du contraste entre leurs climats d'origine, les variétés méditerranéennes (M) et extrême orientales (EO) définissent un espace de variabilité pour les processus d'adaptation au climat : à un climat chaud, sec et bien ensoleillé si l'on expérimente en zone méditerranéenne, comme c'est notre cas, et au climat de mousson chaud, humide et peu ensoleillé si l'on expérimentait en extrême-orient.

Notre objectif est donc de déterminer les caractéristiques des plantes qui, en plus du rendement et de la qualité des fruits, sont aussi des signes manifestes d'une bonne adaptation aux conditions agroclimatiques méditerranéennes, ceci en y comparant le comportement des deux écotypes. Les résultats étant destinés à être utilisés en sélection, nous nous tiendrons aux **trois principes méthodologiques** suivants :

1. **Conditions de culture** : les plantes seront observées dans leur milieu de culture normal : en plein champ, bien fertilisées, protégées contre les principales maladies et surtout irriguées à des doses qui équilibrent l'évapotranspiration potentielle (ETP) du climat. Ainsi la sécheresse

du climat et une certaine irrégularité des réserves en eau du sol seront les "seules" contraintes exercées par le milieu. Il ne s'agit donc pas d'une sécheresse au sens classique, qui implique un déficit hydrique important dans le sol. En effet, la plupart des études de la résistance des plantes à la sécheresse sont réalisées avec différentes intensités et/ou durées de déficits hydriques au niveau des racines, en conditions naturelles ou artificielles (GELFI et al., 1976 ; SULLIVAN et ROSS, 1979 ; TOWNLEY-SMITH et HURD, 1979 ; SULLIVAN, 1983 inter alia). Cependant les observations en plein champ seront complétées par quelques expériences en serres et enceintes climatisées afin de déterminer l'influence des principaux paramètres climatiques (température et humidité de l'air, rayonnement) sur les caractères marquant l'appartenance écotypique des variétés.

2. Variables mesurées : Elles ont été choisies en fonction de deux critères :

- leur "accessibilité" pour un sélectionneur : nos mesures concerneront essentiellement les organes, principalement les feuilles (croissance et morphologie), et le fonctionnement de la plante entière (croissance en hauteur et rendement).
- la volonté de privilégier l'étude du fonctionnement hydrique et énergétique du végétal, compte-tenu :

- . de la possibilité de collaborer avec des spécialistes de la bioclimatologie, présents sur le même Centre de Recherches,

- . du souci d'interpréter les différences entre les deux écotypes déjà enregistrées sur des caractères en rapport avec le fonctionnement hydrique et énergétique des plantes : la configuration et le poids sec du système racinaire (COLLECTIF, 1975 ; POCHARD, 1979 ; DAUNAY, 1982), les phénomènes transpiratoires (POCHARD et SERIEYS, 1974 ; POCHARD, 1979), la réflectance des feuilles dans l'infra-rouge (MERELLE, 1979). Ce dernier paramètre est le moyen "passif" complémentaire à la régulation "active" de la transpiration, qui permet à la plante de maintenir dans la journée son feuillage à un niveau raisonnable d'échauffement. En conséquence, nous ferons des mesures descriptives du système racinaire (configuration et poids sec), des phénomènes transpiratoires (résistance stomatique et fréquence des stomates) et des propriétés optiques des feuilles (réflectance, transmittance et absorbance).

Ces critères de choix nous ont donc amenés à rester à l'échelle "macro-physiologique" du fonctionnement de la plante entière et à négliger tout un aspect de l'aptitude des plantes à minimiser leur propre déficit en eau ou ses méfaits. En effet, les variables "internes" (potentiel hydrique foliaire, déficit de saturation en eau, ajustement osmotique, tolérance des cellules à la déshydratation, maintenance et faculté de récupération de la photosynthèse, accumulation d'acide abscissique ou de proline, variation de l'activité de certaines enzymes ...) sont aussi de bons marqueurs de la réponse des plantes à la sécheresse (LEVITT, 1972 ; BLUM, 1979 ; TURNER, 1979 ; TURNER et KRAMER, 1980 ; TURNER et BEGG, 1981 ; MOUGOU, 1984, inter alia).

3. Analyse des résultats : afin de privilégier les futures applications pratiques, nous rechercherons systématiquement les relations possibles entre les variables, d'autant plus que ces relations ont des significations différentes (fig. 4) et intéressantes à interpréter.

Notre travail sera en bilan, articulé en quatre chapitres :

Chapitre I : croissance et composantes du rendement des écotypes M et EO en plein champ : résultats complémentaires de ceux de DAUNAY (1982).

Chapitre II : influences réciproques des racines et des parties aériennes sur le rendement : résultats de greffages intervariétaux.

Chapitre III : influence des facteurs agroclimatiques et de la fréquence des stomates sur la résistance stomatique des feuilles ; conséquences pour la croissance et le rendement.

Chapitre IV : réflectance, transmittance et absorbance du rayonnement solaire par les feuilles ; relations avec quelques caractéristiques biophysiques (épaisseur, teneur en eau, fréquence stomatique ...).

Chapitre I

CROISSANCE ET RENDEMENT AU CHAMP

PLAN DU CHAPITRE I

INTRODUCTION	12
1 CONDITIONS EXPERIMENTALES	13
1.1 <u>Matériel végétal</u>	
1.2 <u>Conditions climatiques de Mai à Septembre, en 1980 et 1981</u>	
1.3 <u>Conduite des plantes et conditions de culture</u>	
1.4 <u>Dispositif expérimental</u>	
1.5 <u>Variables mesurées et méthodes de mesure</u>	
2 RESULTATS	22
2.1 <u>Etat sanitaire global</u>	
2.2 <u>Précocité de floraison</u>	
2.3 <u>Croissance en hauteur de la partie aérienne</u>	
2.4 <u>Croissance cellulaire de l'épiderme des feuilles standard</u>	
2.5 <u>Production des fruits</u>	
2.6 <u>Système racinaire</u>	
2.7 <u>Relations entre les variables</u>	
3 DISCUSSION	30
CONCLUSION	37

INTRODUCTION

Le choix des variétés d'Aubergine en fonction de leur appartenance à deux écotypes d'origine agroclimatique différente conduit naturellement dans un premier temps à inventorier et quantifier les aspects de leur morphologie, qui les distinguent. Cependant, nous nous limiterons uniquement aux variables macro et micro morphologiques qui caractérisent l'évolution dans le temps de la croissance et du développement des plantes, car elles seules peuvent s'ajouter aux composantes du rendement, comme critères agronomiques de sélection.

D'autre part, ainsi que nous l'avons noté dans l'introduction générale, les relations entre les diverses variables morphologiques discriminantes des écotypes peuvent avoir autant, sinon plus, d'intérêt que leurs simples évolutions particulières. C'est pourquoi nous les analyserons également avec attention. Le choix des variables mesurées s'est inspiré de revues bibliographiques de synthèse analysant l'adaptation des végétaux aux climats secs, comme HSIAO & ACEVEDO, 1974 ; HURD, 1976 ; TURNER, 1979 ; KRAMER, 1980 ; QUIZENBERRY, 1982 ; GRANT & LEA, 1982 *inter alia*, mais les contraintes expérimentales furent aussi un critère important. Notamment, il était impossible d'envisager des semis échelonnés, ainsi que des mesures qui auraient détruit les plantes avant la dernière récolte, compte-tenu du nombre considérable de plantes que de tels protocoles auraient nécessité. Par contre, nous avons accumulé des résultats pendant deux étés consécutifs en 1980 et 1981, dans des conditions agrotechniques et climatiques assez différentes. Ceci nous a permis d'ajouter en deuxième année des nouvelles mesures, en particulier au niveau de la croissance cellulaire des feuilles, et donc de compléter la première série de résultats.

1 CONDITIONS EXPERIMENTALES

1.1 Matériel végétal

Trois variétés ont été retenues, pour chaque origine géographique

a) Origine Extrême-Orient (EO)

- LIU YE QIE (LIU) :

Végétation très anthocyanée (tiges et feuilles), fruits ronds et aplatis, d'une couleur variant du mauve-violet au vert selon que les zones du fruit ont reçu plus ou moins de lumière. C'est la variété la plus précoce de la collection variétale réunie à l'I.N.R.A. d'Avignon, pour la rapidité d'apparition de la première fleur. C'est une variété traditionnellement cultivée en Chine du nord ; elle n'est pas cultivée en France.

- RONDE DE VALENCE (RVA) :

Végétation très anthocyanée (tiges et feuilles), fruits de rotondité irrégulière, d'une couleur voisine de celle des fruits de LIU. C'est une variété traditionnellement cultivée dans le Sud-Est de la France et en Espagne mais dont la période d'introduction est inconnue. Nous l'avons classée dans les variétés Extrême-Orientales parce que son type morphologique rappelle beaucoup celui des variétés chinoises, mais il est très probable que la variété actuellement connue sous le nom de "RONDE DE VALENCE" résulte d'une sélection au sein de la population originale par les agriculteurs et/ou firmes privées de sélection, français et/ou espagnols. C'est la plus tardive des trois variétés "Extrême-Orientales" et de ce point de vue, elle se rapproche déjà beaucoup des variétés méditerranéennes.

- SHINKURO (SHI) :

Végétation très anthocyanée (tiges et feuilles), fruits pyriformes de couleur violet-clair à violet-foncé selon les zones du fruit, et de couleur verte sous le calice. C'est une variété cultivée au Japon ; elle n'est pas cultivée en France.

b) "Bassin méditerranéen" (M)

- LF3 - 24 (LF3) :

Végétation légèrement anthocyanée, fruits longs et violet foncé. Cette lignée a été sélectionnée à l'I.N.R.A. d'Avignon, dans une variété population "VIOLETTE DE BARBENTANE", traditionnellement cultivée dans le

Sud-Est de la France depuis plus d'un siècle. LF3 est un des parents de l'hybride commercial I.N.R.A. F1 BALUROI (obtenteur : POCHARD E.)

- DOURGA (DOU) :

Végétation dépourvue d'anthocyanes, fruits longs et blancs. Cette variété commerciale a été sélectionnée à l'I.N.R.A. d'Avignon (obtenteur : POCHARD E.), dans une descendance du croisement de LF3 par une variété botanique japonaise à fruits blancs (KANTO AO). DOURGA est une variété rustique qui peut être cultivée jusque dans la vallée de la Loire. Nous l'avons choisie pour sa précocité, plus grande que celle des deux autres variétés M, et donc plus proche de la précocité des variétés E0.

- JORDANIE (JOR) :

Végétation pratiquement dépourvue d'anthocyanes, fruits longs, violet foncé presque noirs. C'est une variété collectée en Jordanie mais il est probable, compte tenu de la qualité visuelle de ses fruits, qu'elle soit plutôt originaire de Turquie. Elle n'est pas cultivée en France.

Toutes ces variétés E0 et M sont génétiquement fixées (homozygotes) ; les lots de graines utilisés dans nos essais étaient issus d'au moins deux générations d'autofécondation contrôlée.

En choisissant RVA (E0) et DOU (M) nous avons délibérément cherché à rapprocher les dates de floraison des deux écotypes. En effet, des différences de précocité de floraison sont souvent associées à des différences de vigueur chez l'Aubergine (observations personnelles), comme elles le sont chez d'autres espèces, par exemple le Sorgho (QUINBY, 1974 cité par BLUM et al, 1977) et le Blé (DERERA et al., 1969) : les variétés très précoces ont généralement un faible développement végétatif.

Comme de plus, la précocité (de floraison ou de maturité) est une forme indirecte de résistance (par échappement) à certains types de sécheresse observée chez le Blé ou le Coton (QUIZENBERRY, 1982) ou l'Orge (HADJICHRISTODOULOU, 1981), il était évidemment souhaitable d'observer les écotypes aussi indépendamment que possible, de leur différence de précocité de floraison.

1.2 Conditions climatiques de Mai à Septembre, en 1980 et 1981

Les moyennes décennales du rayonnement global et des températures (fig. 1.1 a & b) montrent qu'en 1981, les plantes ont subi jusqu'à la

Tableau 1.1 : Dates principales d'intervention sur les essais en 1980 et 1981

Année	Semis (S)	Repiquage	Plantation	Arrachage
1980	4 Mars	8 Avril S + 35 j	20 Mai S + 77 j	18 Novembre S + 259 j
1981	1er Avril	24 Avril S + 23 j	26 Mai S + 55 j	26 Octobre S + 208 j

deuxième décade de Juillet, un climat plus ensoleillé et plus chaud qu'en 1980, et par conséquent une ETP plus forte (fig. 1.1 c).

1.3 Conduite des plantes et conditions de culture

Le tabl. 1.1 récapitule les dates principales d'intervention sur les essais en 1980 et 1981.

Semis (en Mars) en chassis traditionnels (vitrés).

Repiquage (en Avril) en pots de 11 cm de diamètre, dans un mélange de terreau et de tourbe, au stade "cotylédons étalés et deuxième feuille pointante".

Elevage des plants sous tunnel plastique (à double paroi) avec un chauffage assurant 8-10° C minimum. Les plants ont été plus vigoureux et plus homogènes en 1980 qu'en 1981.

Plantation au champ (en Mai) au stade "premier bouton floral apparent". Distances de plantation : 0,50 m sur la ligne et 1 m entre lignes.

Chaque plante était tuteurée.

Plusieurs ébourgeonnages (2 à 3) étaient pratiqués au cours des mois de Juin et Juillet, afin de supprimer tous les rameaux axillaires de faible vigueur, se développant sous la première fleur (fig. 1.2). Cette "taille" permet à la tige principale de s'établir solidement et de faciliter le tuteurage. Cette technique est typique de la basse vallée du Rhône.

Sol : l'essai de 1980 a été implanté dans un sol "neuf" n'ayant jamais porté auparavant de cultures maraîchères. L'essai de 1981 a été implanté dans un sol plus "fatigué" (où s'étaient succédées depuis plus de 20 ans, des rotations espèces maraîchères - céréales).

Cependant, ces sols étaient de même nature : composés d'alluvions du Rhône et de limons apportés par les eaux d'irrigation de la Durance, donc de profondeur moyenne (30 à 60 cm), très caillouteux et très hétérogènes au sein d'une même parcelle. Ces caractéristiques permettent un réchauffement rapide au printemps et un ressuyage rapide après arrosage ou pluie. Les réserves d'eau facilement utilisables (RFU) varient de 30 à 80 mm, dans une même parcelle de plantation.

Fumure : fumure de fond apportée avant plantation (de l'ordre de 100 u. d'N, 300 u. de P et 300 u. de K).

Fumure d'entretien : 100 u. d'N et 300 u. de K, apportées de façon frac-

Tableau 1.2 : Variables mesurées et dates des notations en 1980 et 1981

Etat sanitaire		Hauteurs		Récoltes		Mesures sur l'épiderme foliaire en 1981		identification des feuilles
1980	1981	1980	1981	1980	1981	Dates	Rang & stade de développement de l'étage floral floraison (f) nouaison (n)	
25 Juillet	29 Juillet 11 Août	27 Juin 25 Juillet	29 Juillet 11 Août	30 Juillet 19 Août	29 Juillet 11 Août	21 Juillet 31 Juillet	3 (n) & 4 (f) 4 (n) & 5 (f)	E3 & E4 E4 & E5
25 Août	26 Août	25 Août	26 Août	4 Septembre	26 Août	27 Août	rang indéterminé (f)	E1
16 Septembre	11 Septembre 28 Septembre	17 Septembre	11 Septembre 28 Septembre	18 Septembre	11 Septembre 28 Septembre	29 Septembre	rang indéterminé (f)	EJ

tionnée (3 à 4 apports).

Arrosage : il était mixte :

- par gravité (raies d'irrigation entre les lignes)
- par aspersion (rampes oscillantes)

Le bilan hydrique a été équilibré en 1980 (fig. 1.1 c), bien que légèrement déficitaire durant la période la plus chaude (fin Juin à mi-Août). Nous ne le connaissons pas en 1981, car le réseau d'irrigation de la parcelle expérimentale n'était pas doté d'un débit-mètre.

1.4 Dispositif expérimental

Les essais de 1980 et 1981 ont été intégrés dans des parcelles d'Aubergines en sélection, encadrées sur leur longueur par deux haies brise-vent (cannes de provence -Arundo donax- ou de cyprès -Cupressus arizonica ou sempervirens-).

Dispositif 1980 : 30 blocs de 6 plantes (1 plante par variété et par bloc), soit un total de 30 plantes par variété et 180 plantes pour l'essai.

Ayant remarqué que ce dispositif favorisait la compétition entre variétés, nous avons choisi un autre dispositif en 1981.

Dispositif 1981 : 5 répétitions de 9 plantes par variété, soit un total de 45 plantes par variété et 270 plantes pour l'essai. Les variétés étaient séparées les unes des autres par une plante de "bordure" (de la variété SHI, tirée au hasard)

1.5 Variables mesurées et méthodes de mesure

Sur chaque plante et aux fréquences indiquées par le tabl. 1.2, ont été mesurés :

- l'état sanitaire des plantes, uniquement d'un point de vue global : toutes maladies confondues, et à l'aide de l'échelle suivante :

- 0 plante saine
- 1 symptôme sur une feuille
- 2 symptômes (ou dégâts) sur quelques feuilles
- :
- 5 symptômes (ou dégâts) sur 50 % du feuillage

:

:

10 symptômes (ou dégâts) sur 100 % du feuillage

11 plante morte

Les principaux agents de détérioration de l'état sanitaire de l'Aubergine dans nos conditions sont :

- le stolbur (maladie due à des mycoplasmes), qui est la seule maladie de l'Aubergine à provoquer la mort des plantes atteintes,
- les doryphores, (dégâts sur boutons floraux, bourgeons et feuilles),
- les acariens (dégâts sur feuilles),
- le Verticillium dahliae Kleb., champignon vasculaire, qui provoque un flétrissement sectoriel du feuillage.

La notation détaillée, maladie par maladie, n'a pas été choisie car elle ne présentait aucun avantage par rapport à la notation globale.

- la précocité de floraison de la première fleur, exprimée en nombre de jours séparant le semis de la floraison.
- la hauteur de la partie aérienne, mesurée approximativement à quelques cm près : distance du sol à l'apex du rameau le plus long.
- la production de fruits : le poids (au gramme près) et le nombre de fruits ont été complétés par une description qualitative des fruits. En effet, le vocable "fruit" peut désigner 2 à 3 aboutissements du grossissement de l'ovaire après la fécondation (DAUNAY, 1982), mais nous avons simplifié la notation et défini deux catégories de fruits seulement :
 - . les "bouchons", fruits anormalement petits, déformés, avec un gros calice.
 - . les fruits "normaux", d'une grosseur moyenne à forte, pour chaque variété considérée.

L'application de cette notation (décrite en annexe 1.1 a & b) permet de comparer des variétés produisant des types de fruits différents (ronds, pyriformes, longs). Nous avons fait cette notation qualitative par prudence, car d'après des observations personnelles antérieures, les variétés à fruits ronds semblaient produire généralement des fruits

plus lourds que les variétés à fruits longs.

- le poids sec des racines : les racines ont été arrachées avec précaution en fin de culture à la fourche (mais elles étaient inévitablement endommagées, car on ne pouvait éviter qu'elles se cassent à 25-30 cm de profondeur) puis lavées, coupées et mises en étuve 48 heures à 95° C. Le poids sec était mesuré au décigramme près.

- nombre et surface moyenne des cellules de l'épiderme foliaire : ces 2 variables décrivent 2 composantes de la croissance foliaire : la division et l'élongation cellulaire. Elles ont été mesurées selon la technique de SCHOCH & SILVY (1978) à partir de photos d'empreintes de l'épiderme supérieur des feuilles, réalisées en laboratoire immédiatement après le prélèvement des feuilles au champ.

Les feuilles choisies (feuilles α , cf. fig. 1.2) axillaient une fleur épanouie ou en cours de nouaison, appartenant à un étage floral déterminé ou non selon les prélèvements (tabl. 1.2). Cette précaution était prise afin de déterminer si l'activité de la croissance est encore grande chez ces feuilles standard, "jeune-adulte".

D'autre part nous avons essayé dans la mesure du possible d'utiliser les mêmes plantes, pour les 4 prélèvements successifs (tabl. 1.2), à raison de 10 plantes par variété au 21 juillet et seulement de 6 plantes par variété pour les prélèvements suivants. Mais la mortalité des plantes ou l'absence de feuilles en bon état (beaucoup d'entre elles sont détériorées par le vent, les acariens, les doryphores, etc ...) le jour des prélèvements, nous ont contraints environ une fois sur deux, à ne pas respecter cette règle.

- la surface des feuilles prélevées, a été déterminée au planimètre optique LI-COR, au dixième de cm^2 près.

Tableau 1.3 : Etat sanitaire en fin de culture

Ecotypes	Variétés	1980 (1e 16 Septembre)		1981 (1e 28 Septembre)	
		notation générale *	Mortalité %	notation générale *	Mortalité %
EO	LIU	4,7 ab	17 %	3,9 a	20 %
	RVA	6,3 a	7 %	4,3 a	16 %
	SHI	5,9 a	17 %	3,9 a	20 %
M	LF3	5,8 a	7 %	3,9 a	20 %
	DOU	4,0 b	0 %	3,2 a	9 %
	JOR	5,6 a	3 %	4,7 a	18 %

* moyennes calculées avec les plantes mortes comprises et comparées par le test de DUNCAN, au seuil 0,05.

2 RESULTATS

2.1 Etat sanitaire global

L'état sanitaire global, toutes maladies confondues (cf. § 1.5) a été meilleur pour toutes les variétés en 1981 qu'en 1980 (fig. 1.3). Il n'y a pratiquement pas de différence entre variétés ni entre groupes écotypiques en fin de culture (tabl. 1.3) ; notons que DOURGA présente moins de mortalité que les autres variétés. La différence du nombre de plantes mortes entre les deux années s'explique par la variation naturelle interannuelle (et non contrôlée) du taux de contamination des plantes par le stolbur.

2.2 Précocité de floraison

Les 6 variétés sont significativement distinctes ($P = 0,05$) les unes des autres, sauf le cas de DOU et SHI en 1981 (fig. 1.4) : par rapport à la moyenne générale LIU est toujours la plus précoce (de 7 jours) et JOR la plus tardive (de 8 jours au moins). Les deux groupes écotypiques ne se distinguent pas, ce qui est normal puisque l'échantillonnage variétal a été choisi dans ce but.

Le nombre de jours entre le semis et la floraison a été plus faible en 1981 (moyenne des 6 variétés : 75 jours) qu'en 1980 (moyenne des 6 variétés : 99 jours) ce qui est dû à un semis plus tardif (cf. tabl. 1.1) dans des conditions climatiques favorables à un développement plus rapide des plantes (notamment la plus grande longueur du jour et de plus fortes températures).

2.3 Croissance en hauteur de la partie aérienne

a) Croissance cumulée

Fin juillet, toutes les variétés sont plus hautes en 1980 qu'en 1981 (fig. 1.5). Il existe au moins deux causes possibles à cette différence (de 12 à 18 %) entre les deux années : le décalage des dates de plantation (6 jours plus tard en 1981) et une reprise de croissance après la plantation plus lente en 1981 (élevage des plants moins bien réussi, conditions climatiques plus difficiles, sol fatigué).

Tableau 1.4 : Gain de hauteur moyen entre la première et la dernière mesure

Ecotype	Variété	1980		1981		Gain de hauteur relatif (rapporté à la hauteur initiale) %
		Gain de hauteur brut du 17/9 au 17/9 soit pour 82 jours cm	Gain de hauteur brut du 27/6 au 27/6 soit pour 82 jours *	Gain de hauteur brut du 29/7 au 28/9 soit pour 61 jours cm	Gain de hauteur brut du 29/7 au 28/9 soit pour 61 jours *	
EU	LTU	+ 30,6	f	+ 22,5	d	52 %
	RVA	+ 60,7	c	+ 34,0	b	43 %
	SHI	+ 54,8	d	+ 27,5	c	37 %
M	LF3	+ 88,8	a	+ 43,2	a	62 %
	D0U	+ 67,3	b	+ 37,1	b	71 %
	J0R	+ 48,3	e	+ 40,7	a	69 %

* classement des variétés par gain de hauteur décroissant (DUNCAN ; P = 0,05).

Le classement des variétés se stabilise toujours à partir du mois d'Août, mais il est différent suivant l'année, sauf pour les variétés extrêmes LIU et LF3 (fig. 1.6).

b) Gain total de hauteur et vitesse de croissance

Le classement des variétés pour le gain total de hauteur entre la première et la dernière mesure, brut ou rapporté à la hauteur initiale (tabl. 1.4) est favorable à celles de l'écotype méditerranéen (M) en 1980 comme en 1981. En effet, dans un tirage au hasard, il y a 20 classements possibles des variétés de chaque écotype (C_6^3) et il n'y a en que 7 favorables aux variétés M (deux variétés M dans les trois premières places, sans que la troisième variété M soit en dernière position) : soit une probabilité $P = 0,35$. La probabilité $0,35 \times 0,35 = 0,12$ d'obtenir l'un de ces classements deux années de suite, va dans le sens de l'hypothèse selon laquelle les variétés méditerranéennes ont une meilleure potentialité de croissance dans nos conditions agroclimatiques que les variétés originaires d'Extrême-Orient.

Les vitesses de croissance entre les dates de mesure successives diminuent dans le temps, mais plus ou moins irrégulièrement selon les variétés (fig. 1.7). Les vitesses de croissance de SHI, LF3 et DOU sont peu différentes d'une année à l'autre : cette similitude exprime l'incapacité de ces 3 variétés à rattraper le retard de croissance en 1981 qu'elles accusaient dès la première mesure (fig. 1.5). Inversement en 1981 LIU, RVA et JOR, grâce à des vitesses toujours supérieures à celles de 1980, comblent leur retard de croissance observé en début de saison (fig. 1.5). Le classement des variétés change au cours de la saison de culture et d'une année à l'autre (fig. 1.8). Les écotypes ne sont pas discriminables sur ce critère sans doute trop fin, par rapport au gain total de hauteur qui cumule ses effets dans le temps.

2.4 Croissance cellulaire de l'épiderme des feuilles standard

Ni le nombre moyen de cellules par feuille, ni la surface cellulaire moyenne, ni finalement la surface moyenne des feuilles standard ne discriminent les écotypes (fig. 1.9) à quelques points particuliers près. En

effet, si l'on fait abstraction de RVA (E0) et JOR (M) qui sont les variétés les moins caractéristiques de leurs écotypes respectifs, la surface moyenne des cellules épidermiques (fig. 1.9 b) des variétés typiquement Extrême-Orientales (LIU et SHI) est supérieure, pratiquement pour toutes les dates de prélèvement, à celle des variétés M (LF3 et DOU). De plus, au 27 Août mais seulement à cette date, les écotypes sont discriminés par le nombre de cellules par feuille (fig. 1.9 a) -différence non significative- ainsi que par la surface des feuilles standard (fig. 1.9 c) -différence significative-, plus élevés chez les variétés M que chez les variétés E0.

L'évolution dans le temps des trois critères de la croissance des feuilles (fig. 1.10) ne distingue pas non plus les deux écotypes. Toutes variétés confondues, le nombre de cellules (fig. 1.10 a) évolue plus régulièrement que leur surface moyenne (fig. 1.10 b) : il a tendance à diminuer au cours de l'été comme le fait, mais moins régulièrement, la surface moyenne des feuilles (fig. 1.10 c). Remarquons que les feuilles mesurées fin Août, qui avaient donc été initiées au cours de la période de plus forte évapotranspiration (Juillet) sont celles qui ont la surface moyenne la plus faible (fig. 1.10 c), mais ceci seulement pour RVA, LIU (E0) et JOR (M). Ce minimum correspond à des valeurs minimum de la surface cellulaire moyenne (fig. 1.10 b) de LIU et dans une moindre mesure de JOR et RVA, cette dernière variété présentant en plus un minimum pour le nombre de cellules par feuille (fig. 1.10 a).

Remarquons également certaines caractéristiques variétales, quasiment constantes pour tous les prélèvements, notamment pour SHI (E0) qui a les plus petites feuilles (fig. 1.9 c) à cause d'un plus petit nombre de cellules (fig. 1.9 a) et pour LIU (E0) dont les grandes feuilles (fig. 1.9 c) sont surtout le fait de grandes cellules (fig. 1.9 b).

La croissance des feuilles "jeune-adulte" est encore active puisqu'elle s'accroît notablement par l'intermédiaire de l'accroissement de surface des cellules, entre le moment où les fleurs axillées sont en floraison et celui où elles sont en cours de nouaison, soit une dizaine de

Tableau 1.5 : Réduction (%) des moyennes et des variances du poids et du nombre total de fruits produits par plante en 1981, par rapport à la production de 1980.

Ecotypes	Variétés	moyennes		variances	
		Poids	Nombre	Poids	Nombre
E0	LIU	44 %	46 %	42 %	76 %
	RVA	34 %	45 %	82 %	80 %
	SHI	32 %	44 %	81 %	80 %
M	LF3	57 %	55 %	96 %	94 %
	DOU	28 %	32 %	70 %	73 %
	JOR	6 %	37 %	46 %	69 %

Tableau 1.6 : Poids moyen (g) des fruits (moyenne et écart type) calculé pour la récolte totale et comparaison des variétés par le test de DUNCAN (P = 0,05).

Ecotypes	Variétés	1980	1981
E0	LIU	248 ± 11 a	249 ± 8 b
	RVA	264 ± 15 a	312 ± 9 a
	SHI	97 ± 4 d	119 ± 3 d
M	LF3	240 ± 8 a	235 ± 6 b
	DOU	187 ± 7 b	190 ± 5 c
	JOR	154 ± 8 c	232 ± 7 b

jours plus tard (fig. 1.11). Mais ce décalage de stade de croissance ne modifie pas considérablement les classements variétaux (fig. 1.9 b & c). Le nombre de cellules augmente (fig. 1.12 a) alors que leur surface moyenne diminue (fig. 1.12 b) lorsque le numéro d'ordre de la feuille -correspondant au numéro d'ordre de l'étage floral, cf. fig. 1.2- augmente. L'effet du rang de la feuille est par contre moins net sur sa surface (fig. 1.12 c).

2.5 Production de fruits

a) Poids et nombre totaux de fruits, par plante

Toutes les variétés (à l'exception de JOR) ont fructifié plus tôt et ont été plus productives en 1980 (fig. 1.13). Si l'on fait abstraction de LF3 (M) qui enregistre le plus grand écart de production (comme de croissance cf. § 2.3.) entre les deux années (tabl. 1.5), le classement des variétés est assez stable d'une année sur l'autre (fig. 1.14), mais il ne correspond pas au classement "écotypique". On peut noter que les deux variétés à fruits ronds (LIU et RVA) sont toujours classées dans les trois dernières variétés en ce qui concerne le nombre de fruits. Notons enfin, que les variances varient dans le même sens que les moyennes (tab. 1.5).

b) Poids moyen et qualité des fruits

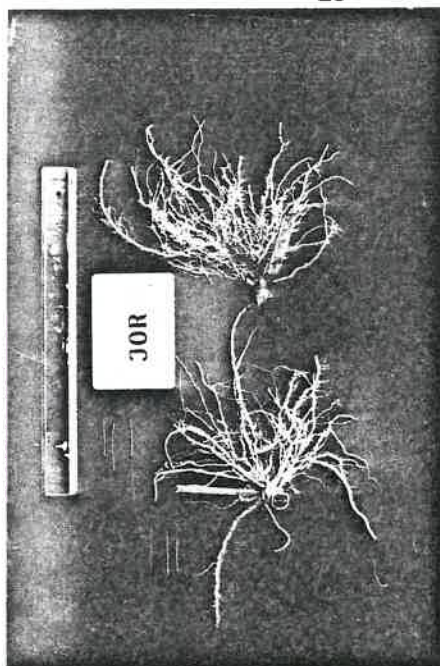
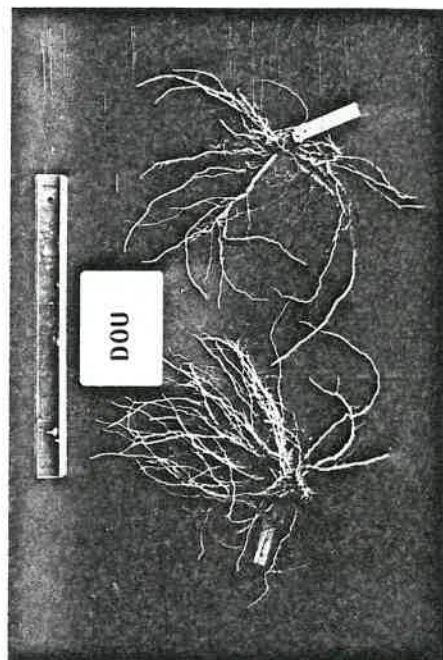
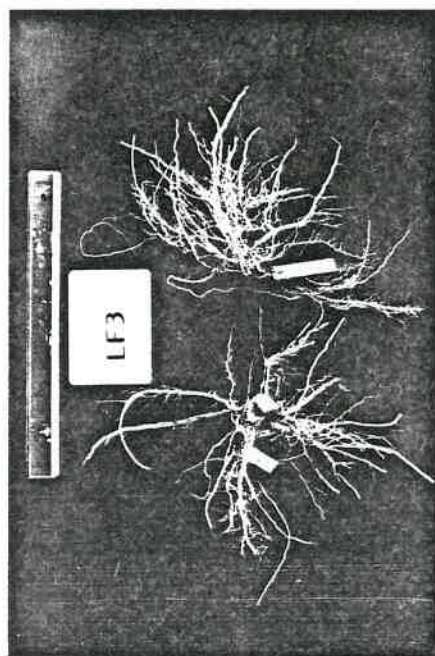
La plus faible productivité en 1981 s'est accompagnée d'une réduction nette de la proportion de bouchons (fruits sans aucune valeur commerciale) chez RVA, SHI, DOU et JOR (fig. 1.15) et aussi d'une augmentation du poids moyen de leurs fruits (tabl. 1.6). LIU et LF3 par contre, dont la production de bouchons a été stable d'une année à l'autre, ont conservé le même poids moyen des fruits. Notons que le poids moyen des variétés à fruits ronds (LIU et RVA) a tendance à être supérieur à celui des variétés à fruits longs (LF3, DOU, JOR) ou pyriformes (SHI).

2.6 Système racinaire

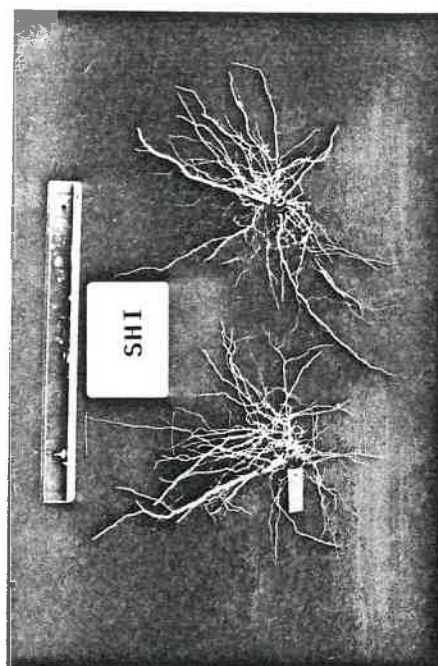
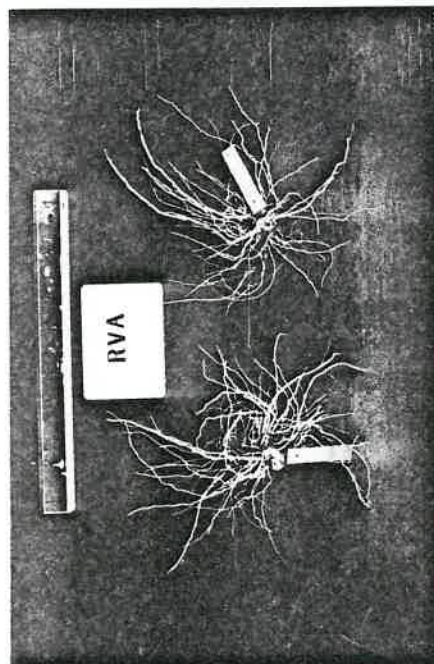
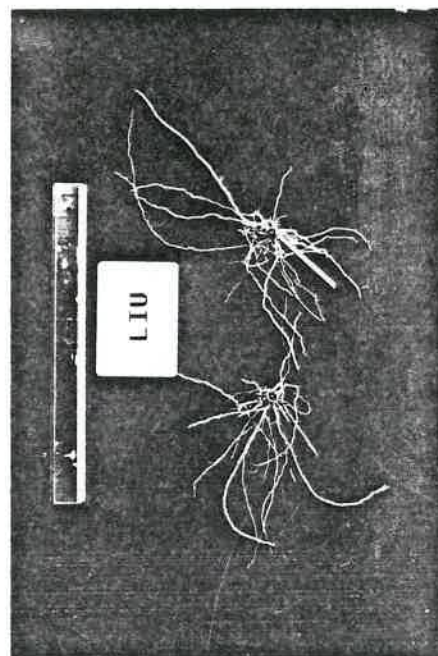
a) Aspect (planche photo H)

On remarque visuellement des différences qui correspondent exactement au classement écotypique : LIU, RVA et SHI (de l'écotype E0) ont des sys-

MEDITERRANEEENNES (M)



EXTREME-ORIENTALES (EO)



tèmes racinaires peu fournis, peu ramifiés et assez horizontaux. Au contraire, ceux de LF3, DOU et JOR (de l'écotype M) sont bien développés et orientés obliquement. Les racines principales sont vigoureuses et très ramifiées pour LF3 et DOU ; le réseau de racines est dense, homogène et très ramifié pour JOR.

b) Poids sec

Le classement des variétés est très voisin en 1980 et 1981 (fig. 1.16) mais les écarts variétaux sont plus importants en 1980, année où les systèmes racinaires étaient plus développés pour toutes les variétés. L'étendue des distributions a tendance à être d'autant plus forte que les moyennes sont fortes (fig. 1.17) mais cette relation est moins systématique que dans le cas des rendements.

2.7 Relations entre les variables

a) Relations entre les composantes du rendement et les variables discriminant les écotypes

Ni les gains en hauteur entre la première et la dernière mesure (fig. 1.18), ni les poids secs des racines (fig. 1.19) qui en bilan sont les variables (avec l'aspect des racines) qui discriminent le mieux les écotypes, ne sont reliés significativement aux composantes du rendement. Cependant, pour les variétés extrêmes pour l'ensemble de ces variables (LIU, LF3 et DOU), le rendement est d'autant plus élevé que le gain en hauteur ou le poids sec des racines sont grands.

On peut cependant remarquer que si l'on fait abstraction de RVA (la variété EO qui est implantée depuis longtemps dans le bassin méditerranéen (France & Espagne)), et de JOR (qui est la moins productive des variétés M), les écotypes sont assez bien discriminés par les relations entre le poids de fruits par plante et la vigueur végétative aérienne (fig. 1.18) ou racinaire (fig. 1.19).

b) Relation entre les deux variables de croissance discriminant les écotypes

Le gain total de hauteur varie dans le même sens que le poids sec des racines (fig. 1.20) mais cette relation est surtout la conséquence

d'une discrimination "variétale" et non "écotypique" entre LIU (E0) d'une part, et LF3 et DOU (M) d'autre part. En outre, elle est très variable d'une année à l'autre.

c) Relations entre les variables discriminant les écotypes et la précocité de floraison

Ni le gain total de hauteur (fig. 1.21), ni le poids sec des racines (fig. 1.22) ne présentent de relation particulière avec la précocité de floraison. Cependant, il y a une tendance à ce que gain de hauteur et précocité de floraison soient en relation à l'intérieur de l'écotype E0.

d) Relations entre les variables de la croissance foliaire

La surface moyenne des cellules et leur nombre varient indépendamment l'un de l'autre sauf au 29 Septembre, date à laquelle ils varient en sens contraire (fig. 1.23 a). Or cette date est la seule à laquelle la surface des feuilles n'est pas liée au nombre de cellules (fig. 1.23 b). Il est possible que le vieillissement des plantes et l'approche de la fin de l'été (fin du cycle végétatif) soient à l'origine de ce changement des relations entre les variables de la croissance foliaire.

La surface de la feuille ne présente, à aucun moment, de relation privilégiée avec la surface moyenne des cellules (fig. 1.23 c). Mais les écotypes sont presque discriminés, mais au 27 Août seulement, par la relation positive qui existe encore à cette date, entre la surface de la feuille et le nombre de cellules de son épiderme (fig. 1.23 b).

3 DISCUSSION

Deux variables du développement, le système racinaire (en fin de culture) et dans une moindre mesure, le gain total de hauteur entre la première et la dernière mesure, distinguent les variétés extrême-orientales (E0) des variétés méditerranéennes (M).

Les variétés E0 ont des racines peu ramifiées et superficielles alors que celles des variétés M sont plus ramifiées et pénètrent profondément

dans le sol : ce fait est très net à l'arrachage des plantes en fin de culture, bien que nos observations soient relativement sommaires.

Ce résultat est cohérent avec ceux de travaux antérieurs (COLLECTIF, 1975 & 1976) qui avaient porté sur RVA (E0) et LF3 (M) en culture irriguée de plein champ, à Avignon : l'analyse des profils de dessèchement du sol avait montré que le volume de sol exploité par les racines de LF3 était plus important (environ 20 cm de profondeur en plus) que celui exploité par les racines de RVA. De plus, ces travaux avaient montré que c'est la tranche de sol située entre 10 et 70 cm de profondeur qui participait pour l'essentiel, à l'alimentation hydrique des plantes.

Or, dans un sol soumis à un régime hydrique variable, l'extension et la ramification du système racinaire conditionnent pour beaucoup, cette alimentation (HALLAIRE, 1964 ; BERGER, 1975). Il est donc probable que les racines superficielles et peu ramifiées des variétés E0 ont plus de difficultés à collecter l'eau du sol que celles des variétés M, particulièrement dans les périodes de dessèchement des couches superficielles entre deux irrigations.

Notons que POCHARD (1979) avait aussi remarqué cette différence de morphologie du système racinaire entre écotypes E0 et M, -avec 3 variétés communes aux nôtres : RVA, SHI et DOU- mais dans des conditions totalement différentes : plantes jeunes (première fleur épanouie), cultivées sur milieu liquide, en serre.

La vigueur du système racinaire est généralement reconnue pour être un caractère favorable en conditions sèches (KRAMER, 1969 ; TROUGHTON & WHITTINGTON, 1970 ; HURD, 1976). Des différences intraspécifiques de vigueur des racines ont déjà été mises en évidence chez d'autres espèces que l'Aubergine, par exemple la Tomate et le Haricot (ZOBEL, 1975). Chez le blé (HURD, 1974), le Soja et le Coton (TAYLOR, 1980) le Sorgho (JORDAN & MILLER, 1980 ; SULLIVAN, 1983), le Riz (AHMADI, 1983), parmi d'autres espèces, ces différences sont utilisées pour sélectionner des cultivars "adaptés" à des conditions sèches.

Nous avons constaté en 1980, un plus grand développement des systèmes racinaires qu'en 1981. Les conditions plus favorables de cette année là (plants de meilleure qualité, plantation plus précoce, ...) en sont certai-

nement la cause principale. Mais il est probable que l'exacerbation des différences variétales en 1980, est non seulement due à cet effet agro-technique, mais aussi au dispositif expérimental (répétitions de 1 plante par variété), qui favorisait la compétition.

Cette explication concerne naturellement aussi la croissance en hauteur de la partie aérienne, plus forte en 1980 pour toutes les variétés. Seules LIU, RVA et JOR rattrapent le retard général de hauteur de 1981 (fig. 1.5) grâce à des vitesses de croissance plus fortes cette année là (fig. 1.7). Peut-être le dispositif expérimental, modifié en 1981 (répétitions de 9 plantes par variété) pour réduire la compétition probable entre plantes de variétés de vigueur différente, a-t-il contribué à exalter cette capacité de rattrapage. Mais c'est une raison de plus de le noter compte-tenu que ce dispositif est le plus proche des conditions normales de culture (surfaces implantées avec une seule variété).

On peut aussi remarquer que ces 3 variétés (LIU, RVA et JOR) étaient celles qui avaient des feuilles standard de surface moyenne la plus forte, en Juillet 1981 (fig. 1.9 c). Cela signifie peut-être que la surface moyenne des feuilles en début d'été représente un "potentiel" de résistance aux contraintes agroclimatiques. Mais ce "potentiel" qui permet seulement un rattrapage sur la croissance en hauteur (fig. 1.5) et pas sur la fructification (fig. 1.13) -sauf peut être pour JOR- n'est en aucun cas caractéristique d'un écotype particulier. Par contre, le gain total en hauteur (qui dépend de la vitesse moyenne de croissance) entre la première mesure (Juin ou Juillet) et la dernière (Septembre) est statistiquement plus fort pour les variétés M en 1980 comme en 1981 (tabl. 1.4). Cette différence finale est obtenue par des rythmes de croissance différents : jusqu'en Juillet, les variétés EO ont en moyenne eu une croissance en hauteur plus active que celle des variétés M puisqu'elles sont alors plus hautes que celles-ci (fig. 1.24) ; puis les variétés M se mettent alors à croître nettement plus vite et deviennent finalement plus hautes que les variétés EO dès le mois d'Août.

Comme le poids sec des racines discrimine lui aussi imparfaitement les deux écotypes (moins nettement que le simple aspect du système raci-

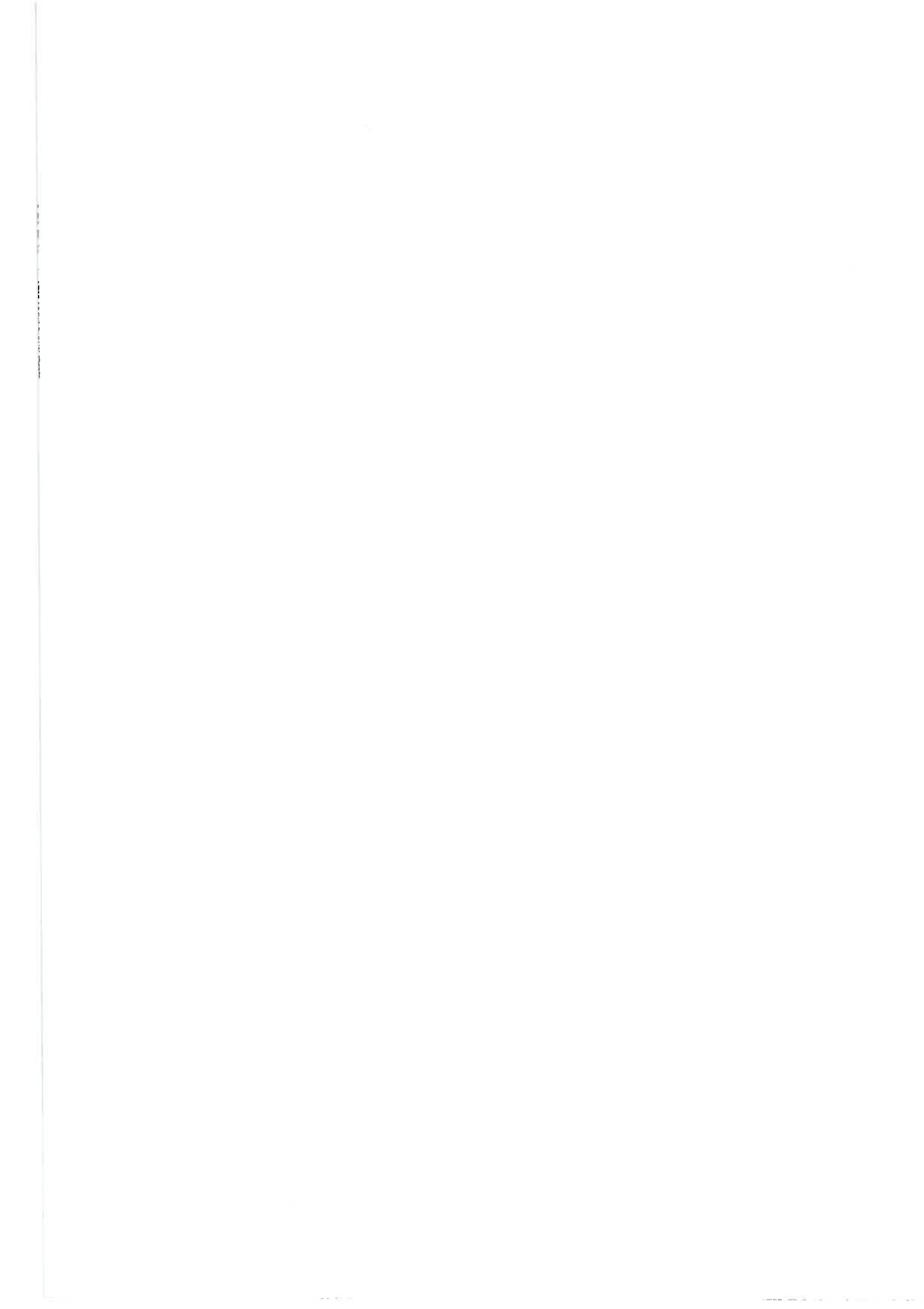
naire), il s'ensuit que la relation entre poids sec des racines et gain total en hauteur n'est pas non plus discriminante (fig. 1.20).

Pourtant, la littérature (BIERHUIZEN, 1974 et 1981 ; HSIAO & ACEVEDO, 1974 ; JORDAN & MILLER, 1980 *inter alia*) établit généralement une relation entre les valeurs élevées du rapport massique des parties aériennes et racinaires (Shoot to root ratio des anglo-saxons) avec la sensibilité à la sécheresse. Mais il faut remarquer que nos mesures relatives à la végétation aérienne n'étaient pas pondérales, et qu'en conséquence notre estimation du rapport d'équilibre entre parties aérienne et racinaire est très imparfaite.

Signalons que POCHARD (1979) avait montré que le poids des tiges rapporté au poids des racines, était effectivement plus fort pour les variétés EO, mais ceci pour des tiges effeuillées, de jeunes plantes cultivées sur milieu liquide, en serre. Notons l'existence d'une certaine tendance à la variation dans le même sens du gain total en hauteur et du poids sec des racines (fig. 1.20).

Le rendement qui est le critère agronomique de base de l'"adaptation" des variétés au milieu agroclimatique, ne distingue pas non plus les écotypes quelque soit la composante utilisée : poids total par plante (fig. 1.14 a), nombre total de fruits par plante (fig. 1.14 b) et poids moyen des fruits (tabl. 1.6). Ce résultat peut sembler curieux étant donné les différences de vigueur végétative notamment pour les racines, entre écotypes EO et M. En effet, on trouve souvent une relation positive entre le rendement et la vigueur des racines, par exemple chez le Blé (MALET, 1971) et l'Orge (HURD, 1974 & 1976 ; QUIZENBERRY, 1982) ou le Sorgho (SULLIVAN, 1983), mais qui est parfois contredite (HEEN, 1981). Mais cette relation est établie dans des conditions de sécheresse beaucoup plus sévères que les nôtres : en effet, nous avons toujours irrigué de façon à équilibrer l'ETP. De plus, ces espèces diffèrent profondément de l'Aubergine par le fait que leur fructification succède à la phase de croissance végétative, alors que chez l'Aubergine la croissance se poursuit tout au long de la phase reproductive (cf. fig. 1.2).

Il faut cependant noter que si RVA, la mieux "adaptée" au climat méditerranéen parmi les variétés EO (cf. § 1.1.) et JOR, la variété la moins



productive de l'écotype M (fig. 1.14) n'avaient pas fait partie de l'échantillonnage variétal de ces essais, on aurait obtenu une discrimination entre écotypes pratiquement parfaite sur le poids total de fruits par plante (fig. 1.14 a) -les variétés M étant alors nettement plus productives que les variétés E0- et sur ses relations avec le poids sec des racines (fig. 1.19) et le gain total en hauteur (fig. 1.18), chaque écototype étant alors caractérisé l'un (M) par un rendement et une vigueur végétative élevés, et l'autre (E0) par un rendement et une vigueur végétative faibles. On aurait alors été dans le cas n° b de discrimination présenté en introduction générale (fig. 4).

Notons que les variétés E0 ont un rythme de production de fruits, aussi régulier dans le temps que celui des variétés M (fig. 1.13).

La précocité de floraison, grâce au choix de l'échantillonnage variétal ne distingue pas l'écotype E0 de l'écotype M (fig. 1.4). Mais cette précaution s'avère superflue puisqu'il n'y a pas de relation privilégiée entre ce critère et les deux variables discriminant les écotypes : le gain total en hauteur (fig. 1.21) et le poids sec des racines (fig. 1.22). Ce résultat est cependant encore une fois en contradiction apparente avec ceux observés sur Blé (MONYO, 1968 cité par TROUGHTON & WHITTINGTON, 1970) ou sur Sorgho (BLUM & al., 1977) où les plus faibles systèmes racinaires sont associés aux lignées les plus précoces.

Dans nos expériences, la seule "tendance" qui se manifeste est une variation dans le même sens de la précocité et du gain en hauteur mais seulement au sein des variétés E0 (fig. 1.21).

Les trois composantes de la croissance des feuilles standard (nombre et surface des cellules épidermiques, et surface des feuilles) ne distinguent pas les écotypes, excepté peut être la surface moyenne des cellules si on fait abstraction de RVA et JOR (fig. 1.9 b) : sauf le 27 août, elle est toujours plus faible chez les variétés méditerranéennes, LF3 et DOU ; cette diminution de l'élongation cellulaire pourrait être, d'après KILLIAN & LEMEE (1956), une manifestation morphologique de l'"adaptation" de ces variétés, aux conditions sèches. Le sens d'évolution dans le temps des trois composantes de la croissance des feuilles ne distingue pas non plus les écotypes (fig. 1.10), mais on note au moins pour trois

variétés, LIU, RVA (E0) et JOR (M), un minimum pour la surface moyenne des feuilles standard (fig. 1.10 c) initiées durant la période de plus forte évapotranspiration (Juillet), dû à une réduction du nombre (fig. 1.10 a) et/ou de la surface moyenne des cellules (fig. 1.10 b). Chez de nombreuses espèces, la croissance cellulaire et foliaire est connue pour être très sensible aux contraintes exercées par l'environnement, notamment les contraintes hydriques qui peuvent la réduire considérablement (KRAMER, 1969 ; SLATYER, 1967 ; HSIAO, 1973 ; BOYER, 1976 *inter alia*). Mais comme nos mesures ont été uniquement des sondages (peu fréquents et sans repérage des périodes d'initiation des feuilles prélevées), on peut difficilement interpréter ces résultats comme une plus grande sensibilité de LIU, RVA (E0) et JOR (M) aux contraintes environnementales, d'autant plus que ces variétés ont atteint la même hauteur finale en 1980 et 1981 (fig. 1.5). Finalement, ces résultats infirment l'hypothèse d'une perturbation de la croissance cellulaire des variétés E0 par les conditions méditerranéennes ; et, si la croissance cellulaire de l'Aubergine est peut-être sensible aux contraintes exercées par nos conditions agroclimatiques, cette sensibilité n'est en aucun cas un critère de distinction des écotypes.

Mais si les critères de la croissance foliaire ainsi que leur évolution dans le temps ne distinguent pas vraiment les écotypes, l'une des relations entre ces critères par contre, les distingue assez bien. Il s'agit de la relation entre la surface de la feuille et le nombre de cellules épidermiques, au 27 Août (fig. 1.23 b), qui se rapproche du cas de discrimination n° c, présenté dans la fig. 4 de l'introduction générale. Cette discrimination sur la relation, provient bien sûr d'une discrimination sur chacune des variables : à cette date, les variétés M ont un plus grand nombre de cellules épidermiques que les variétés E0 (fig. 1.9 a) -bien que la différence ne soit pas significative-, et leurs feuilles standard ont une plus grande surface (fig. 1.9 c) -différence significative-. Cette différence provient probablement d'un décalage entre écotypes, des rangs des étages floraux auxquels les feuilles ont été prélevées, les variétés M ayant probablement atteint un degré de ramification plus élevé que celui des variétés E0. En effet, le long des étages successifs de ramification (fig. 1.2), les feuilles de rang $i + 1$ ont tendance à

avoir plus de cellules épidermiques que les feuilles de rang i (fig. 1.12 a) bien que celà ne corresponde pas à une variation nette de la surface de la feuille (fig. 1.12 c) ; par contre la surface moyenne de leurs cellules est plus faible que celle des feuilles d'ordre i (fig. 1.12 b). Ces observations, limitées à des feuilles décalées seulement de 1 numéro d'ordre, vont tout à fait dans le sens des résultats de SCHOCH (1969) sur Piment : le nombre de cellules augmente, leur surface moyenne diminue et finalement la surface de la feuille s'accroît avec le numéro d'ordre de la feuille sur la tige principale, avant la première ramification. Cette règle semble donc bien exister chez l'Aubergine le long des étages successifs de ramification, et les quelques écarts à cette règle dans nos résultats sont certainement dûs à la fois à l'insuffisance de l'échantillonnage (10 plantes par variété pour le premier prélèvement et seulement 6 pour les prélèvements suivants) et à l'hétérogénéité du degré de ramification entre branches d'une même plante (DAUNAY, 1982).

La croissance est encore très active chez les feuilles standard "jeune-adulte", puisque entre le stade floraison et le stade nouaison (soit environ 10 jours) la surface cellulaire (fig. 1.11 b) et en conséquence la surface de la feuille (fig. 1.11 a) augmentent nettement. Mais ce facteur d'hétérogénéité de l'échantillonnage foliaire est inévitable, car il est hors de question de prélever des feuilles plus vieilles (avec une croissance pratiquement terminée), puisque déjà au stade "standard", il est difficile de trouver des feuilles en bon état général en raison des diverses agressions du milieu (vent, acariens etc ...).

Remarquons enfin, que la surface d'une feuille standard dépend plus du nombre de cellules (fig. 1.23 b) que de leur surface moyenne (fig. 1.23 c), mais cette relation établie sur les points moyens variétaux dépend des dates, et elle est variable au sein de chaque variété (cf. § 2.4).

CONCLUSION

Seule la configuration des systèmes racinaires en fin de culture de plein champ, est nettement reliée au classement écotypique : les variétés M ont des racines plus puissantes, plus plongeantes et plus ramifiées que celles des variétés EO. Le poids sec des racines et le gain total en hauteur le sont aussi, mais moins nettement : leurs valeurs sont généralement plus élevées chez les variétés M. Le rendement total, correspond au classement écotypique uniquement si l'on fait abstraction de la variété RVA de type extrême oriental (EO), "adaptée" aux conditions méditerranéennes depuis longtemps, et de la variété méditerranéenne (M) JOR, la plus tardive et la moins productive des variétés M.

L'analyse de l'évolution dans le temps des variables de la croissance en hauteur et de la croissance foliaire apporte quelques critères supplémentaires de distinction des écotypes. La supériorité finale -en Septembre- du gain total en hauteur des variétés M, n'est absolument pas le fait d'un avantage acquis dès le départ, puisque au contraire, ce sont les variétés EO qui, en moyenne sont les plus hautes en début de saison. Mais, on observe à partir de Juillet un renversement : l'activité de croissance devient relativement plus intense chez les variétés M et aboutit en Août à une plus grande ramification, repérée par un plus grand nombre de cellules épidermiques et une plus grande surface de leurs feuilles standard.

La vigueur aérienne -gain total en hauteur- a tendance à varier dans le même sens que la vigueur racinaire -poids sec- ; mais l'une et l'autre n'ont pas une liaison positive très nette avec le rendement. Cette absence de liaisons bien établies s'explique par trois éléments au moins : d'une part, la mesure de la hauteur des plantes est une représentation très imparfaite de la vigueur aérienne et de son potentiel de fructification -nombre de fleurs-. D'autre part, les variétés M et EO ne sont pas comparables, en toute rigueur, pour le rendement, car elles ont des types de fruits différents (cf. § 11). Enfin, sur des essais irrigués, il est normal qu'on ne trouve pas des résultats aussi tranchés que chez d'autres espèces, cultivées en conditions beaucoup plus sèches.



Il reste que, si on élimine les deux variétés les moins typiques de leurs écotypes (RVA pour l'écotype E0 et JOR pour l'écotype M), la liaison positive entre la vigueur végétative et le poids total de fruits, discrimine les écotypes.

D'après l'étude au niveau cellulaire de la croissance foliaire, qui est un très fin critère de détection de contraintes subies par les plantes, il ne semble pas que les variétés E0 soient à proprement parler, plus "stressées" par le milieu méditerranéen de plein champ, que les variétés M.

Ces résultats montrent l'intérêt pour l'amélioration d'une espèce, de l'étude de nombreuses variables macro et micro morphologiques, de leur évolution dans le temps et des relations qui les lient afin de détecter des différences de développement pouvant caractériser l'"adaptation" à un milieu agroclimatique donné, ou au contraire des signes de "souffrance" dans ce milieu. Mais ils montrent en même temps la difficulté de déterminer sans contestation possible, un échantillonnage de variétés représentatif d'un écotype donné. Quoiqu'il en soit, il existe une correspondance certaine entre la vigueur des racines et l'origine géographique des écotypes. Ceci nous conduit d'une part à mieux analyser le rôle joué par les racines vis-à-vis de la croissance aérienne et de la fructification, et d'autre part à étudier d'autres variables qui peuvent également traduire des différences d'"économie d'eau" entre les variétés.

Chapitre II

**INFLUENCE RESPECTIVE DES RACINES
ET DES PARTIES AERIENNES
SUR LA CROISSANCE ET LE RENDEMENT**

P L A N D U C H A P I T R E I I

INTRODUCTION	41
1 CONDITIONS EXPERIMENTALES	44
1.1 <u>Matériel végétal et conduite des essais</u>	
1.2 <u>Conditions climatiques et irrigation</u>	
1.3 <u>Variables mesurées et méthodes de mesure</u>	
2 RESULTATS	46
2.1 <u>Etat sanitaire global</u>	
2.2 <u>Croissance en hauteur de la partie aérienne</u>	
2.3 <u>Production de fruits</u>	
2.4 <u>Système racinaire</u>	
3 DISCUSSION	54
CONCLUSION	60

INTRODUCTION

Les systèmes racinaires des variétés méditerranéennes (M) sont beaucoup plus vigoureux que ceux des variétés d'Extrême-Orient (EO), et cette différence se retrouve assez nettement au niveau de la "vigueur" au sens large, des parties aériennes, c'est-à-dire au niveau de la croissance et de la fructification. D'ailleurs la vigueur des racines est, en climat sec, un caractère souvent favorable au rendement (HSIAO & ACEVEDO, 1974 ; QUIZENBERRY, 1982 inter alia).

Notre objectif sera maintenant de comparer l'effet "vigueur des racines" à l'effet "vigueur des parties aériennes" sur la fructification. Pour cela, il est nécessaire d'analyser la contribution des racines à la croissance aérienne et à la fructification ainsi que la contribution réciproque des parties aériennes sur la croissance racinaire. Ainsi, nous avons associé les vigueurs différentes des écotypes M et EO par des greffages intervariétaux, ainsi que TROUGHTON & WHITTINGTON (1970) recommandent de le faire pour ce type d'étude. Des plantes "inter-écotypiques" avec une partie aérienne appartenant à un écotyle différent de celui du système racinaire (EO sur M et M sur EO), et les témoins autogreffés (EO sur EO et M sur M), ont été mises au champ et suivies au cours de toute la saison de culture. Ce protocole était réalisable parce que l'Aubergine se greffe facilement (BEYRIES & al., 1969 ; BEYRIES, 1971 inter alia) et que de plus, son cycle de développement relativement court -5 à 6 mois dans nos conditions- permet d'obtenir en un bref délai des résultats agronomiques complets. Il a été exécuté deux années de suite, en utilisant les 6 variétés qui avaient été choisies pour les expériences sans greffage, du chapitre précédent.

Les caractéristiques de croissance et de fructification propres à chaque écotyle s'exprimeront donc soit à partir des racines, soit à partir de la partie aérienne ; et les performances des plantes inter-écotypiques seront le résultat de l'équilibrage progressif entre les "potentialités" de leurs racines et celles de leurs parties aériennes. La comparaison de ces performances à celles des témoins autogreffés permettra à la fois d'évaluer la différence de "potentiel" de croissance et de fruc-

tification entre les deux écotypes et d'autre part de dégager le "poids" et la répartition entre tous les organes de la plante, notamment les fruits, de l'influence des racines et de l'influence des parties aériennes.

Tableau 2.1 : Formules de greffage et état sanitaire

			au 30 Juillet 1982	au 20 Septembre 1983
Écotype de la partie aérienne	racinaire	Formules de greffage partie aérien./p.rac.	Mortalité & plantes "malades" %	Mortalité %
EO	EO	LIU/LIU *	78	11
	M	LIU/LF3	67	6
	EO	RVA/RVA *	33	-
	M	RVA/DOU	22	-
	EO	SHI/SHI *	100	-
	M	SHI/JOR	89	-
M	M	LF3/LF3 *	100	20
	EO	LF3/LIU	66	14
	M	DOU/DOU *	44	-
	EO	DOU/RVA	78	-
	M	JOR/JOR *	66	-
	EO	JOR/SHI	33	-

* autogreffes

Tableau 2.2 : Principales dates d'intervention sur les essais

Année	Semis (S) (1)	Repiquage (2)	Greffage (G) en serre	Rempotage	Plantation au champ	Arrachage
1982	31 Mars	28 Avril (S + 28 j)	25 Mai (S + 55 j)	2 Juin	11 Juin (S + 72 j) (G + 17 j)	18 Octobre (S + 20 j)
1983	18 Mars	7 Avril (S + 20 j)	6 Mai (S + 49 j)	15 Mai	25 Mai (S + 68 j) (G + 19 j)	21 Septembre (S + 187 j)

(1) sous chassis en 1982, sous serre verre en 1983

(2) sous tunnel plastique en 1982, sous serre verre en 1983

1 CONDITIONS EXPERIMENTALES

1.1 Matériel végétal et conduite des essais

En 1982 le greffage a été réalisé entre les 6 variétés expérimentées en 1980 et 1981 (cf. chap. I, § 1.1) mais seulement pour 6 des 18 combinaisons "inter-écotypiques" possibles, avec les 6 témoins autogreffés, compte tenu des contraintes expérimentales d'espace et de temps. Ainsi (tabl. 2.1) chacune des 3 variétés de l'écotype E0 a été associée avec l'une des 3 variétés de l'écotype M, à la fois comme porte-greffe et comme greffon et toutes les variétés ont été autogreffées pour constituer les témoins. Chacun de ces 12 traitements était représenté, dans un "essai bloc", par 3 répétitions de 3 plantes, soit au total par 9 plantes (annexe 2.1). D'après le tableau 2.1, il est visible que cette première année d'expérience a été très perturbée par une maladie grave provoquant la mort des plantes : le stolbur (cf. chap. I, § 1.5).

En 1983, le nombre de plantes par formule a été privilégié (7 répétitions de 5 plantes, soit 35 plantes au sein d'un essai bloc, annexe 2.2) au détriment du nombre de formules : seules LIU (E0) et LF3 (M) ont été inter et auto-greffées.

Les deux années, chaque parcelle élémentaire était séparée de la suivante par une plante de la variété LIU, choisie en raison de sa faible vigueur végétative. Le tableau 2.2 récapitule les principales dates d'intervention sur les essais. Le greffage était réalisé en serre, au moment où les plantes avaient 7 à 9 feuilles, selon la rapidité de croissance propre à chaque variété.

La technique de la greffe en fente terminale (BEYRIES, 1974 ; PIERRE, 1982) a été utilisée, chaque plante fournissant à la fois un porte-greffe et un greffon (Annexe 2.3). Dans le cas des autogreffes, on procédait à un échange des greffons entre plantes. La soudure entre greffon et porte-greffe était totale au bout de 8 à 10 jours, et les plantes étaient alors aussitôt rempotées (en pots de 14 cm de diamètre). La plantation, en sol neuf les deux années, se fit dès que les greffons eurent repris leur crois-

Tableau 2.3 : Variables mesurées et dates des notations

Etat sanitaire		Hauteurs		Récoltes	
1982	1983	1982	1983	1982	1983
17 Juin		17 Juin			
24 Juin	23 Juin	24 Juin	23 Juin		
	30 Juin		30 Juin		
8 juillet	7 Juillet	8 Juillet	7 Juillet		7 juillet
	13 Juillet		13 Juillet	13 Juillet	
16 Juillet		16 Juillet			
23 Juillet	22 Juillet	23 Juillet	22 Juillet	21 Juillet	21 Juillet
30 Juillet	28 Juillet	30 Juillet	28 Juillet		
	3 Août		3 Août	3 Août	1er Août
	12 Août		12 Août		12 Août
	26 Août		26 Août		
1er Septembre					30 Août
	20 Septembre		20 Sept.		20 Septembre

sance soit moins de 3 semaines après le greffage. Ensuite, la conduite au champ a été similaire à celle décrite au premier chapitre (§ 1.3.). Signalons que l'ébourgeonnage fut pratiqué seulement sur les repousses du porte-greffe et que l'irrigation fut pratiquée uniquement par aspersion en 1983.

1.2 Conditions climatiques et irrigation

Le rayonnement global a été similaire en 1982 et 1983 (fig. 2.1 a), mais les températures ont été un peu moins fortes en 1983, jusqu'à la deuxième décade de Juillet (fig. 2.1 a). En bilan, l'E.T.P. a peu varié d'une année à l'autre (fig. 2.1 d), mais l'irrigation a été excédentaire en 1982 et légèrement déficitaire en 1983.

1.3 Variables mesurées et méthodes de mesure

Sur chaque plante, et aux fréquences indiquées par le tableau 2.3, toutes les variables, déjà décrites au chap. I (§ 1.5) ont été mesurées sauf la précocité de floraison de la première fleur qui, après la perturbation induite par le greffage, n'avait plus de signification chronologique du développement et sauf la croissance cellulaire des feuilles.

D'autre part, seuls les fruits commercialisables (donc bouchons exclus) ont été pesés. Enfin, les notations de l'état sanitaire ont été réduites à un simple décompte régulier de la mortalité.

2 RESULTATS

2.1 Etat sanitaire global

En 1982, l'essai a été ravagé par le stolbur (cf. chap. I, § 1.5 Etat sanitaire) dès le mois de Juillet (tabl. 2.1) ; en 1983 par contre, l'attaque de stolbur a été faible.

2.2 Croissance en hauteur de la partie aérienne

a) Croissance cumulée

En 1982, même sur la courte période des mesures dont nous avons dû nous contenter à cause du stolbur, des différences de hauteur entre

Tableau 2.4 : Résultats cumulés moyens par plante en 1983

Greffon	Porte-greffe	Croissance (a)		Rendement en fruits			
		Hauteur cm	Poids sec racines g	Poids total kg	Nombre **	Nombre total **	Poids moyen g *
LIU	LIU	72,3	7,4	2,34	b	9,1	258
	LF3	83,2	10,7	3,08	b	11,2	274
LF3	LIU	112,5	17,7	2,81	b	11,8	237
	LF3	130,6	29,0	4,28	a	16,0	268

(a) mesurée le 20 septembre.

*, ** : test de DUNCAN, respectivement à $P = 0,05$ et $P = 0,01$.Tableau 2.5 : Analyse de variance des résultats cumulés moyens par plante en 1983 : valeurs des F et seuils de signification (* $P = 0,05$; ** $P = 0,01$)

Origine de la variation	DDL	Croissance (a)		Rendement en fruits			
		Hauteur	Poids sec racines	Poids total	Nombre total	Poids moyen	
Blocs	6	0,92	1,57	0,62	0,55	0,35	
Traitements greffon porte-greffe interaction	3	182,05	**	13,40	**	13,56	**
	1	487,15	**	11,84	**	20,80	**
	1	55,13	**	24,67	**	17,58	**
	1	3,88	**	3,68	2,29	1,08	
Erreur	18						

(a) mesurée le 20 septembre

intergreffes et autogreffes correspondantes sont apparues progressivement pour les combinaisons LIU et LF3 d'une part et SHI et JOR d'autre part (fig. 2.2.). Au 30 Juillet, la hauteur de LIU et SHI (E0) greffées sur des racines M est significativement plus forte que celle de leurs autogreffes ; inversement, la hauteur de LF3 et JOR (M) greffées sur des racines E0 a "tendance" (différence non significative) à être plus faible que celle de leurs autogreffes. Par contre la croissance de RVA et DOU n'a pas été modifiée par le changement de système racinaire.

En 1983, la différence de hauteur entre intergreffes et autogreffes est bien plus nette (fig. 2.2, tabl. 2.4) : greffée sur des racines M, LIU a une hauteur significativement plus grande dès le 7 Juillet que lorsqu'elle est greffée sur ses propres racines, et au 20 Septembre la différence atteint 11 cm (soit 15 % de plus). Inversement, LF3 greffée sur des racines E0 est, à partir du 22 Juillet, significativement plus basse que lorsqu'elle est greffée sur ses propres racines, et au 20 Septembre la différence atteint 18 cm (soit 14 % de moins). Notons qu'il n'y a pas d'interaction greffon x porte-greffe ni pour la hauteur finale (tabl. 2.5), ni pour le gain total en hauteur entre la première et la dernière mesure.

b) Vitesse de croissance

En 1982, les vitesses de croissance en hauteur avaient "tendance" (différences non significatives dans la plupart des cas) à être plus fortes en présence de racines M et inversement à être plus faibles en présence de racines E0, excepté le cas des greffes entre RVA et DOU (fig. 2.3). Les 12 formules de greffe présentaient le même profil d'évolution des vitesses de croissance, avec un pic situé entre le 24 Juin et le 16 Juillet, selon les formules et qui correspond au maximum des températures (fig. 2.1 a).

Il faut noter que le greffage n'empêche pas l'expression des différences de croissance en hauteur, mises en évidence sur les plantes entières (chap. I tabl. 1.4), puisque le classement des 6 variétés autogreffées, pour le gain total de hauteur au 30 Juillet, était déjà favorable aux variétés

Tableau 2.6 : Gain total de hauteur des variétés autogreffées, en 1982

Ecotype de la partie aérienne	Variétés autogreffées	Gain total de hauteur (cm) du 17/6 au 30/7/82 soit 43 jours	
E0	LIU/LIU	+ 33,0	c
	RVA/RVA	+ 65,0	a
	SHI/SHI	+ 56,7	ab
M	LF3/LF3	+ 64,7	a
	DOU/DOU	+ 53,3	b
	JOR/JOR	+ 57,9	ab

Tableau 2.7 : Classement des rendements des autogreffes en 1982 et de ceux des variétés non greffées en 1980 et 1981 (DUNCAN, P = 0,05)

Ecotype	Variétés autogreffées	Rendement total au 3 Août 1982		Variétés	Rendement total en Septembre			
		Poids	Nombre (1)		Poids		Nombre	
					1980	1981	1980	1981
E0	LIU/LIU	b	d	LIU	c	c	c	d
	RVA/RVA	a	cd	RVA	b	a	b	c
	SHI/SHI	b	abc	SHI	c	c	a	b
M	LF3/LF3	ab	bcd	LF3	a	b	a	c
	DOU/DOU	ab	a	DOU	b	a	a	a
	JOR/JOR	ab	bcd	JOR	c	b	b	c

(1) bouchons compris

M (tabl. 2.6).

En 1983, la vitesse de croissance a également une "tendance" persistante à être plus forte pour LIU (E0) greffée sur des racines M (LF3) que pour LIU autogreffée (fig. 2.3 a). Inversement, LF3 (M) greffée sur des racines E0 (LIU) a une vitesse de croissance plus faible que son autogreffe (fig. 2.3 b).

Remarquons que si la vitesse de croissance de LF3 (M) est toujours significativement supérieure ($P = 0,05$) à celle de LIU en autogreffage, cet écart est par contre moins souvent significatif en intergreffage.

Enfin on observe pour les 4 formules de greffe, une diminution irrégulière de la vitesse de croissance, dont les maximum et minimum ne correspondent, sauf exception, ni aux variations de la température et du rayonnement (fig. 2.1 a), ni à celles du vent et de l'humidité relative en données décadaires (fig. 2.1 c & b) ou même journalières. Elles n'ont pas non plus de rapport avec les dates de récolte.

2.3 Production de fruits

En 1982, le rendement total par plante est dérisoire puisqu'il s'arrête au 3 Août ; cependant il a déjà "tendance" à être plus élevé en présence de racines M et au contraire plus faible en présence de racines E0. On remarque aussi que les intergreffes produisent généralement un peu plus de bouchons que les autogreffes correspondantes (fig. 2.6), ceci, indépendamment de l'origine écotypique du système racinaire. Enfin, le greffage n'empêche pas l'expression des caractéristiques variétales de production, puisque le classement des 6 variétés autogreffées (tabl. 2.7) est déjà au 3 Août, voisin de celui qui avait été obtenu pour les plantes entières en 1980 et 1981 (chap. I, fig. 1.14 a et b).

En 1983, l'effet du changement de système racinaire est bien plus net (tabl. 2.4 et 2.5) puisqu'il a pu être mesuré jusqu' en Septembre. Les effets greffon et porte-greffe sont tous les deux très significatifs sur le nombre et le poids total de fruits. Par contre la différence entre poids moyens des fruits est seulement la conséquence de l'effet porte-



greffe. Notons que la précocité de production n'est pas affectée par le changement de système racinaire (fig. 2.4 & 2.5). Par ailleurs, nous avons remarqué que les fruits de LF3 (M) greffée sur LIU (E0) étaient nettement raccourcis par rapport à leur longueur habituelle chez cette variété ; par contre, il n'y avait aucun changement notable de forme des fruits pour LIU (E0) greffée sur LF3 (M). Contrairement à 1982, la proportion de bouchons était équivalente entre les 4 formules de greffe.

Remarquons enfin, que le rendement total en poids comme en nombre de fruits de LIU et LF3 autogreffées est comparable à celui obtenu par ces mêmes variétés non greffées en 1980 (chap. I, fig. 1.13) dans des conditions de sol similaires (sols "neufs") mais avec des systèmes d'irrigation différents.

2.4 Système racinaire

a) Aspect

En 1982, les systèmes racinaires des variétés autogreffées avaient les caractéristiques observées dans les essais antérieurs (chap. I, § 2.6 a) ; par contre les systèmes racinaires des intergreffes étaient différents de ceux des autogreffes correspondantes : visuellement, les systèmes racinaires M (de LF3, DOU et JOR) sont apparus nettement réduits (plus faible diamètre, moindre envergure et configuration plus horizontale des racines) par la partie aérienne E0 à laquelle ils étaient associés (planche J). Inversement, les systèmes racinaires E0 (de LIU, RVA et SHI) ont été "fortifiés" (augmentation du diamètre, plus grande envergure, configuration plus "plongeante" des racines) par la partie aérienne M à laquelle ils étaient associés (planche I). Ces modifications ont été plus nettes chez les formules de greffe entre LIU et LF3 d'une part, SHI et JOR d'autre part, que pour celles entre RVA et DOU.

En 1983, les observations relatives aux systèmes racinaires de LIU et LF3 auto et intergreffées, ont été rigoureusement identiques à celles de 1982.

b) Poids sec

En 1982, le poids sec des systèmes racinaires a été modifié chez toutes les intergreffes par rapport aux autogreffes correspondantes (fig.

Planche I : Influence de parties aériennes méditerranéennes (M) sur des racines extrême-orientales (E0)

TEMOINS AUTOGREFFES
greffon E0/ racines E0

GREFFES INTERECOTYPIQUES
greffon M/ racines E0

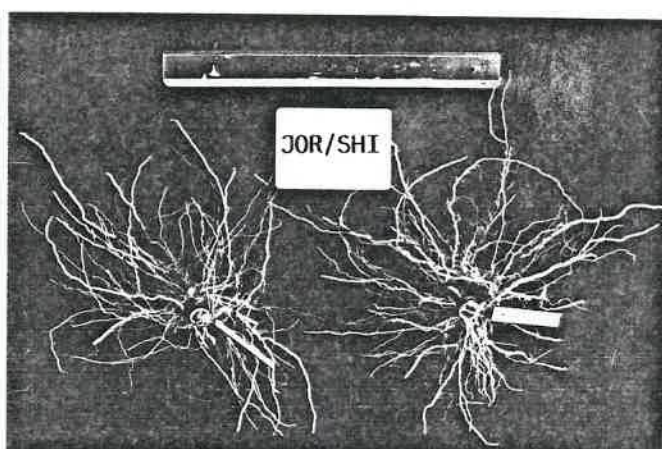
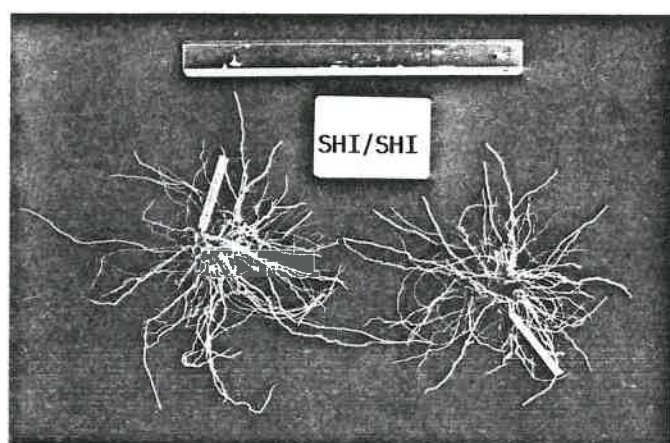
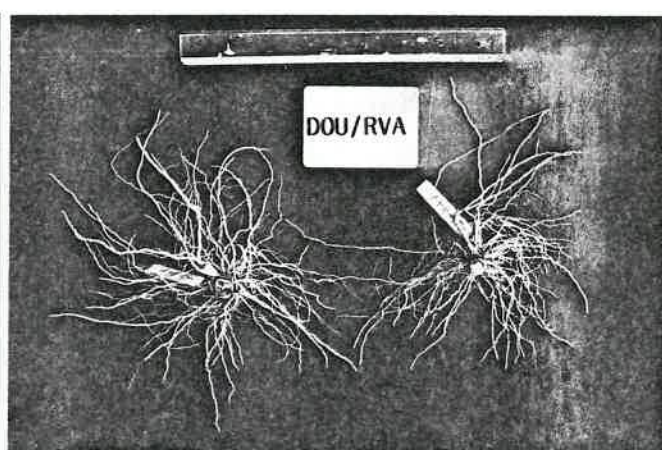
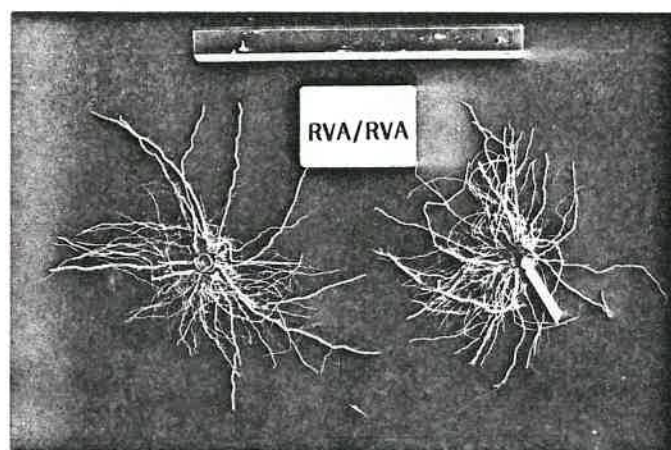
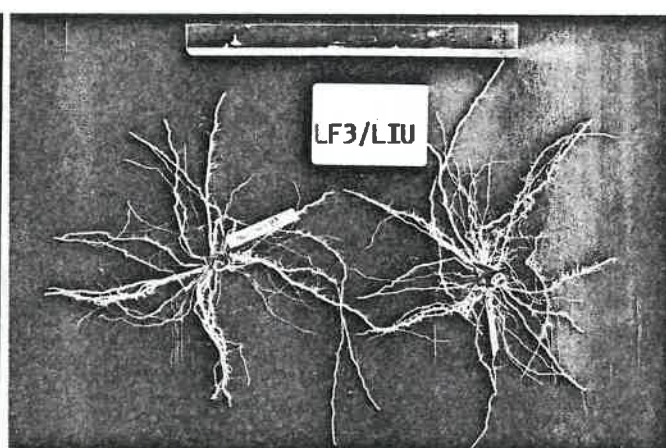
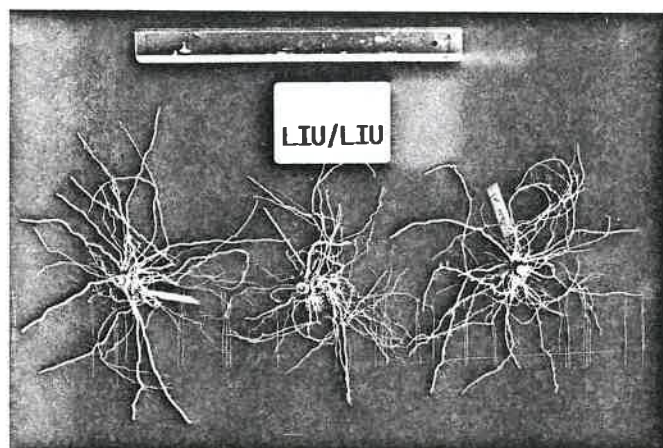
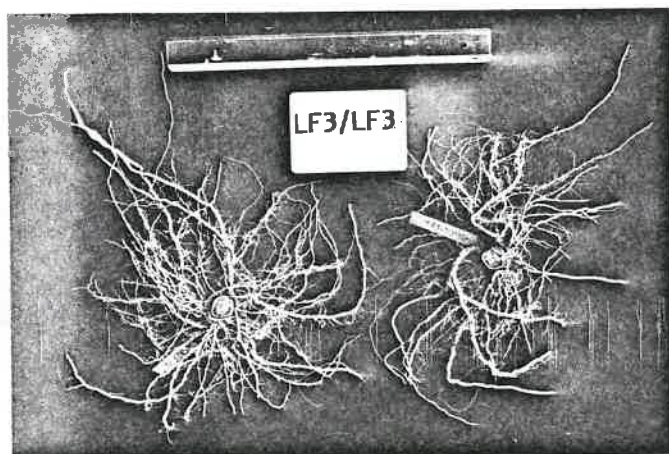
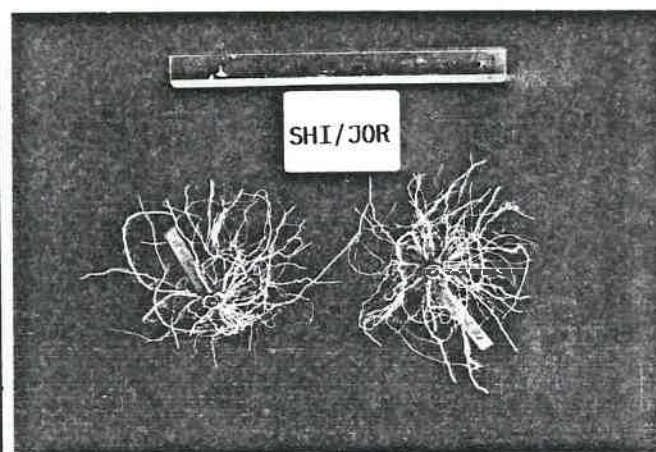
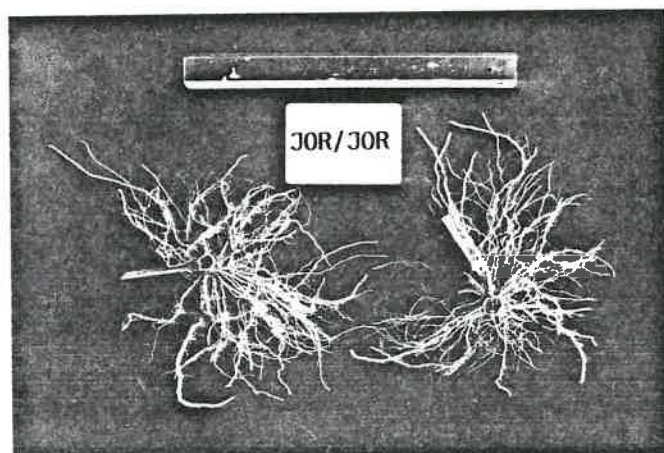
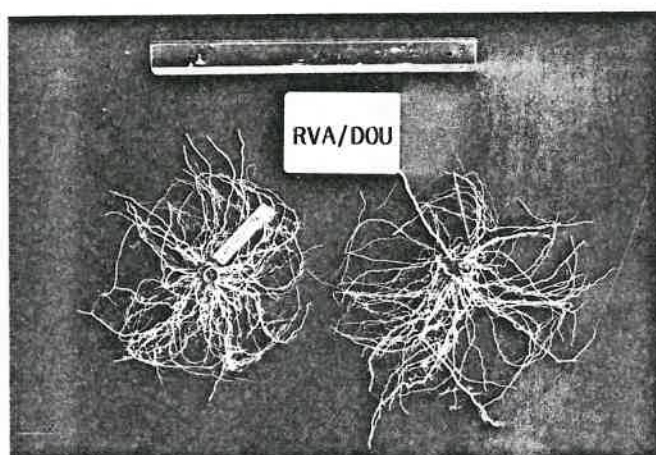
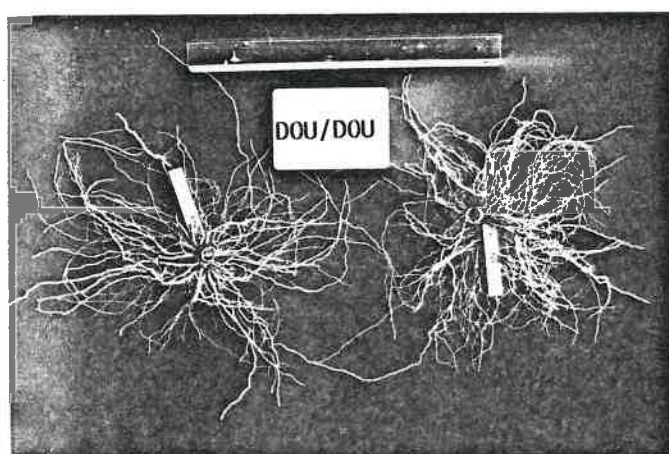
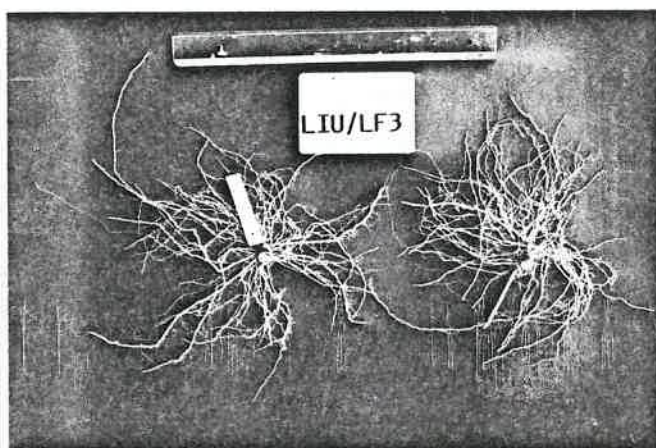


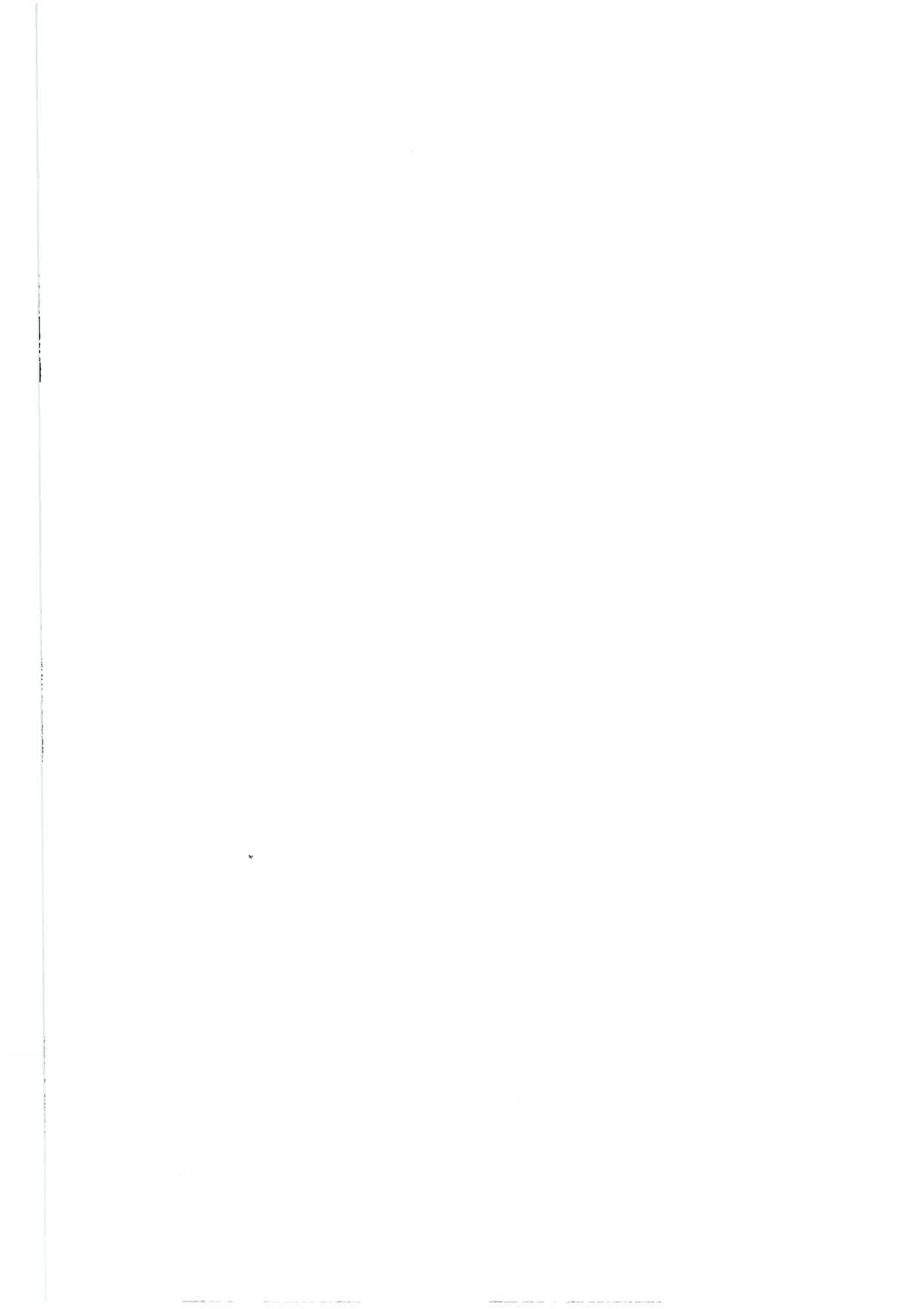
Planche J : Influence de parties aériennes extrême-orientales (E0) sur des racines méditerranéennes (M)

TEMOINS AUTOGREFFES
greffon M/ racines M



GREFFES INTERECOTYPIQUES
greffon E0/ racines M





2.7) : le poids sec des racines EO (de LIU, RVA et SHI) était plus fort quand la partie aérienne était M et inversement le poids sec des racines M (de LF3, DOU et JOR) était plus faible quand la partie aérienne était EO. Notons que la discrimination des écotypes EO et M pour le poids sec des racines est plus tranchée que celle obtenue dans les essais sur plantes non greffées (chap. I, fig. 1.16).

En 1983, l'influence du greffon comme celle du porte-greffe sont hautement significatives (tabl. 2.5). Les différences entre autogreffes et hétérogreffes de LIU et LF3 (fig. 2.7 et tabl. 2.4) sont similaires à celles obtenues en 1982 : le poids sec des racines de LIU augmente en présence de la partie aérienne de LF3 (M) ; par contre il diminue pour LF3, en présence de la partie aérienne de LIU. De plus, il y a une forte interaction greffon x porte-greffe (tabl. 2.5). Enfin, l'étendue des distributions pour les poids secs est d'autant plus grande que les moyennes sont fortes (fig. 2.8), comme nous l'avions déjà trouvé dans les essais sur plantes entières (chap. I, fig. 1.17).

3 DISCUSSION

L'échange par greffage des parties aériennes et racinaires entre variétés extrême-orientales (EO) et variétés méditerranéennes (M), modifie incontestablement la vigueur aussi bien des parties aériennes que des systèmes racinaires : les performances de croissance en hauteur et de fructification des parties aériennes EO sont améliorées en présence de racines M, bien que celles-ci deviennent moins vigoureuses et plus horizontales que la normale. Inversement les parties aériennes M pourvues de racines EO sont moins développées que normalement mais les racines EO qui leur sont associées, deviennent plus vigoureuses et plus "plongeantes". Comme parties aérienne et racinaire sont liées par des relations fonctionnelles qui déterminent un ratio d'équilibre pondéral entre elles (KRAMER, 1969 ; BIERHUIZEN, 1974 ; WAREING & PATRICK, 1975 ; BOOTE, 1976 inter alia), il n'est pas trop étonnant que la partie aérienne ayant été modifiée par le changement de racines, les racines portent elles aussi la "marque"

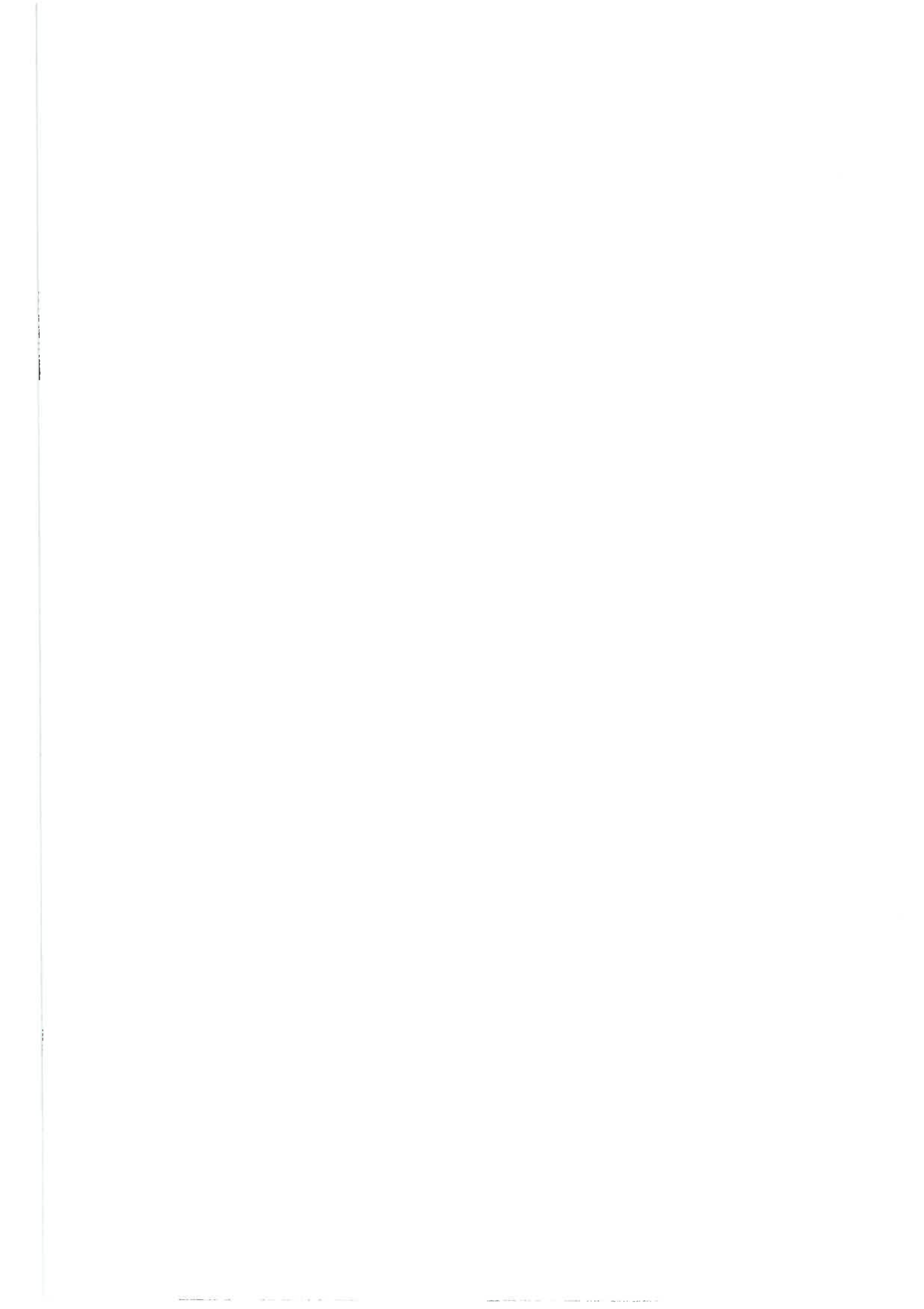


Tableau 2.8 : Effets greffon (en haut) et porte-greffe (en bas) de la variété LF3 sur la croissance et le rendement (en %) en 1983

Greffon	Porte-greffe	Croissance (a)		Rendement en fruits		
		Hauteur	Poids sec racines	Poids total	Nombre total	Poids moyen
LIU	LIU	100)	100)	100)	100)	100)
	LF3	115)	145)	132)	123)	106)
LF3	LIU	156)	239)	120)	130)	92)
	LF3	181)	392)	183)	176)	104)
LIU	LIU	100)	100)	100)	100)	100)
	LF3	156)	239)	120)	130)	92)
LIU	LIU	115)	145)	132)	123)	106)
	LF3	181)	392)	183)	176)	104)

(a) mesurée le 20 septembre

du greffon auquel elles étaient associées. Mais cette "signature" est à la fois quantitative (modification du poids sec) et qualitative : la morphologie racinaire résultante (planches I & J) est à la fois caractéristique de l'identité variétale des racines et de celle de la variété utilisée en greffon.

Chez le Pommier et le Prunier, on a également noté parfois une influence quantitative et/ou qualitative du greffon sur les racines, mais selon les expérimentations les résultats sont variables (ROGERS & BEAKBANE, 1957).

Les résultats de 1982 (fig. 2.2, 2.3, 2.7) sont évidemment moins nets que ceux de 1983 puisque les mesures ont cessé très tôt, à la suite de la destruction de l'essai par le stolbur. Mais comme ils ont été obtenus sur une gamme variétale de formules de greffes plus étendue -3 "couples" de variétés intergreffées au lieu d'un seul-, ils ont l'avantage de mettre en évidence un véritable effet "écotypique" et non le simple effet d'une combinaison variétale particulière.

Notons que le couple variétal pour lequel l'effet du changement de système racinaire et de partie aérienne est le moins net, notamment sur la hauteur (fig. 2.2), est celui dans lequel RVA (E0) est associée à DOU (M). Or, RVA est justement la seule variété E0 qui soit cultivée depuis longtemps en région méditerranéenne (cf. chap. I, § 1.1) et qui de ce fait, se distingue des deux autres variétés LIU et SHI, plus typiquement extrême-orientales.

Nous discuterons donc plus précisément les résultats de 1983, obtenus avec les greffes relatives aux variétés LIU (E0) et LF3 (M), et qui sont plus complets.

Le tableau 2.8 montre qu'un porte-greffe LF3 placé sous un greffon LF3 (dernière ligne) apporte un accroissement général des performances de croissance et de rendement plus important que lorsqu'il est placé sous un greffon LIU (7^e ligne). Il y a donc un effet dépressif des parties aériennes de LIU sur le potentiel d'amélioration en croissance et en rendement apporté par un porte-greffe LF3. De même, l'accroissement général

des performances de croissance et de rendement apporté par un greffon LF3 est plus important en présence d'un porte-greffe LF3 (4^è ligne) qu'en présence d'un porte-greffe LIU (3^è ligne). Il y a donc aussi un effet dépressif des racines de LIU sur le potentiel d'amélioration qu'apporte un greffon LF3. Quant à l'interaction greffon x porte-greffe pour le poids sec des racines (tabl. 2.5), elle signifie que l'influence bénéfique des greffons et des porte-greffes de LF3 est significativement plus forte lorsque l'autre partie de la plante provient encore de LF3.

Le tableau 2.8 montre aussi que cette influence bénéfique est plus intense sur la croissance en hauteur de la partie aérienne que sur la croissance des fruits, mesurée par leur poids moyen (cf. aussi les différences entre les valeurs des F du tabl. 2.5). Cependant ce sont sans doute les différences très nettes de hauteur finale entre intergreffes et autogreffes (fig. 2.2 et tabl. 2.4) qui entraînent des variations dans le même sens du nombre total de fruits produits. En effet la ramification de l'aubergine est grossièrement dichotomique, aux irrégularités près (DAUNAY, 1982), c'est-à-dire qu'à un étage floral i et un nombre de rameaux de 2^i correspond un nombre de fleurs (et de fruits potentiels) de 2^{i-1} . Ainsi, bien que nous ne l'ayons pas mesuré, c'est probablement un changement du nombre de ramifications qui est à l'origine de la relation positive entre la croissance totale en hauteur et le nombre de fruits.

L'effet stimulant des greffons de LF3 engendre un extraordinaire développement racinaire (+ 158 %) et une amélioration sensible du rendement total (+ 31 %) ; quant à celui des porte-greffes de LF3 sur la croissance aérienne (+ 48 %) et le poids total de fruits (+ 43 %), il n'est pas négligeable non plus.

Mais ces "rapports de force" entre greffon et porte-greffe ne sont établis que sur un seul couple variétal LIU et LF3. Or, d'après des résultats obtenus sur Pommier (ROGERS & BEAKBANE, 1957), ils peuvent varier avec différents facteurs comme la vigueur propre des variétés utilisées en greffon et porte-greffe ou avec la hauteur du point de greffe sur la tige du porte-greffe.

Ces résultats laissent cependant à penser que le développement raci-



naire est à l'origine de l'"adaptation" de la variété LF3 aux conditions agroclimatiques méditerranéennes (forte ETP, irrigations espacées et/ou irrégulières). Si l'on confronte nos résultats à ceux d'ABDELHAFEEZ & CORNILLON (1976) et CORNILLON & DAUPLE (1981), on peut en déduire que c'est probablement par le maintien d'une alimentation en eau plus régulière et plus abondante que les racines agissent sur les performances aériennes. En effet ces auteurs avaient obtenu une amélioration de la croissance en hauteur et/ou de la fructification d'aubergines non greffées, similaire à celle provoquée par les racines M dans nos expériences de greffes, en augmentant la fréquence d'apport de l'irrigation (à une dose équilibrant l'ETP).

L'influence réciproque "quantitative" entre porte-greffe et greffon chez l'aubergine rejoint les observations faites sur arbres fruitiers (TUBBS, 1951 cité par TROUGHTON & WHITTINGTON, 1970) sur Soja (CARDWELL & POLSON, 1972 ; SULLIVAN & BRUN, 1975) et sur manioc (DAHNIYA et al., 1982). L'expérience d'ABDELHAFEEZ et al. (1975) sur des tomates greffées sur racines d'aubergines, avait mis en évidence une stimulation de la croissance végétative de la tomate (poids sec des tiges et des feuilles) mais non de la fructification (poids sec des bouquets de fruits) : mais la conduite sur une seule tige puis l'étêtage au-dessus de la 4^e inflorescence suffisent à expliquer la différence des résultats. Notons que ces auteurs remarquaient que le sens et l'intensité des modifications engendrées par les racines d'aubergine variaient avec la température de l'air et du sol.

Notons que les plantes se rétablissent parfaitement du choc imposé par le greffage puisque les variétés autogreffées ont une croissance aérienne (tabl. 2.4) et racinaire (fig. 2.7) ainsi qu'une fructification (tabl. 2.4) absolument comparables à celles des plantes "entières", non greffées (chap. I, tabl. 1.4 et fig. 1.14 & 1.16). CARDWELL & POLSON (1972) et SULLIVAN & BRUN (1975) ont fait la même observation sur le Soja. Notons enfin que les irrégularités constatées dans la diminution au cours du temps de la vitesse de croissance en hauteur, n'ont aucun rapport évident avec les variations du climat. Elles ne correspondent pas non plus,

aux dates de récolte alors que les fruits concurrencent fortement la croissance des tiges et des racines, chez l'Aubergine (LENZ, 1970). D'après DIKII & TER MANUEL'YANTS (1980), ces ralentissements irréguliers correspondraient à des "vagues" de nouaison simultanée d'un grand nombre de fruits. Mais comme nous n'avons pas fait de comptages réguliers du nombre de jeunes fruits portés par les plantes, nous ne pouvons pas vérifier cette hypothèse.

CONCLUSION

La rupture de l'unité écotypique (et variétale) des plantes par le greffage montre que, les variétés méditerranéennes (M) ont, dans nos conditions agroclimatiques et techniques, un "potentiel" de croissance aérienne et racinaire et de productivité en fruits nettement supérieur à celui des variétés extrême-orientales (E0). Bien sûr, ce résultat a été établi surtout pour le couple variétal LIU (E0) et LF3 (M), mais les résultats de 1982 qui concernent une gamme variétale plus large, vont dans le même sens. Il conviendrait de confirmer ce résultat avec un plus grand nombre d'associations variétales inter-écotypiques. Mais il faudrait également réaliser des combinaisons de greffes intra-écotypiques, afin de vérifier que les variétés d'un même écotype ont des potentiels de croissance peu différents.

La vigueur du système racinaire a une influence directe et positive, sur le développement de la partie aérienne, probablement par l'intermédiaire de l'approvisionnement en eau, avec pour conséquence en fin de culture un plus grand nombre de fruits (via une plus grande ramification) et des fruits plus lourds. Mais réciproquement, la vigueur de la partie aérienne se répercute sur le développement du système racinaire, dont elle augmente fortement le poids sec tout en modifiant sa configuration géométrique.

Parties racinaires et aériennes s'influencent donc mutuellement pour tous les caractères mesurés, mais le poids "relatif" de l'influence des unes par rapport à l'influence des autres, n'est équilibré que pour le nombre de fruits. En effet pour le poids de fruits (poids total et poids moyen) c'est l'influence des racines qui est prédominante et au contraire pour la vigueur végétative c'est l'influence des parties aériennes qui est prédominante. Mais, comme LIU et LF3 représentent une distance maximum entre les écotypes M et E0 pour la vigueur végétative et le rendement (cf. chap. I), il conviendra de vérifier ces rapports d'équilibre entre greffon et porte-greffe avec d'autres couples variétaux.



En bilan, l'"adaptation" des variétés méditerranéennes à la culture irriguée, en climat sec, est caractérisée par une forte "potentialité" de croissance des parties aérienne et racinaire qui favorise le rendement à la fois par le nombre et par le poids moyen des fruits.

Chapitre III

TRANSFERTS HYDRIQUES DANS LA PLANTE EN PARTICULIER AU NIVEAU DES STOMATES

PLAN DU CHAPITRE III

INTRODUCTION	64
1 MATERIEL ET METHODES	67
1.1 <u>Traitements agroclimatiques</u>	
1.1.1 <u>Champ</u>	
1.1.2 <u>Milieu contrôlé</u>	
1.2 <u>Matériel végétal</u>	
1.3 <u>Mesures</u>	
1.3.1 <u>Résistance stomatique ($s.cm^{-1}$)</u>	
1.3.2 <u>Indice et densité stomatique</u>	
2 RESULTATS AU CHAMP	73
2.1 <u>Résistance stomatique</u>	
2.2 <u>Indice et densité stomatiques</u>	
3 RESULTATS EN ENCEINTE CLIMATISEE ET EN SERRE	74
3.1 <u>Résistance stomatique</u>	
3.1.1 <u>Plantes entières</u>	
3.1.2 <u>Plantes greffées</u>	
3.2 <u>Indice et densité stomatique</u>	
3.2.1 <u>Plantes entières</u>	
3.2.2 <u>Plantes greffées</u>	
4 DISCUSSION	78
4.1 <u>Résistance stomatique</u>	
4.1.1 <u>Influence des paramètres climatiques</u>	
4.1.2 <u>Influence de la résistance racinaire à l'absorption</u>	
4.1.3 <u>Reproductibilité des résultats</u>	
4.1.4 <u>Conséquences agronomiques</u>	
4.2 <u>Fréquence des stomates</u>	
CONCLUSION	88

INTRODUCTION

Avec des systèmes racinaires moins vigoureux et moins profonds, les variétés d'Extrême-Orient (EO) sont sans doute plus sensibles au dessèchement du sol que les variétés méditerranéennes (M). En effet, les réserves en eau du sol utilisables par la plante, sont d'autant plus grandes que les racines sont profondes et ramifiées (HALLAIRE, 1964 ; JAKHRO, 1984). Mais ce pouvoir d'extraction de l'eau par les racines n'est évidemment pas le seul critère qui détermine l'état hydrique interne -dont dépendent les processus physiologiques et biochimiques des plantes- : en effet le contrôle de la transpiration par les stomates joue aussi un rôle très important (HSIAO, 1973 ; SLATYER, 1973 ; SLAVÍK, 1975 ; BOYER, 1976 ; BUNCE, 1978 ; TURNER, 1979 ; LAWLOR, 1979 inter alia).

BEHBOUDIAN (1977 a et b) a montré que grâce à un meilleur contrôle de sa résistance stomatique, l'Aubergine était relativement plus adaptée à la sécheresse que d'autres espèces légumières, comme la Tomate, le Concombre, le Piment doux, etc ... ; pour un degré donné de stress hydrique, elle maintiendrait une meilleure hydratation de ses tissus foliaires, son potentiel de turgescence et sa teneur relative en eau étant plus élevés.

A l'échelle intraspécifique, des différences variétales pour la transpiration existent. En effet, POCHARD & SERIEYS (1974), puis POCHARD (1979) ont montré que les variétés d'Aubergine EO (dont RVA et SHI) avaient une transpiration par unité de surface foliaire, supérieure à celle des variétés méditerranéennes (dont DOU), ceci en enceintes climatisées et en serre (avec des températures et éclairagements relativement faibles) et sur de jeunes plantes en pots bien arrosées. De plus, le potentiel hydrique foliaire le plus bas, le déficit de saturation des feuilles le plus accusé, et la résistance stomatique (de la face inférieure des feuilles) la plus faible, se manifestaient chez les variétés EO qui transpiraient le plus. Enfin, en utilisant la même technique de greffage intervariétal que celle décrite au chap. II, ces auteurs trouvaient aussi que dans ces milieux contrôlés, les niveaux de transpiration dépendaient exclusivement des greffons et de leur feuillage, et non des porte-greffes et de leurs racines.

Dans une autre expérience, cette fois-ci au champ, comparant deux techniques d'irrigation, gravité et goutte à goutte (COLLECTIF, 1975 ou CORNILLON & DAUPLE, 1981), la variété E0 utilisée (RVA) avait encore un déficit de saturation des feuilles entre 11h et 12h, un peu plus fort que celui de la variété M (LF3) ; par contre l'évolution de son potentiel hydrique foliaire au cours d'une journée, était pratiquement équivalente. Par ailleurs, la résistance stomatique de la face inférieure des feuilles était si faible pour les 2 variétés que la différence entre variété E0 et variété M n'apparaissait pratiquement plus ; pour les quelques mesures où elle existait, c'était la variété E0 qui présentait la plus forte résistance ! Mais, ces résultats ne sont pas généralisables car ils concernent seulement 2 journées de mesure. Si l'on veut cependant les analyser, on peut utiliser l'analogie électrique $D = \Delta W / R_f$ proposée par VAN DEN HONERT, (1948), représentation très simplifiée de la circulation de l'eau dans la plante, qui a été reprise par de PARCEVAUX (1964), BERGER (1969), et où D est le débit de transpiration par unité de surface, ΔW la différence du potentiel de l'eau dans l'air et dans les chambres sous stomatiques et R_f la somme des résistances entre ces deux pôles. Comme ΔW était pratiquement toujours égale pour les 2 variétés, on en déduit qu'aux moments où les R_f étaient identiques, la variété E0 avait une intensité de transpiration par unité de surface, identique à celle de la variété M. Par contre, aux moments où sa R_f était plus forte, sa transpiration unitaire était plus faible : résultat absolument opposé à celui obtenu en enceinte climatisée !

Notre objectif est de comprendre ces comportements hydriques différents en milieu contrôlé et au champ. Pour cela, nous reprendrons la plupart des expériences en milieu contrôlé (serre et enceintes climatisées) et au champ que nous venons de résumer ; mais nous utiliserons cette fois un échantillonnage variétal constant d'une expérience à l'autre : les deux groupes de trois variétés utilisés au chap. I et II. De plus, nous mesurerons toujours le même paramètre de transpiration : la résistance stomatique. Enfin, nous procéderons à des mesures suffisamment nombreuses au cours de plusieurs journées consécutives, pour réduire au minimum les incertitudes expérimentales.

Les expériences sous serre et en enceinte climatisée nous serviront à analyser séparément les effets de l'éclairement, de la température et de l'humidité de l'air. Pour préciser l'influence du système racinaire sur les échanges hydriques, nous reprendrons aussi les expériences de greffage de POCHARD & SERIEYS (1974) qui permettent de comparer les résistances stomatiques des plantes greffées interécotypiques à celles des autogreffes intraécotypiques correspondantes.

Enfin, nous procéderons sur la plupart de ces expériences à des mesures de fréquence des stomates : la **densité**, c'est-à-dire le nombre de stomates par unité de surface foliaire et l'**indice**, c'est-à-dire la proportion de cellules épidermiques différenciées en stomates.

1 MATERIEL ET METHODES

La diversité des conditions expérimentales requises par notre objectif, a nécessité bien sûr la réalisation de plusieurs expériences.

1.1 Traitements agroclimatiques

1.1.1 Champ

Il y a eu deux essais : l'expérimentation de 1981 décrite au chap. I (avec les 6 variétés en comparaison), en ce qui concerne les plantes "entières", et celle de 1982 décrite au chap. II (avec les 12 formules de greffe) en ce qui concerne les plantes greffées inter-écotypiques. En outre, en 1982 des mesures de confirmation des résultats de 1981 sur les plantes entières (avec à nouveau les 6 variétés) ont été réalisées dans une expérience supplémentaire.

1.1.2 Milieu contrôlé

L'ensemble des essais sur plantes entières (5 essais) ou greffées (4 essais) ont porté sur des plantes élevées en pots, en serre (à différentes saisons), puis transférées en enceinte climatisée pour les mesures de résistance stomatique (à l'exception d'un seul essai sur plantes entières pour lequel les mesures ont eu lieu en serre).

Il était impossible, en raison des contraintes propres à nos installations expérimentales de réaliser l'élevage des plantes (comme les mesures) dans le milieu totalement contrôlé de l'enceinte climatisée ; mais il est évident qu'une telle homogénéité des conditions expérimentales aurait été préférable (cf. § 1.3.1).

a) Serre verre

Le semis se faisait en terrines et le repiquage en pots (remplis de terreau) de 11 cm de diamètre, au stade "cotylédons étalés".

- Pour les plantes entières, l'élevage après repiquage se poursuivait jusqu'à ce que les plantes aient atteint le stade "moyen" de 5-6 feuilles étalées pour l'ensemble des variétés d'un même essai. Rappelons en effet, qu'elles peuvent avoir des vitesses de croissance différentes, particu-

lièrement LIU qui atteint le stade "6-7 feuilles" quand les autres n'en sont encore qu'au stade "5-6 feuilles". A ce moment, les plantes étaient transférées en enceinte climatisée.

Sur l'un des essais, trois niveaux de rayonnement ont été imposés aux plantes à partir du jour du repiquage, par un système d'ombrage : elles recevaient soit 50 %, soit 75 % du rayonnement global de la serre et un lot témoin en recevait encore 100 %. Avec un coefficient de transmission de la lumière d'environ 80 %, d'après les mesures de MERMIER (com. pers.) sous des serres semblables, trois niveaux moyens d'éclairement ont été ainsi obtenus : environ 80, 60 et 40 % du rayonnement global extérieur.

Les mesures ont été faites au cours d'une journée nuageuse (le 11 mars 1981), sous deux niveaux de rayonnement global moyen "extérieur" : 126 watts.m^{-2} (de 10 à 11 heures TU), puis 287 watts.m^{-2} (de 15 à 16 heures), avec des températures de l'air interne respectivement à $18,5^{\circ}\text{C}$ et 22°C . Les mesures ont été répétées le lendemain pendant une période ensoleillée (de 15 à 16 heures TU) avec en moyenne 356 watts.m^{-2} à l'extérieur et $24,5^{\circ}\text{C}$ de température de l'air interne. On a ainsi obtenu 9 niveaux différents de rayonnement global (3 traitements d'ombrage \times 3 périodes de mesure), dont les valeurs ont été évaluées à partir des coefficients d'abattement de 80, 60 et 40 %.

- Pour les plantes greffées, l'élevage après le repiquage en pots de 11 cm de diamètre, se poursuivait jusqu'à ce que les plantes aient développé 7 à 9 feuilles (selon les variétés) sur leur tige principale. A ce stade, le greffage était réalisé suivant la technique décrite au chap. II § 1.1 ; puis il était suivi, une dizaine de jours plus tard, d'un repotage (en pots de 14 cm de diamètre remplis de terreau). Les plantes greffées demeuraient alors dans la serre jusqu'à la floraison du 3^e ou 4^e étage floral du greffon, selon son identité variétale. Les fruits étaient supprimés au fur et à mesure de leur formation, pour limiter la consommation en eau des plantes (car la réserve disponible dans un pot est limitée), et pour éviter l'opération de tuteurage.

b) Enceinte(s) climatisée(s)

Les plantes de chaque essai y étaient transférées la veille des premières mesures et réparties selon un dispositif au hasard. Elles en sortaient 3 à 10 jours plus tard, quand les mesures étaient terminées.

Les conditions climatiques étaient les suivantes :

- photopériode 12h/12h
- éclairage énergétique : 80 W. m^{-2}
- température : $20\text{-}22^\circ \text{ C}$ ou 25° C selon les essais
- humidité relative 80-90 %

Rappelons que les essais de POCHARD & SERIEYS (1974) s'étaient déroulés pour une photopériode Jour/Nuit de 8h/16h, un éclairage de 10 000 lux, une température de 22° C et une humidité relative non précisée (évaporation PICHE de $1,6$ à $2,4 \text{ mm j}^{-1}$).

Pour l'un des essais sur plantes entières, nous avons fait varier la température et l'humidité relative au cours du temps : dans une première enceinte l'humidité relative a été maintenue à 95 % tandis que la température augmentait de 20 à 40° C par paliers successifs de 5° C en 5° C , au cours d'une période de 10 jours. Simultanément dans une seconde enceinte, on a laissé l'humidité relative s'abaisser naturellement au cours de la même augmentation progressive de température de 20 à 40° C par paliers successifs et sur la même période de 10 jours. Dans cet essai particulier, les mesures de résistance stomatique ont débuté au moins 12 heures après que chaque palier de température (et d'humidité relative) se soit stabilisé dans chacune des enceintes.

1.2 Matériel végétal

- Au champ, en 1981 (et en 1982 pour les mesures de confirmation), 6 variétés ont été utilisées : LIU, RVA et SHI pour l'écotype E0, et LF3, DOU et JOR pour l'écotype M, (cf. chap. I). Les 12 formules de greffes entre ces 6 variétés ont été utilisées en 1982 (cf. chap. II, tabl. 2.1).
- En milieu "contrôlé", selon la place disponible en serre et en enceinte climatisée, nous avons utilisé une à trois variétés de chaque écotype,

dans le cas des essais sur plantes entières : LIU (E0) et LF3 (M) ; ou RVA (E0) et DOU (M) ; ou les 6 variétés LIU, RVA, SHI (E0) et LF3, DOU, JOR (M).

Dans le cas des greffes inter-écotypiques, nous avons restreint l'échantillonnage à LIU et RVA pour les variétés E0 et à LF3 et DOU pour les variétés M. Par contre, nous avons réalisé les 8 formules de greffes inter-écotypiques possibles entre ces variétés, par l'intermédiaire de 4 essais successifs, composés chacun des 2 inter-greffes et des 2 témoins autogreffés de chacune des associations variétales (et inter-écotypiques) possibles, soit :

- essai 1 :

association RVA et DOU (intergreffes $\frac{RVA}{DOU}$ & $\frac{DOU}{RVA}$; autogreffes $\frac{RVA}{RVA}$ & $\frac{DOU}{DOU}$)

- essai 2 :

association RVA et LF3 (intergreffes $\frac{RVA}{LF3}$ & $\frac{LF3}{RVA}$; autogreffes $\frac{RVA}{RVA}$ & $\frac{LF3}{LF3}$)

- essai 3 :

association LIU et LF3 (intergreffes $\frac{LIU}{LF3}$ & $\frac{LF3}{LIU}$; autogreffes $\frac{LIU}{LIU}$ & $\frac{LF3}{LF3}$)

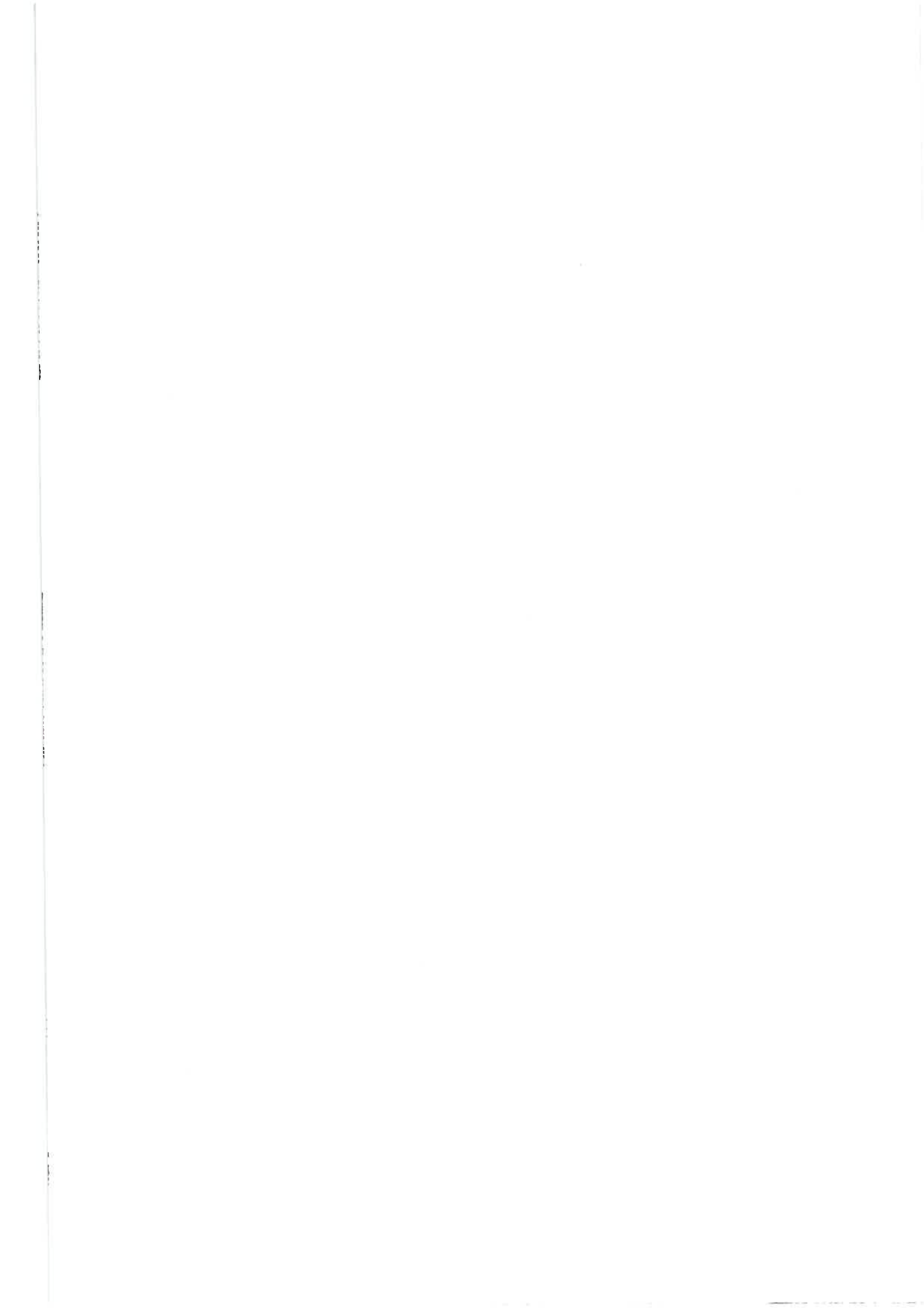
- essai 4 :

association LIU et DOU (intergreffes $\frac{LIU}{DOU}$ & $\frac{DOU}{LIU}$; autogreffes $\frac{LIU}{LIU}$ & $\frac{DOU}{DOU}$)

1.3 Mesures

1.3.1 Résistance stomatique ($s.cm^{-1}$)

L'expérience du COLLECTIF (1975) a montré que pendant la phase diurne, la résistance stomatique de la face inférieure des feuilles était plus faible et moins sujette à une régulation, que celle de la face supérieure. Il est donc probable que la résistance stomatique "moyenne" des feuilles est essentiellement déterminée par celle de la face inférieure; hypothèse confirmée par des travaux récents (SCHOCH, comm. pers.). Nous avons donc fait les mesures uniquement sur la **face inférieure des feuilles**, dont la faible résistance permettait de plus, une réalisation rapide des mesures: cette condition étant bien sûr impérative pour comparer des variétés, compte-tenu de la sensibilité de la régulation stomatique.



Dans un souci d'homogénéisation des conditions de mesure, nous avons utilisé exclusivement des feuilles standard "jeune-adulte", en parfait état et recevant l'intégralité du rayonnement (sans ombrages parasites), à raison d'une feuille par plante : feuilles situées juste sous une fleur épanouie (feuilles \propto cf. chap. I, fig. 1.2) ou dans le cas des jeunes plantes de 5-6 feuilles, feuilles d'ordre 3 ou 4. Avec le même souci d'homogénéisation, nous avons également essayé de contrôler le mieux possible les facteurs agroclimatiques avant et au moment des mesures.

L'appareil utilisé était un poromètre DELTA DEVICES. Les mesures n'étant pas destructives, nous les avons répétées plusieurs fois par jour et plusieurs jours, sur des effectifs de 10 plantes par variété ou formule de greffe au champ, et de 6 à 20 plantes selon les essais, en enceinte climatisée ou en serre.

Nous ne présenterons bien sûr qu'une partie des résultats, représentative de l'ensemble.

a) Au champ

Rappelons que les conduites agrotechniques ont été très voisines d'un essai à l'autre (chap. I, § 1.3 et chap. II, § 1.1).

Les mesures ont été faites en Juillet, au cours de journées choisies en raison de l'absence de vent et de nuages. En cas de souffles du vent ou de nuages passagers au moment des mesures, celles-ci étaient interrompues et éliminées, pour être reprises après un retour à des conditions "constantes". Les températures variaient de 25 à 35° C, durant la période des mesures.

b) En serre et en enceintes climatisées

Le contrôle des conditions de culture et de mesure, était évidemment plus simple. Signalons que les pots des plantes étaient maintenus très humides, par un arrosage fréquent.

1.3.2 Indice et densité stomatique

L'indice stomatique -rapport du nombre de stomates au nombre total de cellules épidermiques- décrit la proportion de cellules différenciées en stomates. Par contre, la densité stomatique -nombre de stomates par unité de surface foliaire- dépend non seulement de l'indice, mais aussi de l'expansion des cellules épidermiques, et donc du stade de croissance foliaire. Or, cette croissance est encore active (cf. chap. I, § 2.4) sur les feuilles (α) axillant une fleur épanouie, que nous avons choisies par souci d'homogénéité avec les mesures de résistance.

D'autre part, indice et densité stomatiques dépendent des facteurs agroclimatiques régnant au moment de leur ontogenèse : ils sont généralement d'autant plus élevés que le rayonnement est élevé ou que les plantes ont souffert de la sécheresse (SCHOCH, 1978). Aussi, compte tenu de la diversité des traitements agroclimatiques (§ 1.1), il ne sera pas question d'interpréter les différences de moyennes entre des essais différents.

Les nombres de stomates et de cellules épidermiques ont été déterminés par comptage sur des photos d'empreintes de l'épiderme supérieur des feuilles, réalisées selon la technique décrite par SCHOCH & SILVY (1978), et prises entre les nervures du tiers basal des feuilles. Les mêmes feuilles étant utilisées pour les empreintes et pour la porométrie, les effectifs par variété ou formule de greffe étaient les mêmes (§ 1.3.1).

L'Aubergine est amphistomatique mais, comme chez beaucoup d'autres espèces, c'est la face inférieure des feuilles qui a le plus grand nombre de stomates. Mais, comme POCHARD & SERIEYS (1975-76), nous n'avons pas pu prendre les empreintes sur cette face (sur laquelle la résistance stomatique était pourtant mesurée, cf. § 1.3.1) en raison de la pilosité très dense qui la tapisse : c'est évidemment regrettable.

Quant aux dimensions des stomates, qui peuvent avoir autant d'intérêt que leur fréquence (WILSON, 1981), nos observations ont été simplement visuelles.

a) Au champ

Les empreintes ont été faites sur les plantes entières de l'essai de 1981, pour lequel les feuilles avaient été indicées selon le numéro

d'ordre de l'étage floral au niveau duquel elles se trouvaient (cf. chap. I, tabl. 1.2). Ces mesures n'ont pas été faites sur les plantes greffées de 1982.

b) En serre et en enceintes climatisées

Les empreintes ont été réalisées à la suite des dernières mesures de résistance stomatique sur plantes entières et sur plantes greffées.

2 RESULTATS AU CHAMP

2.1 Résistance stomatique

Aucune différence de résistance stomatique n'a été observée entre les 6 variétés non greffées de l'expérimentation 1981 et sur l'essai de contrôle effectué en 1982, pas plus qu'entre les 12 formules de greffe inter et intra-écotypiques de 1982. Que les mesures aient été faites quand le sol était à la capacité de rétention ou relativement desséché (entre deux irrigations), les résistances stomatiques étaient très faibles (de 0,2 à 3 s. cm^{-1}) dès 10 h du matin et le demeuraient jusqu'à environ 19H, moment auquel les stomates commençaient à se fermer. Mais la résistance stomatique augmentait alors de la même façon pour toutes les variétés (en 1981) ou formules de greffe (en 1982).

2.2 Indice et densité stomatique

Ils ont tendance à être plus faibles chez les variétés E0 que chez les variétés M (fig. 3.1 a & b) et la différence entre écotypes devient nettement significative ($P = 0,05$) en fin de saison (le 29 Septembre). Comme on pouvait s'y attendre, l'indice ne varie pas significativement avec l'âge des feuilles, repéré par le stade de développement des fleurs qu'elles axillent (fig. 3.2 a). La densité stomatique par contre, a naturellement tendance à être plus faible pour les feuilles axillant des fleurs en cours de nouaison que pour les feuilles, d'une dizaine de jours plus jeunes, axillant des fleurs épanouies (fig. 3.2 b) : la différence est significative dans presque la moitié des cas et s'explique bien sûr par



l'accroissement de surface de la feuille, encore actif au stade "jeune-adulte" (cf. chap. I, fig. 1.11). Indice et densité stomatiques diminuent significativement à partir du 31 Juillet pour toutes les variétés (fig. 3.3) sauf pour DOU. JOR accuse une augmentation significative de l'indice entre le 21 et le 31 Juillet avant de décroître.

Comme l'indice et la densité stomatique discriminent les écotypes en fin de saison, il est normal que leurs relations avec les deux autres variables discriminantes des écotypes, le gain total en hauteur et le poids sec des racines (cf. chap. I), soient également discriminantes (fig. 3.4 & 3.5). Néanmoins, la liaison positive entre la fréquence des stomates (surtout la densité) en fin de saison et le poids sec des racines est très intéressante à noter, même si elle n'est établie qu'avec 6 points moyens variétaux. Quant à la dimension des stomates, nous n'avons remarqué aucune différences entre écotypes.

3 RESULTATS EN ENCEINTE CLIMATISEE ET EN SERRE

3.1 Résistance stomatique

3.1.1. Plantes entières

Dans tous les essais, la résistance stomatique de la variété E0 (LIU ou RVA) est plus faible que celle de la variété M (LF3 ou DOU) qui lui est comparée (fig. 3.6 & 3.7), mais les différences ne sont pas significatives pour toutes les mesures. Les écarts sont d'autant plus stables et marqués que les mesures sont faites longtemps (au moins 3 jours) après le choc du transfert en enceinte climatisée (fig. 3.6). La dispersion autour de la moyenne est d'autant plus importante que la résistance stomatique est élevée. Signalons que les différences de résistance stomatique entre variétés E0 et M peuvent être inversées (la résistance stomatique d'une variété E0 est alors supérieure à celle d'une variété M) à la suite de chocs consécutifs à un changement brutal de milieu : décalage de la photopériode entre la serre et l'enceinte climatisée, ou encore un arrosage malencontreusement irrégulier.

Les feuilles d'ordre 3 ou d'ordre 4 peuvent être indifféremment utilisées car les différences variétales s'expriment aussi bien sur l'une que sur l'autre (fig. 3.7 a & b).

Comme on pouvait s'y attendre, les résistances stomatiques des deux variétés en comparaison ont tendance à augmenter quand le rayonnement diminue (fig. 3.8), et dans la gamme des éclairagements inférieurs à 100 watts.m⁻², la différence entre les résistances de Dourga (M) et de RVA (E0) devient systématiquement significative. Cependant le maximum de résistance enregistré pour Dourga (4,5 s.cm⁻¹ à 50 watts.m⁻²) correspond encore à une faible régulation stomatique.

La résistance stomatique est encore plus sensible à la température et à l'humidité relative de l'air : dans un air saturé d'humidité (fig. 3.9 a), elle diminue et les écarts variétaux s'amenuisent au cours de l'augmentation de température de 20 à 35° C, puis elle augmente brutalement au delà de 35° C de même que les écarts variétaux. D'autre part, entre 25 et 35° C, la résistance stomatique moyenne (toutes variétés confondues) est plus élevée en air "sec" (fig. 3.9 b) qu'en air très humide (fig. 3.9 a) si bien que les différences variétales restent plus marquées. En dessous de 25° C, l'amplitude des différences est tamponnée : cela vient sans doute de la différence expérimentale de l'humidité de l'air (80 % contre 95 %), qui représente une variation du déficit de saturation (3,9 - 0,9 = 3 mb) nettement plus faible qu'au températures supérieures (à 31 °C : 8,3 mb). Au delà de 35° C, la réponse à l'humidité relative dépend des variétés, et surtout des écotypes : la résistance des variétés E0 (▲) est légèrement plus élevée en air sec (50 % d'H.R) qu'en air très humide, alors que la résistance des variétés M (●) -LF3 et surtout DOU- est plus faible.

En bilan, les 2 variétés typiquement extrême-orientales LIU et SHI (cf. chap. I § 1.1), se distinguent des variétés M (surtout LF3 et DOU) par des résistances stomatiques généralement plus faibles et surtout par

des réactions de faible amplitude aux variations de la température et de l'humidité relative. Par contre RVA (E0), se rapproche une fois encore (cf. chap. I & II) des variétés M par une réactivité des résistances stomatiques aux variations de température et d'humidité relative, nettement plus ample.

3.1.2 Plantes greffées

On peut représenter les résultats de 2 façons, soit par l'effet d'un changement de racines sur la résistance stomatique d'une partie aérienne constante (fig. 3.10), soit par l'effet d'un changement de partie aérienne, les racines demeurant alors constantes (fig. 3.10 bis).

Les racines ont une influence sur la résistance stomatique des feuilles : les porte-greffes M (DOU & LF3) ont "tendance" à augmenter la résistance stomatique des variétés E0 (RVA & LIU), fig. 3.10 a. Inversement, les porte-greffes E0 ont "tendance" à diminuer celle des variétés M (fig. 3.10 b), mais les différences ne sont pas significatives pour toutes les séries de mesures. Par contre, si on analyse par un test non paramétrique (QUENOUILLE, 1964, p. 28) l'influence des porte-greffes de l'écotype M sur l'ensemble des résultats relatifs aux 4 essais, la "tendance" observée est significative ($P = 0,05$).

L'influence du feuillage sur l'expression de la résistance stomatique a tendance à être prédominante sur celle des racines. En effet, les écarts de résistance entre 2 formules de greffage qui diffèrent seulement par le système racinaire, par exemple RVA/RVA et RVA/DOU (fig. 3.10 a) ont tendance à être inférieurs à ceux qui existent entre 2 formules de greffage qui diffèrent par la partie aérienne, par exemple RVA/RVA et DOU/RVA (fig. 3.10 bis a).

Remarquons enfin (fig. 3.10 c) que le greffage ne modifie en rien les différences écotypiques de résistance stomatique observées sur plantes entières (fig. 3.6 & 3.7) : les variétés E0 autogreffées ont une résistance stomatique significativement plus faible que celle des variétés M autogreffées.

3.2 Indice et densité stomatique

3.2.1. Plantes entières

L'indice et la densité stomatique des variétés E0 (RVA et LIU) ont "tendance" à être inférieurs à ceux des variétés M (DOU et LF3) -fig. 3.11 & 3.12-, mais la différence n'est pas toujours significative. L'indice stomatique n'est pas significativement sensible à la différence d'âge des feuilles de l'ordre d'une huitaine de jours, qui existe entre la feuille d'ordre 3 et la feuille d'ordre 4 (fig. 3.11 a). Par contre, la densité stomatique réagit significativement à l'âge des feuilles sur la variété LF3, mais seulement elle (fig. 3.11 b) : ainsi, au stade 5-6 feuilles étalées, la croissance de la feuille d'ordre 4 de LF3 n'est pas achevée alors qu'elle l'est pour LIU qui, rappelons le (cf. § 1.1) est à un stade plus avancé (6-7 feuilles).

La fréquence stomatique n'est pas affectée par une variation du rayonnement global reçu au cours de la culture en serre (fig. 3.12 a & b).

Dans aucun des essais, nous n'avons constaté de différences entre écotypes, pour la dimension de leurs stomates.

3.2.2 Plantes greffées

Il n'y a pas de modification de l'indice stomatique (fig. 3.13 a) ni de la densité stomatique (fig. 3.13 b) quand il y a eu échange des systèmes racinaires entre variétés E0 et M, à l'exception de la densité stomatique de DOU (fig. 3.13 b-b' essais 1 et 4) qui est significativement plus faible lorsqu'elle est greffée sur racines E0 (RVA ou LIU) que lorsqu'elle est greffée sur ses propres racines.

Remarquons (fig. 3.13 b-c') que la densité stomatique des variétés E0 autogreffées est le plus souvent significativement inférieure à celle des variétés M autogreffées, comme dans le cas des plantes non greffées (cf. § 2.2).

Cette différence se réduit à une tendance non significative, en ce qui concerne l'indice stomatique (fig. 3.13 a-c').

4 DISCUSSION

4.1 Résistance stomatique

Avec des mesures de résistance à la transpiration physiquement homogènes, sur un matériel végétal constant, nos résultats sont en première approximation analogues à ceux de POCHARD & SERIEYS (1974) et de POCHARD (1979) en milieu contrôlé, et à ceux de CORNILLON & DAUPLE (1981) au champ. En effet, en serre ou en enceinte climatisée, les variétés extrême-orientales (E0) ont une résistance stomatique significativement plus faible que celle des variétés méditerranéennes (M), alors que dans les conditions du plein champ, cette différence entre écotypes ne s'exprime pas.

4.1.1 Influence des paramètres climatiques

L'effet de la température de l'air (fig. 3.9), ajouté à un léger effet possible de l'éclairement (fig. 3.8), explique ces résultats. A 20-22 °C, c'est-à-dire aux températures courantes sous serre et en enceintes climatisées (POCHARD & SERIEYS, 1974), les différences écotypiques sont nettes ; mais elles s'estompent quand la température s'élève aux niveaux couramment observés l'été en plein champ (30-35 °C) car, à ces valeurs, la résistance stomatique devient presque nulle pour toutes les variétés. Au delà de 35 °C, la régulation stomatique commence à intervenir, un peu plus énergiquement sur les variétés méditerranéennes si bien que la différence écotypique se rétablit. Ce type de réaction à la température est courant chez de nombreuses espèces (HOFSTRA & HESKETT, 1969).

D'après l'expérience d'ombrage sous serre, les faibles éclaircissements des chambres climatisées pourraient exalter les différences écotypiques (fig. 3.8). Mais dans ce type d'expérience, la diminution de l'éclairement est accompagnée d'une baisse simultanée de la température (cf. § 1.1.2. a), qui augmente elle aussi les écarts entre les écotypes (fig. 3.9). L'exaltation des différences écotypiques par l'éclairement n'est donc pas certaine et en tous cas, elle est probablement faible. Remarquons que l'augmentation de la résistance stomatique par les faibles intensités lumineuses, appliquées durant la croissance des plantes et au moment des

mesures, a déjà été enregistrée sur d'autres espèces que l'Aubergine (TURNER, 1969 & 1973 ; BERGER, 1973 ; HILL, 1976 ; LOUWERSE & ZWEERDE, 1977 ; inter alia). Notons par ailleurs que la résistance stomatique de la face inférieure des feuilles reste toujours très faible depuis 100 watts.m⁻² (sous ombrage) à plus de 700 watts.m⁻² (au champ) : elle a donc toutes les chances de demeurer représentative de la résistance "moyenne" des feuilles dans tout cette gamme d'intensité de l'éclairement.

Selon la règle générale (LANGE et al., 1971 ; SLAVIK, 1973 ; RAWSON & BEGG, 1977 ; LÖSCH & TENHUNEN, 1981 ; FANJUL & JONES, 1982 ; inter alia), la sécheresse de l'air augmente la résistance stomatique (fig. 3.9) : le phénomène est net en dessous de 35 °C, dès que le déficit de saturation dépasse 5 mb ; mais au delà de 35 °C la réaction à la sécheresse de l'air dépend des variétés. Elle se comprend d'ailleurs difficilement sans l'intervention d'un phénomène qui dénature la réponse des stomates, comme par exemple un stress hydrique (DURING, 1976 ; LUDLOW, 1980). Il est en effet possible qu'à 40 °C et sous un déficit de saturation de 27,5 mb, les quantités d'eau apportées n'aient pas correspondu à la demande de l'évapotranspiration potentielle malgré les précautions prises.

Quoiqu'il en soit, même sous cette demande climatique, la régulation stomatique est encore faible pour toutes les variétés, puisqu'aucune d'entre elles n'atteint les 30 s.cm⁻¹ qui correspondent en général à la fermeture complète des stomates (de PARCEVAUX, 1964 ; TEARE & al. 1982). Par ailleurs, il est troublant que les variétés méditerranéennes aient, contre toute attente, des résistances stomatiques "plus faibles" en air sec qu'en air humide, quand la température dépasse 35 °C (fig. 3.9). Du moins ce résultat montre t'il que l'adaptation de l'Aubergine au climat sec méditerranéen ne vient certainement pas d'une plus grande sensibilité de la régulation stomatique, qui diminuerait significativement le débit transpiratoire.

En bilan, la réaction à la température domine largement sur celles à la lumière et à l'humidité de l'air, et elle explique très bien la modification de classement des écotypes E0 et M quand ils passent du climat "tempéré" d'une enceinte ou d'une serre à celui d'un été méditerranéen du sud de la France.

On remarque que la variété RVA (E0) manifeste une fois de plus une réactivité, ici aux facteurs climatiques de l'air, plus proche de celle de l'écotype méditerranéen que du sien : sa résistance stomatique est généralement plus élevée et elle est soumise à une régulation de plus forte amplitude. Comparativement aux caractéristiques des variétés extrême-orientales, les résistances stomatiques un peu plus fortes des variétés méditerranéennes en conditions protégées (serre ou enceinte climatisée) et leur plus forte réactivité aux variations de la température et de l'hygrométrie de l'air, seraient donc peut être une conséquence de leur processus d'adaptation aux conditions plus sèches.

4.1.2. Influence de la résistance racinaire à l'absorption

L'arrosage des plantes, toujours très abondant dans des expériences en enceintes climatisées, place les racines dans des conditions proches de celles d'une culture hydroponique. Or, dans cette situation où la résistance dans le "sol" tend vers zéro, TINKLIN & WEATHERLEY (1966) ; WEATHERLEY (1970 et 1975) ; STOKER & WEATHERLEY (1971) ; BERGER (1975) ont montré chez *Ricinus communis* que, la résistance la plus forte à la circulation de l'eau dans le système "sol"-plante-atmosphère se situait au niveau des racines, et qu'elle pouvait se répercuter au niveau des stomates. Aussi les variations de résistance enregistrées au niveau des feuilles, peuvent elles être en partie imputables aux variations de résistance des racines à la pénétration de l'eau.

Or l'absorption racinaire est sensible à la température des racines : CORNILLON (1984) a montré que chez l'Aubergine l'absorption racinaire était d'autant plus forte que la température était élevée, du moins dans la gamme s'étendant de 13 à 28 °C. DUPREY (1984), travaillant sur Tomate à des températures plus élevées, a observé que l'absorption racinaire chutait entre 33 et 37 °C. On ne peut manquer de faire un rapprochement entre cette évolution de l'absorption racinaire avec la température et l'évolution de la résistance stomatique que nous avons enregistrée puisqu'il est fort probable que la température des substrats contenus dans les pots était proche de celle de l'air. Ainsi, la diminution de la résistance stomatique de 20 à 35 °C (fig. 3.9), pourrait provenir d'une augmen-

tation concomitante de l'absorption racinaire, alors que son augmentation brutale à partir de la valeur "seuil" de 35 °C pourrait provenir de la diminution de l'absorption. Ceci, sans remettre en cause l'influence directe de la température sur le fonctionnement stomatique, montre néanmoins que dans l'expérience où l'on faisait évoluer les températures, on enregistrait sans doute en même temps les réactions des résistances stomatiques et racinaires.

Les résultats de nos essais de greffage interécotypique en enceinte climatisée et avec un arrosage abondant, illustrent d'une autre manière que la résistance foliaire de l'Aubergine dépend de la résistance racinaire. La variation de la résistance stomatique selon l'identité variétale des racines, augmentation en présence de racines M (fig. 3.10 a) et diminution en présence de racines EO (fig. 3.10 b), montre qu'avec une alimentation hydrique non limitante, la résistance racinaire des variétés méditerranéennes est supérieure à celle des variétés extrême-orientales. Néanmoins nos résultats conduisent à moduler la conclusion de TINKLIN & WEATHERLEY (1966), WEATHERLEY (1970) etc ..., sur la prédominance de la résistance racinaire. En effet, le feuillage a autant sinon plus d'influence que les racines, puisque les écarts de résistance entre les formules de greffes qui diffèrent seulement par les racines (fig. 3.10) ont tendance à être inférieurs à ceux qui existent entre les formules qui diffèrent seulement par le feuillage (fig. 3.10 bis). Cette influence partagée entre racines et feuillage sur la résistance stomatique explique que les écarts de résistance entre hétérogreffes pour les racines (fig. 3.10) ou pour le feuillage (fig. 3.10 bis) soient inférieurs aux écarts enregistrés entre les témoins autogreffés (fig. 3.10 c).

Pour que POCHARD & SERIEYS (1974) n'aient vu aucune influence racinaire dans leurs expériences de greffage intervariétal, il suffit que l'arrosage des plantes ait été moins abondant que le nôtre. A cette raison s'ajoute le fait que ces auteurs mesuraient la transpiration totale des plantes pendant 8 heures, alors que nos mesures de résistance stomatique (R_f) sont seulement des images instantanées de la transpiration par unité de surface foliaire. La comparaison entre ces deux expériences est donc

impossible étant donné que nous n'avons mesuré ni le potentiel hydrique des feuilles, ni la surface foliaire totale (S), qui auraient permis un calcul approximatif de la transpiration totale (T) à partir de l'équation de VAN DEN HONERT (1948) déjà citée :

$$T = \frac{\Delta W}{R_f} \times S \times 8 \text{ heures}$$

4.1.3 Reproductibilité des résultats

Nous venons de montrer que la résistance stomatique de l'Aubergine variait en fonction de l'éclairement, de la température, de l'humidité relative de l'air et de la résistance racinaire à l'absorption de l'eau. Mais il faut remarquer que d'autres facteurs peuvent aussi avoir une influence sur la résistance stomatique, comme la teneur en gaz carbonique (RASCHE, 1975 ; COWAN, 1977), le potentiel hydrique des feuilles (BERGER, 1973 ; LUDLOW, 1980 ; PARSONS, 1982 *inter alia*), l'âge des feuilles (BROWN & ROSENBERG, 1970 ; BERGER, 1973 ; BURROWS & MILTHORPE, 1976), ou encore leur position dans les strates de la végétation qui fait varier l'éclairement qu'elles reçoivent (KATERJI & al. , 1983) etc ... Par ailleurs, le fonctionnement des stomates est une réponse intégrée qui dépend non seulement de l'état de chacun de ces facteurs au moment de la mesure de la résistance stomatique, mais aussi de leurs états antérieurs qui ont participé à l'élaboration de l'"histoire" de chaque plante et de chaque essai (PARSONS, 1982 ; QUIZENBERRY, 1982).

La superposition de tant d'effets différents peut expliquer pourquoi les différences variétales de résistance stomatique, qui ont aussi été observées chez d'autres espèces, Tomate et Pomme de terre (TAL, 1966 ; WAGGONER & SIMMONDS, 1966 cités par KRAMER, 1969), Coton (ROARK & QUIZENBERRY, 1977), Sorgho (BLUM, 1974 ; HENZELL & al. 1975), Blé (SHIMSHI & EPHRAT, 1975 ; JONES, 1977), sont souvent variables d'une expérience à une autre. C'est sans doute aussi la raison pour laquelle les résultats relatifs à la résistance stomatique, au potentiel hydrique foliaire et à la transpiration totale dans des expériences de greffage intervariétaux de Soja (SULLIVAN & BRUN, 1975) ou interspécifique -Tomate sur Aubergine- (ABDELHAFEEZ & al., 1975) sont également variables.

Les changements de comportement stomatique d'une expérience à une autre deviennent donc difficiles à interpréter, dès que la description des conditions de culture et de mesure est trop imprécise. Ainsi, c'est seulement en revenant à cette description que l'on peut comprendre la différence des résultats obtenus au champ, entre les expériences de SERIEYS & IGLESIAS, 1976 (=COLLECTIF, 1976) avec la variété LF3 seulement, de CORNILLON & DAUPLE, 1981 (= COLLECTIF, 1975) avec LF3 et RVA, et les nôtres.

Tout d'abord, les résistances stomatiques que nous avons mesurées sont au moins deux fois plus faibles, et nous n'avons jamais observé de régulation avant 19 heures, alors que les auteurs précités notaient une régulation plus précoce mais il est vrai, avec des profils de variation journalière sensiblement différents selon les conditions de culture (type d'irrigation) et de mesure (heure et date de mesure, appareil utilisé). De même, nous n'avons jamais observé de différences entre écotypes, alors qu'en 1975, une fermeture stomatique plus forte avait été enregistrée pour la variété EO (RVA) pour quelques mesures.

L'utilisation de poromètres à diffusion de la vapeur d'eau différents (DELTA DEVICES dans notre cas, au lieu de VAN BAVEL) et les problèmes d'échantillonnage peuvent expliquer en grande partie, le rapport du simple au double entre les moyennes des essais de 1975-1976 et les nôtres, et par conséquent l'amplification apparente de la régulation stomatique dans ces essais. Quand aux différences observées sur la sensibilité de la régulation stomatique, elle est probablement due, à l'hétérogénéité des conditions générales des essais (année, emplacement des parcelles, caractéristiques hydriques des sols, type d'irrigation, etc ...) qui ont nécessairement façonné différentes "histoires" des plantes (PARSONS, 1982 ; QUIZENBERRY, 1982). Par contre, l'analyse des conditions climatiques des journées de mesure, n'apporte aucun élément explicatif des différences observées entre essais.

4.1.4. Conséquences agronomiques

En bilan au champ, en dépit des forts niveaux d'évapotranspiration potentielle (jusqu'à 8 mm par jour, pour l'ETP Penman), la résistance stomatique n'établit pas de distinction entre les écotypes, ni par ses valeurs instantanées, ni par sa dynamique de régulation dans la journée. Mais en raison de leurs plus forts systèmes racinaires, les variétés M absorbent, et en conséquence transpirent au total, nécessairement plus d'eau que les variétés E0.

En effet tous les auteurs, aussi bien HALLAIRE (1964) en proposant la notion de potentiel efficace de l'eau à la surface des racines, que GARDNER (1964), COWAN (1965), NEWMAN (1969 a & b), FEDDES & RIJTEMA (1972), TAYLOR & KLEPPER, (1978) qui préfèrent seulement distinguer plusieurs montages théoriques de résistances ou d'impédances dans la zone de sol colonisée par les racines, tous aboutissent à la conclusion que dans un sol en régime de dessèchement, la densité et la profondeur du chevelu racinaire sont les facteurs essentiels de l'alimentation hydrique des plantes. En effet, la résistance du sol, qui augmente évidemment au fur et à mesure que le sol se dessèche, est d'autant plus faible que la densité racinaire est élevée (REICOSKY & RITCHIE, 1976). Tout se passerait donc comme si, l'augmentation des résistances à la circulation de l'eau dans le système sol-plante, entre la culture en pots (pseudo-hydroponique) et la culture au champ, était beaucoup plus faible pour les variétés M, en raison de leur développement racinaire.

Cependant, les performances de croissance et de fructification ne semblent pas totalement liées au débit total d'eau transpirée, si l'on considère les résultats obtenus sur plantes entières. En effet, si la croissance totale en hauteur (chap. I, tabl. 1.4) est supérieure pour les variétés M, leur rendement (chap. I, fig. 1.14 a & b) n'est pas systématiquement meilleur que celui des variétés E0 (chap. I, fig. 1.14 a & b).

Par contre, les résultats de l'expérience de greffage inter-écotypique qui a "isolé" l'effet racinaire (chap. II), permettent de ne pas remettre

en cause la relation positive qui existe normalement entre la production d'assimilats et la quantité d'eau transpirée par la plante (ROBELIN, 1961 ; de PARCEVAUX, 1964 ; COLLECTIF, 1973). En effet, à un plus grand débit d'eau dans les plantes greffées sur des racines M, a correspondu une augmentation de la croissance en hauteur (chap. II, fig. 2.2 a), signe probable d'une augmentation de la ramification et donc de la surface foliaire totale, et une augmentation de la fructification (chap. II, fig. 2.4 & 2.5).

La variation dans le même sens de la consommation d'eau et de la surface foliaire est un phénomène courant (BLANCHET & al., 1977 ; BLANCHET & GELFI, 1978 ; MORIZET & al., 1983). On ne peut cependant écarter l'hypothèse d'une amélioration du rendement photosynthétique par unité de surface foliaire, pour les plantes greffées sur racines M, non pas à cause d'une variation de leur résistance stomatique (identique à celle des plantes greffées sur racines E0), mais en raison de l'hydratation probablement plus forte de leurs feuilles (de PARCEVAUX, 1964 ; HSIAO, 1973 ; LOUGUET & VIERA DA SILVA, 1975 ; SLAVIK, 1975 ; BOYER, 1976 inter alia). En effet, les variétés M ont au champ, des feuilles presque toujours plus hydratées que celles des variétés E0 (COLLECTIF, 1975 ; CORNILLON & DAUPLE, 1981 ; chap. IV). Quoiqu'il en soit, c'est l'amélioration du rendement en fruits qui est le résultat le plus intéressant, car l'augmentation de la matière sèche totale ne se répercute pas obligatoirement sur la translocation des assimilats vers les organes d'"intérêt économique" (JONARD, 1964 ; EVANS, 1975 ; ROBELIN, 1975 ; BLANCHET & al., 1978 ; PAUL & al., 1979).

4.2 Fréquence des stomates

En serre, les variétés M ont généralement un indice et une densité stomatique supérieurs à ceux des variétés E0 (fig. 3.11), mais la différence n'est pas toujours significative ; le résultat est le même chez les variétés autogreffées (fig. 3.13a-c' & b-c'). Cette fréquence stomatique plus forte des variétés M est souvent caractéristique d'une "adaptation" aux conditions sèches (KILLIAN & LEMEE, 1956 ; KRAMER, 1969). De semblables différences variétales ont également été trouvées sur Maïs ((HEICHEL, 1971 a & b), Orge (MISKIN & al. 1972), Soja (CIHA & BRUN, 1975)).

La diminution du rayonnement favorise l'expression des différences écotypiques (fig. 3.12). Cependant on ne peut pas dire que la fréquence stomati-

que de l'Aubergine est une fonction croissante du rayonnement alors qu'elle l'est chez d'autres espèces comme le Piment (SCHOCH, 1978). Pour confirmer cette particularité, il faudrait reprendre l'expérimentation dans une gamme de rayonnement plus large : de 100 à 700 W.m^{-2} .

Par contre, la distinction entre écotypes est plus nette au champ (fig. 3.1). Elle s'améliore au cours du temps au fur et à mesure que la fréquence stomatique diminue (fig. 3.3). Ce résultat concerne aussi bien la proportion de cellules stomatiques (l'indice), qui est fixée dès la fin des divisions cellulaires d'une feuille (SCHOCH, 1978), que la densité par unité de surface qui, au contraire, continue à évoluer avec la croissance en surface des feuilles. Il y a donc un effet cumulatif de l'âge et de "l'histoire" des plantes sur les deux phases de la croissance foliaire. Divers facteurs peuvent en être la cause : par exemple un déficit hydrique ou une sécheresse de l'air, si l'un ou l'autre sont suffisamment prolongés, peuvent modifier, dans un sens ou dans l'autre selon les espèces, la fréquence des stomates (KRAMER, 1969 ; HILL, 1976 ; SCHOCH, 1978 ; PHOGAT & al. 1984).

Il reste en fin de culture au champ le signe évident d'une coordination interne entre la croissance aérienne et racinaire et la fréquence stomatique : l'indice, et encore plus nettement la densité stomatique, augmentent proportionnellement à la croissance en hauteur (fig. 3.4 a et b), et surtout à la croissance racinaire (fig. 3.5 a et b). Cette relation semble être à la fois intra et inter écotypique quand il s'agit de la densité stomatique. Ceci n'est pas vraiment étonnant puisque la densité est justement le critère qui évolue avec la croissance foliaire (fig. 3.2 b), et qui a donc les meilleures chances de s'ajuster à l'état final de croissance. Malheureusement, il n'est pas possible de savoir à partir de quel stade cet ajustement commence à se faire : sans doute pas avant le début de la décroissance dans le temps de la densité stomatique, c'est-à-dire pas avant le développement des feuilles du 5ème étage floral (fig. 3.3 b). Cependant, la discrimination écotypique pour les fréquences stomatiques se manifeste précocement sur de jeunes plantes élevées en serre, et ceci d'autant mieux que le rayonnement qu'elles

reçoivent est faible. Aussi, la fréquence des stomates est un critère intéressant à analyser de plus près, en tant que critère précoce de sélection pour un bon développement racinaire, et par conséquent pour la résistance à la sécheresse.

La coordination entre croissance aérienne et racinaire s'est peu manifestée dans nos expériences de greffes inter écotypiques cultivées en serre. Néanmoins, par deux fois (fig. 3.13 b-b' essais 1 et 4), des racines EO ont significativement diminué la densité stomatique de parties aériennes M, alors que le greffage n'avait eu lieu qu'un mois environ avant les mesures. Or, nous avons montré précédemment (chap. II) mais sur d'autres critères, que la coordination entre les croissances aériennes et racinaires s'établissait progressivement. Il serait donc intéressant de vérifier, mais cette fois sur des greffes cultivées au champ, la variation simultanée du développement racinaire et de la fréquence des stomates, que nous avons détectée ici au niveau des moyennes variétales.

CONCLUSION

Les variétés extrême-orientales (E0) ont une résistance stomatique inférieure à celle des variétés méditerranéennes (M), mais seulement pour des plantes en pots bien arrosées et dans les conditions climatiques particulières de la serre ou des enceintes climatisées, où les températures avoisinent 20 °C, et les humidités relatives de l'air sont supérieures à 80 % : c'est-à-dire, en bilan, sous une faible évapotranspiration potentielle (ETP). Par contre, en culture estivale de plein champ, où l'ETP est plus forte et où l'eau du sol est moins facilement accessible, les stomates des deux écotypes ont une résistance à la diffusion de la vapeur d'eau identique : nous n'avons jamais enregistré, contrairement aux résultats de COLLECTIF (1975), une résistance plus forte chez les variétés E0.

L'analyse de l'influence des paramètres climatiques permet d'expliquer ces résultats. Quelque soit sa variété, un plant d'Aubergine bien alimenté en eau a une régulation stomatique très peu active à la face inférieure des feuilles : presque insensible à la diminution de la lumière jusqu'à 50 Watts.m⁻², et peu sensible à la sécheresse de l'air. Sa réaction la plus vive, mais toute relative, se fait quand les températures de l'air s'écartent, en diminuant ou en augmentant, de 35 °C : valeur caractéristique, couramment observée au champ, et pour laquelle les stomates des deux écotypes restent pratiquement grand ouverts quelque soit le niveau des autres facteurs climatiques. En deçà de ce seuil, et notamment aux températures couramment observées en serre ou en enceintes climatisées (20-25 °C), il existe une fermeture des stomates beaucoup plus nette chez les variétés M.

Mais cette différence écotypique de sensibilité à la température n'est pas seule à expliquer la plus forte résistance stomatique des variétés M en milieu "protégé". Les réactions des plantes greffées interécotypiques ont en effet montré que la conductance de l'eau au niveau des racines, moins bonne chez les variétés M, augmentait aussi la résistance

de leurs stomates. De plus, il est possible que la variation de la conductance racinaire avec la température ait influencé les réponses des stomates, mais ce dernier point demanderait à être précisé par une autre expérimentation.

La plus forte résistance des racines M à l'absorption d'eau en milieu hydroponique, pourrait être condérée comme un handicap comparativement à la faible résistance des racines E0. Mais au champ, cet handicap devient négligeable devant l'immense avantage que confère aux variétés M le grand développement de leurs racines. Il les rend en effet plus aptes à répondre à une forte évapotranspiration. Cette capacité, qui va de pair avec une plus grande surface foliaire totale et donc avec une meilleure photosynthèse, assure, comme on l'a déjà montré au chap. II, une production de fruits plus lourds et plus nombreux.

A l'échelle du système sol-plante-atmosphère il faut donc tenir compte non seulement de la résistance à la "sortie" de l'eau, à l'interface feuille-atmosphère, mais aussi de la résistance à "l'entrée", à l'interface sol-racines. Or celle-ci, qui se situe au niveau de l'épiderme racinaire seulement, en régime d'alimentation hydrique abondante (car la résistance du sol tend alors vers zéro), se "déplace" à l'interface sol-racines en régime hydrique variable -champ-, car la résistance du sol, d'autant plus forte que les racines sont peu développées, devient alors prépondérante.

Ainsi, la régulation stomatique s'avère être un critère peu intéressant à utiliser chez l'Aubergine : la "résistance" des variétés méditerranéennes à la sécheresse du climat estival, ne lui doit pratiquement rien, car elle intervient relativement peu sur le bilan transpiratoire des plantes. Cette réponse est originale car chez de nombreuses espèces, par exemple le coton, le blé, l'orge ou le sorgho, la résistance à la sécheresse peut être due, en partie du moins, à la régulation stomatique (JONES, 1979). Mais à l'issue de sa synthèse bibliographique sur l'intérêt de ce critère en sélection, cet auteur conclut aussi qu'il n'est pas le plus intéressant à utiliser compte tenu des difficultés

à le mesurer correctement, et de ses relations assez lâches avec le rendement.

Quoiqu'il en soit, l'exploitation efficace des ressources en eau du sol par des systèmes racinaires de fort développement, est la clef fondamentale de "l'adaptation" au sens agronomique, des variétés d'Aubergine à la culture irriguée de plein champ en climat méditerranéen. Mais peut être s'y ajoute t'il un processus de régulation des différences de potentiel hydrique entre les feuilles et les racines, et/ou une résistance variable à la circulation de la sève dans les racines et les tiges ? En effet, ce sont deux autres mécanismes possibles pour réduire la transpiration des plantes. De telles hypothèses méritent des expériences nouvelles.

Enfin, la relation étroite et positive qui semble exister entre la densité stomatique et le poids sec des racines est intéressante à approfondir afin d'évaluer ses chances de fournir un critère précoce de sélection de génotypes "adaptés" à la culture de plein champ.

Chapitre IV

**PROPRIETES OPTIQUES ET RELATIONS
AVEC LA MORPHOLOGIE DES FEUILLES**

PLAN DU CHAPITRE IV

INTRODUCTION	93
1 CONDITIONS EXPERIMENTALES	96
1.1 <u>Matériel végétal et échantillonnage des feuilles</u>	
1.2 <u>Mesures des caractéristiques optiques des feuilles</u>	
1.2.1 <u>Définitions</u>	
1.2.2 <u>Appareillage et méthodes de mesure</u>	
1.2.3 <u>Choix des longueurs d'onde</u>	
1.3 <u>Mesures des caractéristiques biophysiques des feuilles</u>	
1.4 <u>Méthodes d'analyse des résultats</u>	
2 RESULTATS : ANALYSE DESCRIPTIVE	102
2.1 <u>Influence des conditions expérimentales sur les caractéristiques optiques des feuilles</u>	
2.1.1 <u>Age des feuilles</u>	
2.1.2 <u>Rapidité d'exécution des mesures</u>	
2.2 <u>Réflectance</u>	
2.3 <u>Transmittance</u>	
2.4 <u>Valeurs du rapport Réflectance/Transmittance</u>	
2.5 <u>Absorbance</u>	
2.6 <u>Caractéristiques biophysiques des feuilles</u>	
2.6.1 <u>Epaisseur</u>	
2.6.2 <u>Caractéristiques de surface</u>	
2.6.3 <u>Structure cellulaire interne</u>	
2.6.4 <u>Eau de la feuille</u>	
3 ANALYSES SYNTHETIQUES:	109
3.1 <u>Analyse des résultats de 1980</u>	
3.2 <u>Analyses discriminantes sur les résultats de 1981 et 1983</u>	
4 DISCUSSION	115
4.1 <u>Différences écotypiques pour la morphologie foliaire</u>	
4.2 <u>Différences écotypiques pour les propriétés optiques</u>	
4.3 <u>Analyses multivariabiles</u>	
CONCLUSION	122

INTRODUCTION

Les plantes doivent maintenir la température interne de leurs feuilles en dessous d'un certain seuil, au delà duquel leurs processus vitaux sont atteints (LAWLOR, 1979 ; STEVENS, 1981). Cette température interne dépend directement du bilan énergétique. Recevant de l'énergie radiative du soleil et de l'atmosphère (annexe 4.1), les feuilles perdent de l'énergie par plusieurs mécanismes : la convection (transfert de chaleur par les flux d'air), le rayonnement (émission thermique, réflexion et transmission du rayonnement reçu) et la transpiration, régulée par les mouvements stomatiques (SLATYER, 1967).

On a vu au chap. III que les deux écotypes d'Aubergine ne se distinguaient pratiquement pas, dans les conditions du plein champ, par leur débit transpiratoire par unité de surface, c'est-à-dire par le mécanisme "actif" de régulation du bilan énergétique. L'objectif de ce chapitre est de rechercher si l'écotype méditerranéen (M) diffère de l'écotype extrême oriental (EO), pour les mécanismes "passifs", c'est-à-dire pour la réflexion et la transmission du rayonnement solaire par les feuilles.

Les propriétés optiques des feuilles (réflectance, transmittance et absorbance) sont variables d'une zone du spectre à l'autre (fig. 4.1), à cause de l'influence qu'exercent sur elles diverses caractéristiques foliaires (GAUSMAN et al., 1973 et 1977 ; EHLERINGER, 1980 ; MYERS et al., 1983 ; GUYOT, 1984).

Ainsi dans le visible, entre 400 et 700 nm, la réflectance d'une feuille est d'autant plus élevée que les concentrations en pigments divers (chlorophylles, anthocyanes, etc ...) sont faibles. Dans le proche infra-rouge, de 700 à 1300 nm, la réflectance dépend essentiellement de la structure des parenchymes : elle est d'autant plus élevée que les interfaces air-parois cellulaires sont nombreuses. Enfin dans l'infra-rouge moyen, de 1300 à 2500 nm, elle est d'autant plus élevée que les feuilles ont une moindre teneur en eau. A tout cela, s'ajoute encore

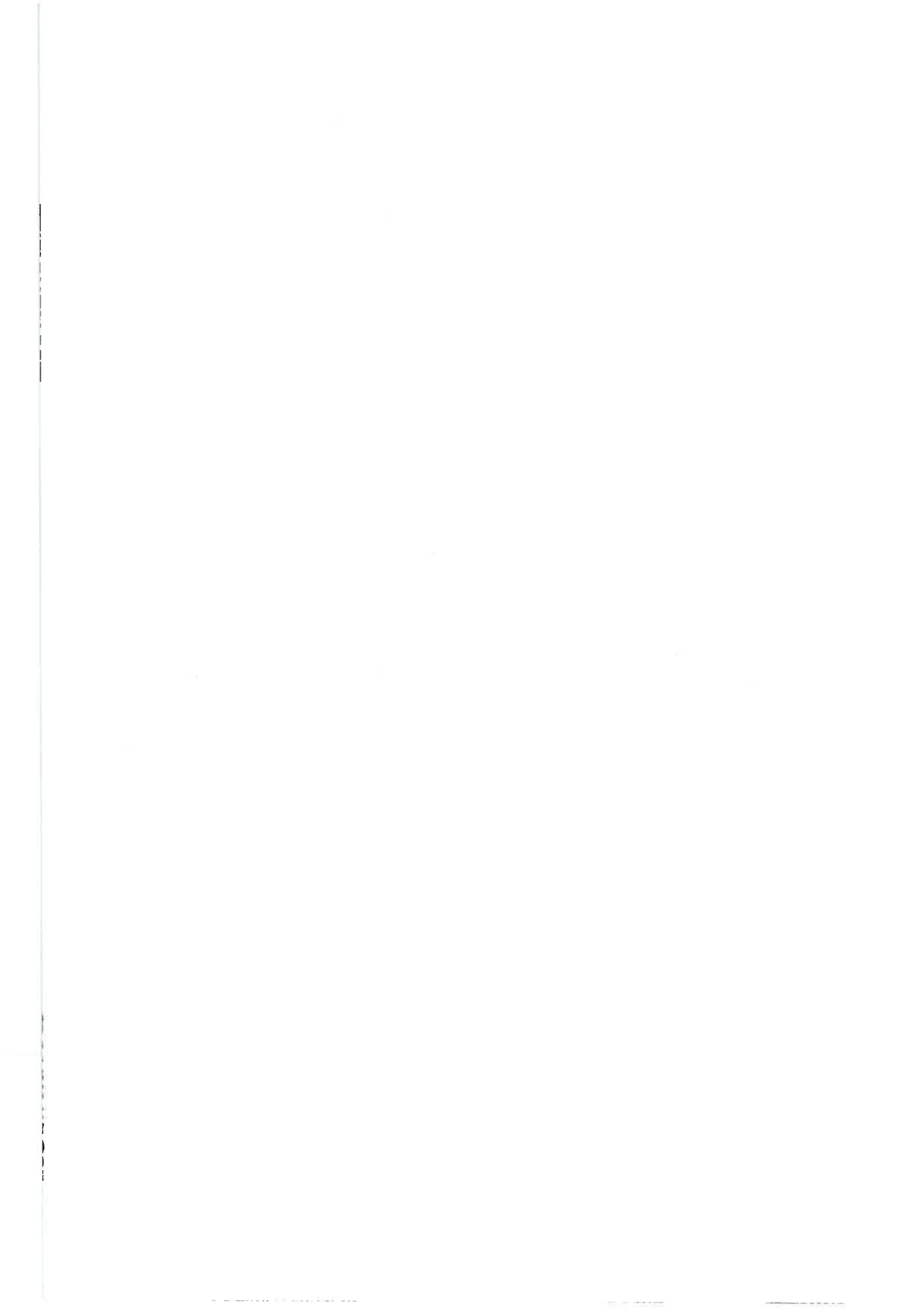
l'influence de la pilosité des feuilles qui augmente notablement la réflectance sur l'ensemble du spectre électromagnétique.

La plupart de ces caractéristiques "biophysiques" des feuilles sont en relation avec la réponse des plantes à la sécheresse : la pilosité des feuilles par exemple, est une caractéristique fréquente des espèces xérophytes (EHLERINGER, 1980) ; la teneur en chlorophylles ou en eau, la structure des parenchymes foliaires, peuvent varier considérablement selon que les plantes sont soumises à des conditions stressantes ou optimum (KRAMER, 1969). Ainsi, il n'est pas étonnant que KNIPLING (1970) ou GUYOT (1984), décèlent des changements notables de la réflectance des feuilles à la suite de leur vieillissement ou de divers troubles d'origine physiologique. Enfin, les résultats de BALDY et al. (1981) et de TRIGUI (1983), indiquent qu'une très forte réflectance dans le proche infra-rouge (entre 700 et 1300 nm) est probablement un indicateur de la résistance à la sécheresse de l'Olivier.

Tous ces résultats laissent à penser que "l'adaptation" des variétés méditerranéennes (M) aux conditions agroclimatiques "sèches", peut retentir sur les propriétés optiques de leurs feuilles. Par exemple, par analogie avec les résultats de BALDY et al., 1981 sur les feuilles d'Olivier, il serait possible que dans l'infra-rouge, la réflectance des variétés M soit supérieure à celle des variétés extrême-Orientales (EO).

Cette hypothèse a déjà fait l'objet d'un travail préliminaire (MERELLE, 1979). Pour de jeunes plantes élevées en enceintes climatisées (sous un faible rayonnement), la réflectance des variétés M (dont LF3 et DOU) était effectivement supérieure à celle des variétés EO (dont LIU et RVA) dans le proche infra-rouge. Par contre, pour des plantes élevées en serre, cette différence ne se manifestait plus. Ainsi se trouvait révélée l'existence d'une variabilité des propriétés optiques entre variétés d'Aubergine, mais sans explication de la différence des résultats d'un milieu à l'autre.

Notre objectif principal est de vérifier à nouveau cette hypothèse, mais pour des plantes effectivement cultivées sous climat sec : en culture de plein champ. En effet, les résultats obtenus en milieux artificiels ne peuvent absolument pas être extrapolés aux conditions de plein



champ (GAUSMAN et al., 1971). De plus, pour comprendre l'origine des différences éventuelles entre écotypes pour les propriétés optiques des feuilles, nous mesurerons simultanément certaines de leurs caractéristiques biophysiques, en particulier l'épaisseur et la teneur en eau.

1 CONDITIONS EXPERIMENTALES

Trois protocoles complémentaires ont été mis successivement en place en 1980, 1981 et 1983.

L'essai de 1980 était purement prospectif : il s'agissait de rechercher s'il existait ou non des différences variétales de réflectance ou de transmittance, et si on pouvait les relier, comme l'indiquait la littérature (KNIPLING, 1970 ; CARLSON & al., 1971 ; GAUSMAN & al., 1973) à l'épaisseur et à la quantité d'eau contenue dans les feuilles.

L'essai de 1981, encore prospectif, eut pour objectif de répondre aux interrogations soulevées par les résultats de l'année précédente :

- influence des conditions de mesure (âge des feuilles, temps de conservation entre leur prélèvement et la mesure des propriétés optiques)
- réponse dans d'autres longueurs d'onde
- intérêt de l'absorbance (complément à 100 de la somme de la réflectance et de la transmittance)
- relations possibles entre les propriétés optiques et la structure cellulaire interne ou celle de la surface de la feuille

Ainsi l'expérience de 1983 fut l'aboutissement des deux campagnes de mesure précédentes, c'est donc naturellement la plus complète.

1.1 Matériel végétal et échantillonnage des feuilles

En 1980, les 6 variétés LIU, RVA, SHI de l'écotype EO et LF3, DOU, JOR de l'écotype M, implantées dans l'essai général décrit au Chap. I (§ 1.4) ont été utilisées.

En 1981, pour disposer de plus de mesures pour chaque variété, seulement 4 des 6 variétés de l'essai général également décrit au Chap. I (§ 1.4) ont été mesurées : RVA et SHI (EO) et LF3 et DOU (M).

En 1983, un essai bloc à 3 répétitions de 5 plantes par variété a été mis en place avec ces 4 variétés. Il était inséré dans la même parcelle que l'essai des greffes inter-écotypiques (Chap. II, § 1.1) et il a été conduit strictement de la même façon.

Tableau 4.1 : Mesures et échantillonnage

Effectifs de feuilles par variété									
Année	Dates des prélèvements	variétés utilisées	Etage floral	Epaisseur feuille	empreintes épidermiques et surface feuille	Eau dans la feuille	Propriétés optiques	Inclusions et coupes transversales	
1980	19/6	RVA, SHI, LF3, DOU	Rang	/	/	15	/	/	
	27/6	" " " "	Indéterminé	/	/	15	/	/	
	23/7	" " " "	"	/	/	15	/	/	
	5/8	" " " "	"	6 (*)	/	/	6 (*)	/	
	19/8	" " " "	Stade floralison	15 (**)	/	15	15 (**)	/	
16/9	" " " "		/	/	15				
1981	21/7	RVA, SHI, LF3, DOU	E3 nouaison	10	10	/	5	/	
		" " " "	E4 floralison	10	10	/	5	/	
	31/7	" " " "	E4 nouaison	6	6	/	5	2 (*)	
		" " " "	E5 floralison	6	6	/	/	/	
	27/8	" " " "	E1 floralison	6	6	/	6	/	
29/9	" " " "	Ej floralison	6	6	/	6	/		
1983	4 & 5/8	RVA, SHI, LF3, DOU	Rang	12	12	12	12	/	
	18 & 19/8	" " " "	Indéterminé	12	12	12	12	/	
	1 & 2/9	" " " "	Stade floralison	12	12	12	12	/	

* Ce critère a été mesuré sur les 6 variétés LIU, RVA, SHI, LF3, DOU, JOR

** Ce critère n'a été mesuré que sur RVA, LF3, DOU

Les feuilles prélevées ont toujours été les feuilles dites " α ", axillant un étage floral épanoui ou en cours de nouaison ; elles étaient choisies en bon état physique et sanitaire, à raison d'une par plante, et dans la mesure du possible sur les mêmes plantes d'un prélèvement à l'autre. Les effectifs, variables d'un prélèvement à l'autre, sont indiqués dans le Tab. 4.1.

Les prélèvements avaient lieu tôt le matin (entre 7h et 9h) ; les disques de feuille servant à déterminer les critères relatifs à la quantité d'eau contenue dans les feuilles, étaient prélevés, pesés au champ puis mis à l'étuve dès le retour au laboratoire. Les feuilles étaient placées en sachet plastique afin de limiter au maximum leur déshydratation ; leur épaisseur et leur surface étaient mesurées en laboratoire et les empreintes prises. Enfin, les mesures de réflectance et de transmittance débutaient et duraient toute la journée : il fallait en effet compter près de 10 minutes par feuille. Cette contrainte a été à l'origine des effectifs limités de feuilles (5 à 12 par variété), mais le minimum (de 5 feuilles) a toujours donné un écart type de la moyenne, inférieur ou égal à la précision des mesures.

1.2 Mesures des caractéristiques optiques des feuilles

1.2.1 Définitions

Pour une longueur d'onde donnée (λ_i) du rayonnement incident, la réflectance R_{λ_i} d'une feuille est le rapport (exprimé en %) entre l'énergie qu'elle réfléchit et l'énergie incidente qu'elle reçoit. La transmittance T_{λ_i} est le rapport entre l'énergie qui traverse une feuille et l'énergie incidente. Enfin l'absorbance A_{λ_i} est le rapport entre l'énergie absorbée par une feuille et l'énergie incidente : on a donc l'égalité suivante :

$$R_{\lambda_i} + T_{\lambda_i} + A_{\lambda_i} = 100 \quad (1)$$

R_{λ_i} et T_{λ_i} sont mesurées directement au spectrophotomètre (Annexe 4.2) et A_{λ_i} est déterminé par calcul à partir de l'équation (1).

1.2.2 Appareillage et méthodes de mesure

En 1980 et 1981, un spectrophotomètre BECKMAN DK 2A à sphère intégrante (Annexe 4.2) a été utilisé. La bande passante était d'environ 10 nm dans le proche infra-rouge et de 2 nm dans le visible. La précision des mesures (incertitude absolue) était de 5 %. Une table traçante, couplée à cet appareil, traçait automatiquement les spectres de réflectance ou de transmittance : ceux-ci étaient ensuite dépouillés manuellement, à 0,5 % près, pour chaque longueur d'onde choisie.

En 1983, nous avons utilisé un nouveau spectrophotomètre VARIAN CARY 17 DI, de même principe général de fonctionnement mais plus performant (bande passante de 2 à 4 nm dans le proche infra-rouge et de 1 à 2 nm dans le visible), d'une précision supérieure à 1 %. Une table traçante dessinait automatiquement les spectres et un microordinateur assurait l'enregistrement direct des données numériques.

Le même échantillon de feuille (prélevé dans le tiers basal de chaque feuille, dans une zone dépourvue de nervures visibles à l'oeil nu) était utilisé pour mesurer successivement la réflectance puis la transmittance de la "face supérieure" : face évidemment choisie puisque c'est elle qui reçoit normalement le rayonnement incident.

1.2.3 Choix des longueurs d'onde

Le choix des longueurs d'onde analysées chaque année (cf. Fig. 4.5) a été fait en tenant compte des connaissances accumulées (ALLEN & al., 1970 ; KNIPLING, 1970 ; GAUSMAN, 1974 ; GAUSMAN & al., 1973 ; SINCLAIR et al., 1973 ; MYERS et al., 1983 inter alia) sur les facteurs influençant le spectre d'une feuille. Mais ce choix a aussi été conditionné par les performances du détecteur (cellule photorésistante au sulfure de plomb) du spectrophotomètre : choisi pour donner le maximum de fidélité dans l'infra-rouge, ses performances dans le visible étaient médiocres. Aussi les dépouillements dans le visible ont-ils été plus succincts.

Le spectrophotomètre possède un second détecteur (photomultiplicateur) optimisé pour fonctionner dans l'ultra violet et le visible. Mais le

changement de détecteur en cours de manipulation aurait pratiquement doublé le temps nécessaire pour tracer le spectre d'une feuille. C'est la raison pour laquelle le détecteur PbS a été utilisé pour tracer l'ensemble du spectre.

- Dans le visible de 400 à 700 nm (Fig. 4.1), l'absorbance est très forte avec 2 maxima qui correspondent évidemment à 2 minima de la réflectance et de la transmittance. Le premier maximum d'absorbance, situé entre 400 et 470 nm, est dû à l'absorption de la chlorophylle [a] à 430 nm, des xanthophylles à 445 nm, du carotène à 450 nm et de la chlorophylle [b] à 470 nm : ce premier maximum n'a pas été dépouillé car il était situé à la limite inférieure de la plage de fonctionnement du détecteur. Par contre, le second maximum à 650 nm, dû à une deuxième bande de forte absorption des chlorophylles a été dépouillé, de même que le minimum d'absorbance (pic de réflectance) à 550 nm. Le détail du spectre de réflectance des chlorophylles et des anthocyanes dans le visible, est présenté en figure 4.2.
- Dans le proche infra-rouge de 700 à 1 300 nm (Fig. 4.1), l'absorbance est minimum du fait d'un haut "palier" de réflectance et de transmittance. Le niveau de ce palier, qui dépend essentiellement de la structure des parenchymes palissadiques et lacuneux, a été saisi à 800, 1 050 et 1 250 nm. Les 2 légers minima observés sur le palier de réflectance à 975 et à 1 180 nm, et dûs à deux bandes secondaires d'absorption de l'eau des feuilles, ont également été dépouillés.
- Dans l'infra-rouge moyen de 1 300 à 2 500 nm (Fig. 4.1), l'absorbance redevient très importante à cause essentiellement de l'eau des feuilles : les maxima (1 450 et 1 900 nm) correspondant aux bandes d'absorption de l'eau, ainsi que les minima (1 650 et 2 200 nm) ont été dépouillés.

1.3 Mesures des caractéristiques biophysiques des feuilles

La surface des feuilles était mesurée au planimètre optique LICOR, à 10 mm² près. L'épaisseur a été déterminée au µm près, au moyen d'un micromètre électronique (mesure du déplacement d'un noyau de fer



doux dans une bobine), de fabrication INRA en 1980 et 1981, et SONY MU-MATE en 1983. Le **nombre total de cellules épidermiques d'une feuille**, **leur surface moyenne**, **l'indice** et **la densité stomatique** ont été déterminés pour chaque feuille à partir de photos d'empreintes de l'épiderme supérieur (Chap. III, § 132)

Ces caractéristiques morphologiques ont été mesurées uniquement en 1981 et 1983.

En 1981, on a ajouté des coupes transversales de feuilles réalisées après inclusion dans l'araldite (Annexe 4.3). Sur les photos de ces coupes, ont été mesurés : **l'épaisseur du parenchyme palissadique** et **du parenchyme lacuneux**, **le nombre des parois cellulaires rencontrées le long d'un transect** dans chacun des ces parenchymes, ainsi que **le nombre de cellules des épidermes supérieur et inférieur** sur ce même transect. Pour les inclusions, 2 feuilles par variété provenant de 2 plantes différentes ont été prélevées spécialement. Les mesures étaient faites sur une seule coupe par feuille, représentative de l'ensemble des coupes faites. Les résultats n'ont donc qu'une faible représentativité statistique.

En 1980 et 1983, le **poids frais -pf-** (au mg près) et le **poids sec -ps-** (au dixième de mg près) de disques de 1,8 cm de diamètre prélevés à l'emporte pièce dans le tiers basal de chaque feuille (2 disques par feuille), ont été déterminés. A partir de ces valeurs, 3 critères ont été calculés :

- **l'eau surfacique** ($\text{mg} \cdot \text{cm}^{-2}$), égale au poids d'eau (pf - ps) par unité de surface de feuille.
- Le **taux d'hydratation** (%) égal au rapport du poids d'eau sur le poids sec.
- La **teneur en eau** (%), égale au rapport du poids d'eau sur le poids frais.

1.4 Méthodes d'analyse des résultats

Les résultats ont fait l'objet d'une analyse descriptive générale, variable par variable, puis de deux analyses multivariées, l'une de covariance et l'autre discriminante, conduites en collaboration étroite avec J. BADIA (INRA, Biométrie, Toulouse).

2 RESULTATS : ANALYSE DESCRIPTIVE

2.1 Influence des conditions expérimentales sur les caractéristiques optiques des feuilles

2.1.1 Age des feuilles

La réflectance et la transmittance ne sont absolument pas affectées par le léger vieillissement des feuilles adultes (Fig. 4.3) qui distingue les feuilles axillant un étage floral épanoui, des feuilles âgées d'une dizaine de jours de plus, axillant un étage en cours de nouaison. Compte-tenu de la difficulté de trouver au champ des feuilles adultes en bon état physique, un tel résultat est important car il facilite les prélèvements.

2.1.2 Rapidité d'exécution des mesures

Pour la variété RVA, on a mesuré sur les 12 feuilles prélevées le 4 Août 1983 (Tab. 4.1), les propriétés optiques et la teneur en eau des feuilles à deux reprises : d'une part, en début de journée, d'autre part en fin de journée après une conservation de plusieurs heures en sac de polyéthylène, à température ambiante du laboratoire.

Malgré une déshydratation de l'ordre de 2 % (Fig. 4.4 a), les moyennes de réflectance, de transmittance et d'absorbance ne sont pas significativement différentes entre les deux lots de feuilles, pour les 9 longueurs d'onde mesurées. Cette stabilité des moyennes est essentielle compte-tenu qu'au moins 7 heures par jour étaient nécessaires pour le passage au spectrophotomètre de toutes les feuilles prélevées le matin.

Les variances par contre, sont moins stables que les moyennes : pour toutes les longueurs d'onde, la variance des réflectances est plus forte pour les feuilles déshydratées que pour les feuilles turgescentes (Fig. 4.4 b) ; au contraire, les variances des transmittances sont plutôt plus faibles chez les feuilles déshydratées. En conséquence, nos conditions de mesure ont induit une "hétérogénéisation" des réflectances et au contraire, une "homogénéisation" des transmittances.

2.2. Réflectance

Quelle que soit l'année, les réflectances des feuilles (Fig. 4.5) ne discriminent jamais les écotypes **M** et **E0**, excepté à $\lambda = 550$ nm en 1981 et 1983. La moindre réflectance des variétés **E0** à cette longueur d'onde concorde avec la plus forte pigmentation anthocyanique de leurs feuilles. D'autre part c'est à 650 nm, c'est-à-dire dans la zone d'absorption des chlorophylles, que les écarts variétaux sont les plus faibles : bien que significatifs à 5 % en 1981 et à 1 % en 1983, ils ne discriminent absolument pas les écotypes.

Dans l'infra-rouge ($\lambda = 700$ à $2\ 200$ nm), les réflectances discriminent de manière assez stable d'une année à l'autre et sur tout le spectre, les variétés **DOU (M)** et **SHI (E0)** d'une part, des variétés **RVA (E0)** et **LF3 (M)** d'autre part. L'inversion fréquente des écarts entre **DOU** et **SHI** ou entre **RVA** et **LF3** n'est pratiquement jamais significative. Ces résultats sont stables d'une date de prélèvement à l'autre et pour chaque année d'essai : cf. la Figure 4.6 pour 1981.

2.3 Transmittance

Les transmittances (Fig. 4.7) des variétés **E0** sont supérieures à celles des variétés **M** dans tout l'infra-rouge moyen en 1981, et seulement à $1\ 450$ nm en 1983. En deçà, **RVA (E0)** a presque toujours les transmittances les plus fortes dans le proche infra-rouge (700 à $1\ 250$ nm), mais les autres variétés ont des réponses très variables d'une année sur l'autre.

Dans le visible à 550 nm, les variétés **E0** ont tendance à avoir les plus faibles transmittances. A 650 nm et à 1900 nm (minimum de transmittance des feuilles), les écarts variétaux sont inexistantes : l'étude de la transmittance à ces longueurs d'ondes ne présente donc pas d'intérêt.

2.4 Valeurs du rapport Réflectance/Transmittance

Ce rapport a été calculé pour toutes les longueurs d'onde sauf $\lambda = 650$ et 1900 nm, puisque les transmittances sont quasi nulles dans ces deux cas particuliers. Dans le visible comme dans l'infra-rouge, les variétés méditerranéennes (**M**) ont, en moyenne (pour l'ensemble des dif-

Tableau 4.2 : Valeurs des rapports Réflectance/Transmittance des écotypes E0 et M, dans le visible et dans l'infra-rouge (les réflectances et les transmittances utilisées dans le calcul sont des moyennes écotypiques calculées à partir des moyennes variétales, dates et années confondues).

spectre	visible	proche infra-rouge					infra-rouge moyen		
nm	550 nm	800 nm	975	1050	1180	1250	1450	1650-1680	2200
écotype E0	2,87	1,52	1,51	1,49	1,44	1,27	1,44	1,26	1,18
écotype M	3,19	1,57	1,55	1,52	1,49	1,33	1,79	1,36	1,39

férentes dates et années de mesure), un rapport R/T supérieur à celui des variétés extrême-orientales (E0) -Tab. 4.2-. Testée par une méthode non paramétrique (QUENOUILLE, 1964, p. 28) pour regrouper toutes les dates et années de mesure, cette différence entre les rapports R/T est significativement caractéristique de l'appartenance "écotypique" des variétés, pour deux longueurs d'onde : 1450 nm ($P = 0,01$) et 2200 nm ($P = 0,05$).

2.5 Absorbance

En 1981 et 1983, une discrimination entre les écotypes existe (Fig. 4.8 b et c) à partir et au delà de 1 180 nm : les variétés E0 (RVA et SHI) absorbent moins l'infra-rouge que les variétés M (LF3 et DOU), ceci essentiellement grâce à leurs plus fortes transmittances (Fig. 4.7). Dans le proche infra-rouge (700 à 1 250 nm) et pour les 3 années d'essai, LF3 (M) a presque systématiquement la plus forte absorbance alors que les réponses des 3 autres variétés sont très instables d'une année à l'autre.

A 550 nm, longueur d'onde absorbée préférentiellement par les anthocyanes, l'absorbance des variétés E0 (très anthocyanées) est effectivement supérieure à celle des variétés M : la discrimination est surtout nette en 1983 (Fig. 4.8 c). A 650 nm, longueur d'onde absorbée par les chlorophylles, les résultats diffèrent d'une année à l'autre : en 1981, les différences variétales sont inexistantes (Fig. 4.8 b), alors qu'en 1983 (Fig. 4.8 c) les écotypes sont presque discriminés, RVA et SHI (E0) ayant une plus forte absorbance que LF3 et DOU (M). Une plus forte teneur en pigments chlorophylliens chez les variétés E0 est probablement à l'origine de cette discrimination.

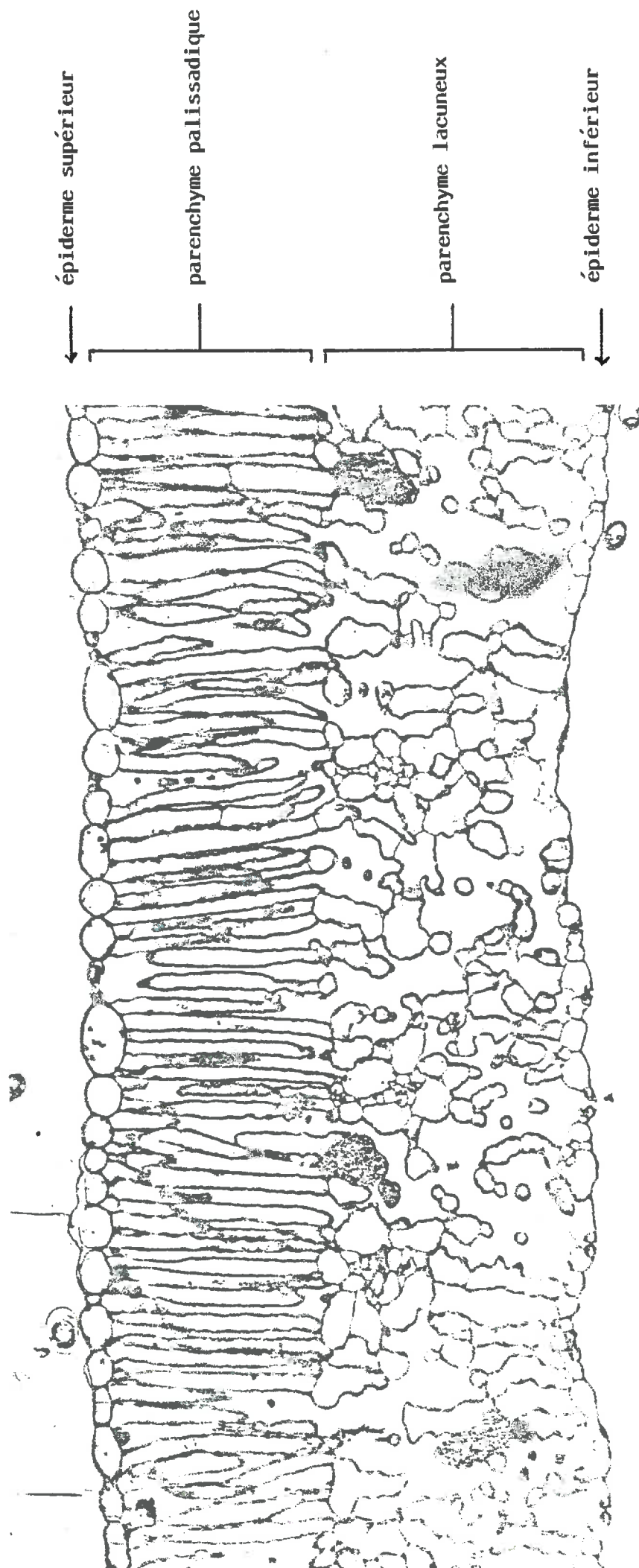
2.6 Caractéristiques biophysiques des feuilles

2.6.1 Epaisseur

Elle discrimine presque parfaitement les 2 écotypes (Fig. 4.9) : les feuilles des variétés M (LF3, DOU, JOR) sont les plus épaisses à toutes les dates de mesure et pour les 3 années d'essai.

Planche K : Coupe transversale d'une feuille adulte d'Aubergine (variété Jordanie)

échelle : 0 0,05 0,10 mm



2.6.2 Caractéristiques de surface

En 1983, la surface des feuilles standard, axillant des fleurs épanouies, des variétés **M** (LF3 et DOU) est significativement supérieure à celle des variétés **E0** (RVA et SHI) -Fig. 4.10 b-, mais en 1981 au 27 Août seulement (Fig. 4.10 a). De même, le nombre moyen de cellules par feuille des variétés **M** (LF3 et DOU) est supérieur à celui des variétés **E0** (RVA et SHI), à toutes les dates de prélèvement en 1983, mais seulement à partir d'Août en 1981 (Fig. 4.11). Par contre, la surface moyenne des cellules ne discrimine pratiquement jamais les écotypes (Fig. 4.12). Enfin, tandis qu'en 1981 l'indice (Fig. 4.13 a) et la densité (Fig. 4.14 a) stomatique des variétés **M** (LF3 et DOU) sont systématiquement et significativement supérieurs à ceux des variétés **E0** (RVA et SHI), en 1983 (Fig. 4.13 b et 4.14 b), cette distinction n'existe que pour certaines dates de prélèvement ; on la retrouve tout de même sur les moyennes générales de toutes les dates confondues.

2.6.3 Structure cellulaire interne

L'Aubergine a une structure dorsi-ventrale (planche k) avec une seule couche de cellules palissadiques. Aucun des critères que nous avons mesurés ne distingue les 2 écotypes, ni le nombre de cellules des épidermes supérieur ou inférieur par cm linéaire de feuille, ni le nombre de cellules des parenchymes palissadiques et lacuneux par cm linéaire de feuille, ni l'épaisseur de chacun de ces parenchymes. On peut cependant remarquer que la dispersion des points **E0** pour l'épaisseur du parenchyme lacuneux (Fig. 4.15) est supérieure à celle des points **M**.

2.6.4 Eau de la feuille

Quel que soit le critère considéré, -eau surfacique, taux d'hydratation ou teneur en eau-, les feuilles des variétés **M** (LF3 et DOU) ont les plus fortes valeurs (Fig. 4.16). Ces 3 critères sont donc redondants et il suffit de considérer la teneur en eau seule pour avoir une excellente discrimination.

Tableau 4.3 : Effet variétal pour les réflectances (R) et les transmittances (T) à 3 longueurs d'onde ($\lambda = 800, 1\ 250, 1\ 650$ nm), avec et sans covariables, au 19/8/80 :

Valeurs du F et seuils de signification

Analyse de variance				
		sans covariable	avec covariable(s)	
			épaisseur (1)	épaisseur et teneur en eau (2)
R	800	93,535 **	79,198 **	353,285 **
R	1 250	85,871 **	74,142 **	282,040 **
R	1 650	54,281 **	53,327 **	526,429 **
T	800	3,456 *	1,739	1,412
T	1 250	7,870 **	5,874 **	4,387 *
T	1 650	10,260 **	7,713 **	5,372 *
ddl des F		(2-42)	(2-41)	(2-40)

** : significatif au seuil 1 %

* significatif au seuil 5 %

(1) modèle R ou T = a.épaisseur + b + erreur

(2) modèle R ou T = a'.épaisseur + b'.teneur en eau + c' + erreur

3 ANALYSES SYNTHETIQUES

3.1 Analyse des résultats de 1980

L'analyse de variance limitée aux longueurs d'onde des maxima des courbes dans l'infra-rouge ($\lambda = 800, 1250$ et 1650 nm) et à la date du 19 Août (Tab. 4.3, 1ère colonne), montre que les différences entre LF3, DOU et RVA pour les réflectances et les transmittances sont significatives. Mais dans ce domaine spectral, réflectance et transmittance peuvent être liées à la structure des parenchymes foliaires et à leur teneur en eau (Cf. introduction du chapitre et § 212).

Nous avons donc recherché dans quelle mesure deux caractéristiques biophysiques des feuilles (l'épaisseur et la teneur en eau), étaient à l'origine des différences variétales pour la réflectance et la transmittance. Pour cela, nous avons repris l'analyse de variance mais en supprimant cette fois la part de variabilité des propriétés optiques qui est "expliquée" soit par leur liaison avec l'épaisseur seule (Tab. 4.3, 2è colonne), soit par leur liaison conjointe à l'épaisseur et à la teneur en eau (Tab. 4.3, 3è colonne).

La diminution de "l'effet variété", mesuré par les valeurs des "F", quand on emploie la covariable "épaisseur" (Tab. 4.3, 2è colonne comparée à la 1ère), indique que l'épaisseur explique en partie les réflectances et les transmittances. Cette part est relativement faible (sauf pour les transmittances à 800 nm) car l'effet variété demeure significatif à $P = 0,01$; cependant elle est significative pour les transmittances (Tab. 4.4), ce qui veut dire qu'elles vérifient le modèle :

$$T = a.\text{épaisseur} + b = \text{erreur} \quad (1)$$

Notons que le coefficient a est négatif, ce qui signifie que la transmittance est d'autant plus forte que l'épaisseur de la feuille est faible : ceci se comprend facilement.

Quand on emploie conjointement les covariables "épaisseur et teneur en eau", on observe une exaltation de l'effet variété pour les réflectances (Tab. 4.3, 3è colonne) bien que ces dernières répondent, d'après

le Tab. 4.4, au modèle :

$$R = a'.\text{épaisseur} + b'.\text{teneur en eau} + c' + \text{erreur} \quad (2)$$

Cela signifie que l'épaisseur et la teneur en eau expliquent de manière significative les réflectances, tout en étant loin de les expliquer totalement. Les coefficients a' et b' étant négatifs, on en déduit que la réflectance est d'autant plus forte que la feuille est moins épaisse et contient moins d'eau. Mais comme les coefficients b' sont nettement supérieurs aux coefficients a' (Tab. 4.4), il est clair que la teneur en eau a plus de poids sur les réflectances que l'épaisseur.

Pour les transmittances par contre, l'effet variété diminue quand on emploie simultanément les 2 covariables (Tab. 4.3, 3^e colonne) : diminution des valeurs des "F" qui ne sont plus significatifs qu'à 5 %. Mais cela ne signifie pas pour autant qu'épaisseur et teneur en eau "expliquent" les transmittances, car les "F" ne sont pas significatifs pour la teneur en eau (Tab. 4.4). Les transmittances suivent donc seulement le modèle (1) et non le modèle (2).

En bilan, ni l'épaisseur, ni l'épaisseur associée à la teneur en eau n'expliquent entièrement les différences variétales pour les réflectances et les transmittances, puisque "l'effet variété" demeure quand on les emploie en covariables (Tab. 4.3). Mais ceci n'empêche pas que l'épaisseur possède un certain pouvoir explicatif des transmittances (Tab. 4.4) : à $P = 0,01$, celles-ci vérifient le modèle (1). De même, l'épaisseur et la teneur en eau ont un certain pouvoir explicatif des réflectances (Tab. 4.4) qui vérifient le modèle (2).

3.2 Analyses discriminantes sur les résultats de 1981 et 1983

Dans son principe, une analyse discriminante définit un espace qui maximise la "distance" entre les facteurs qu'on veut discriminer. Cet espace est à 1 dimension au maximum (c'est-à-dire une droite) s'il discrimine 2 points ; à 2 dimensions au maximum (c'est-à-dire un plan) s'il discrimine 3 points. Dans le cas présent, comme nous voulons discriminer 4 variétés (RVA, SHI, LF3 et DOU), l'espace de représentation des 4 points moyens variétaux ne pourra avoir au maximum que 3 dimensions.

Tableau 4.5 : Coefficients de corrélations (1) entre les axes discriminants et les variables au niveau des points moyens variétaux en 1981

Analyse	avec réflectances			avec transmittances			avec absorbances		
variables	axe 1	axe 2	axe 3	axe 1	axe 2	axe 3	axe 1	axe 2	axe 3
surface	- 137	902	- 407	- 217	771	597	200	- 829	521
épaisseur	766	593	244	821	274	499	928	55	367
IS	839	428	333	911	131	389	936	229	265
DS	725	687	37	728	483	485	924	- 172	338
SUMOCEL	- 232	- 910	341	- 156	- 803	- 574	- 548	703	- 452
NBMOCEL	70	898	- 433	- 24	837	545	393	- 806	440
550 nm	995	- 82	- 36	583	638	- 501	- 878	- 70	472
650 nm	953	- 166	- 252	- 992	64	- 106	- 739	54	671
800 nm	650	- 716	- 253	- 887	210	410	112	136	984
975 nm	594	- 772	- 223	- 926	48	372	- 368	- 43	928
1 050 nm	636	- 755	- 153	- 899	16	435	274	- 217	936
1 180 nm	481	- 824	- 298	- 972	- 38	228	572	15	819
1 450 nm	- 31	- 772	- 634	- 925	- 303	- 227	801	136	582
1 680 nm	231	- 794	- 561	- 892	- 344	- 289	684	33	728
2 200 nm	44	- 726	- 686	- 932	- 186	- 309	765	228	602

(1) Valeurs à multiplier par 10^{-3}

IS : Indice stomatique

DS : Densité stomatique

SUMOCELL : Surface moyenne des cellules épidermiques

NBMOCELL : Nombre moyen des cellules épidermiques par feuille

Tableau 4.6 : Coefficients de corrélation (1) entre les axes discriminants et les variables au niveau des points moyens variétaux en 1983

Analyse	avec réflectances			avec transmittances			avec absorbances		
variables	axe 1	axe 2	axe 3	axe 1	axe 2	axe 3	axe 1	axe 2	axe 3
surface	- 973	- 160	- 163	929	- 364	52	- 938	344	- 5
épaisseur	- 964	260	51	988	104	108	- 990	- 127	- 45
IS	- 978	21	206	944	- 104	310	- 963	76	- 254
DS	- 958	- 241	- 153	891	- 446	75	- 903	427	- 32
SUMOCEL	570	473	670	- 517	770	372	509	- 770	- 382
NBMOCEL	- 935	- 212	- 281	- 892	- 448	- 45	- 897	432	87
550 nm	- 414	879	233	944	74	320	792	607	56
650 nm	- 212	974	72	543	- 268	795	510	851	- 121
800 nm	534	812	- 232	526	- 760	380	380	305	- 873
975 nm	737	664	- 121	254	- 824	505	- 998	- 17	- 54
1 050 nm	564	813	- 139	432	- 757	489	119	854	- 505
1 180 nm	766	615	- 185	79	- 878	471	- 923	- 378	- 57
1 250 nm	687	705	- 172	112	- 881	459	- 956	- 219	- 189
1 450 nm	949	284	131	- 640	- 732	230	- 940	- 295	164
1 680 nm	857	507	- 81	- 283	- 830	480	- 875	- 408	257
EAUSUR	- 932	356	56	976	201	76	- 974	- 222	- 11
TENEAU	- 985	149	97	978	38	201	- 988	- 63	- 139
TAUXHYD	- 977	135	159	963	46	262	- 976	- 72	- 201

(1) Valeurs à multiplier par 10^{-3}

EAUSUR : eau surfacique

TENEAU : teneur en eau

TAUXHYD : taux d'hydratation

Six analyses discriminantes ont été effectuées : sur les réflectances, les transmittances puis les absorbances, mesurées en 1981 (Tab. 4.5) puis en 1983 (Tab. 4.6), associées à l'ensemble des variables biophysiques (épaisseur, morphologie de surface, eau de la feuille) mesurées en même temps. Chacune d'entre elles a défini un espace à trois dimensions.

Chacun des trois axes a un rôle discriminant remarquablement spécifique : tout d'abord, les écotypes E0 et M sont discriminés par une combinaison des axes 1 et 2, c'est-à-dire par une diagonale passant par l'intersection de ces 2 axes pour les réflectances et les transmittances en 1981 (Fig. 4.17a et 4.19a), ou bien uniquement par l'axe 1 dans tous les autres cas (Fig. 4.18a, 4.20a, 4.21a, 4.22a). Les axes 2 (Fig. a, 4.17 à 4.22) et 3 (Fig. b, 4.17 à 4.22) établissent chacun une discrimination intra-écotypique : l'axe 2 exaltant la distance entre variétés E0 (RVA et SHI) et l'axe 3 exaltant la distance entre variétés M (LF3 et DOU). Les meilleures discriminations intra-écotypiques sont obtenues en 1981 comme en 1983, à partir des analyses prenant en compte les transmittances (Fig. 4.19 et 4.20) et les absorbances (Fig. 4.21 et 4.22) : en effet, c'est pour ces 2 propriétés optiques du feuillage que la distance entre variétés d'un même écotype est la plus forte (par exemple entre RVA et SHI de l'écotype E0, le long de l'axe 2) quand la distance entre les variétés de l'autre écotype est la plus réduite (entre LF3 et DOU appartenant à l'écotype M, le long du même axe).

Aussi bien en 1981 qu'en 1983, l'épaisseur, l'indice et la densité stomatique des feuilles participent toujours à la définition de l'axe 1 (Tab. 4.5 et 4.6) qui contribue, avec l'axe 2, à la discrimination des écotypes : l'intérêt discriminant de ces variables avait déjà été mis en évidence par l'analyse descriptive (Fig. 4.9, 4.13, 4.14).

Par contre, les propriétés optiques (réflectances, transmittances et absorbances) participent différemment à la définition des axes selon que les variables eau surfacique, teneur en eau et taux d'hydratation sont absentes, en 1981, (Tab. 4.5) ou présentes, en 1983, (Tab. 4.6) dans l'analyse. La puissance de discrimination inter-écotypique de ces 3 variables, déjà mise en évidence dans l'analyse descriptive (Fig. 4.16), réapparaît en analyse discriminante puisqu'elles participent fortement

à l'axe 1 (Tab. 4.6). Mais elles entraînent avec elles sur cet axe les réflectances dans l'infra-rouge (1450 et 1680 nm). C'est la conséquence de la liaison entre l'eau et les réflectances, déjà révélée par l'analyse de covariance en 1980 (Tab. 4.4). Pour les transmittances, ce sont toutes les longueurs d'onde de l'infra-rouge (800 à 1680 nm) qui sont reléguées sur l'axe 2 (Tab. 4.6 comparé au Tab. 4.5). Ce déplacement d'un axe à l'autre signale simplement que le pouvoir discriminant des 3 variables relatives à l'eau de la feuille est supérieur à celui des transmittances. Enfin, l'utilisation de l'eau surfacique, de la teneur en eau et du taux d'hydratation dans l'analyse, entraîne les absorbances du proche infra-rouge (1075, 1180 et 1250 nm) sur l'axe 1 (Tab. 4.6). Elles rejoignent ainsi les absorbances du moyen infra-rouge (1450 à 2200 nm). Cette liaison est parfaitement compréhensible compte-tenu que l'eau absorbe beaucoup les infra-rouge (cf. § 1.2.3).

L'intervention de l'eau surfacique, de la teneur en eau et du taux d'hydratation n'a par contre pas de rapport avec le passage de la surface des feuilles, de l'axe 2 en 1981 (Tab. 4.5), à l'axe 1 en 1983 (Tab. 4.6). Cela vient de ce que la surface des feuilles discrimine beaucoup mieux les écotypes en 1983 (Fig. 4.10) qu'en 1981. De même, le passage du nombre moyen de cellules épidermiques par feuille, de l'axe 2 en 1981 à l'axe 1 en 1983, trouve son origine dans le meilleur pouvoir discriminant de ce critère en 1983 (Fig. 4.11), mais peut être que le résultat des 2 années aurait été homogène si on avait considéré seulement les mesures faites à partir d'Août.

Pour résumer, c'est sur les analyses discriminantes de 1983 qui comportent la totalité des variables biophysiques des feuilles (surface, épaisseur, teneur en eau ...) que l'on peut au mieux déterminer les variables qui caractérisent les fonctions discriminantes des 3 axes.

- la discrimination inter-écotypique assurée par l'axe 1 (Fig. 4.18a, 4.20a, 4.22a) repose sur les relations qui lient toutes les variables biophysiques des feuilles à l'exception de la surface moyenne des cellules, aux propriétés optiques (Tab. 4.6).

- la discrimination entre variétés E0, assurée par l'axe 2 seul, repose sur des bases différentes selon que l'on considère les réflectances, les transmittances ou les absorbances (4.6). Dans le premier cas, la discrimination repose sur les réflectances dans le visible et dans le proche infra-rouge. Avec les transmittances, la discrimination dépend de la surface moyenne des cellules et de ses relations avec les transmittances dans l'infra-rouge. Dans le cas des absorbances, la discrimination dépend encore de la surface moyenne des cellules et des absorbances, mais dans ce cas beaucoup plus dans le visible (550 et 650 nm) que dans l'infra-rouge (seulement 1050 nm).
- la discrimination entre variétés M, assurée par l'axe 3 mais dans une gamme de variabilité plus faible, dépend surtout (Tab. 4.6) de la surface moyenne des cellules, de la transmittance à 650 nm ou des absorbances à 800 nm.

4. DISCUSSION

4.1. Différences écotypiques pour la morphologie foliaire

La discrimination entre variétés extrême-orientales (E0) et méditerranéennes (M) est nette et systématique dans tous les prélèvements, pour deux caractéristiques foliaires qui accompagnent souvent le caractère de "résistance à la sécheresse" chez les espèces végétales (KILLIAN & LEMEE, 1956) : l'épaisseur (Fig. 4.9) et la teneur en eau (Fig. 4.16) ; leurs valeurs sont toujours plus élevées chez les variétés M.

Les résultats de 1983 confirment la valeur discriminante, déjà signalée au Chap. I et III, de la fréquence des stomates (Fig. 4.13 b, Fig. 4.14 b), du nombre moyen de cellules par feuille (Fig. 4.11 b) et de la surface moyenne des feuilles standard (Fig. 4.10 b). Par contre, la surface moyenne des cellules épidermiques (Fig. 4.12) discrimine mal les 2 écotypes.

La structure interne des feuilles adultes semble peu varier d'une variété à l'autre et d'un écotype à l'autre. Pourtant, on aurait pu s'attendre, par analogie aux observations de PIETERS (1960) et KRAMER (1969) à ce que les variétés M, "adaptées" à la sécheresse aient, par exemple, un parenchyme palissadique plus épais que celui des variétés E0, une

surface plus grande des parois développées par les mésophylles internes (grâce à des cellules plus nombreuses), ou encore des parois cellulaires plus épaisses ou de moindres espaces intercellulaires. L'influence de la structure interne sur les propriétés optiques est donc moins évidente à l'échelle intervariétale, qu'entre espèces différentes (GAUSMAN & ALLEN, 1973), ou entre des feuilles très jeunes et des feuilles adultes (GAUSMAN et al., 1970), ou encore des plantes d'une même espèce mais cultivées dans des conditions très contrastées (GAUSMAN et al., 1969).

Enfin, nous n'avons pas étudié la pilosité des feuilles, mais cette omission est sans doute peu importante compte-tenu que les différences intervariétales ne sont pas évidentes, sur la face (supérieure) qui reçoit la majeure partie du rayonnement.

4.2 Différences écotypiques pour les propriétés optiques

Dans le visible comme dans l'infra-rouge, pour des plantes cultivées en plein champ, aucune propriété optique ne discrimine les deux écotypes de manière parfaitement stable d'une date de prélèvement ou d'une année à l'autre.

Cependant dans le visible, il est clair que la **pigmentation anthocyanée des feuilles des variétés EO se traduit, à 550 nm, par une moindre réflectance** (Fig. 4.5 b et c), **une moindre transmittance** (Fig. 4.7 b et c) et en bilan, **par une plus forte absorbance** (Fig. 4.8 b et c). A 650 nm, longueur d'onde caractéristique de l'absorption des pigments chlorophylliens, aucune propriété optique ne discrimine clairement les écotypes. Ainsi, les **variétés EO ne se signalent absolument pas par une moindre absorption chlorophyllienne, qui aurait pu signaler que ces variétés subissaient des contraintes agroclimatiques**, et en conséquence que leurs feuilles vieillissaient plus vite que celles des variétés méditerranéennes (KNIPLING, 1970 ; BEGG, 1980 ; TURNER & BEGG, 1981 ; GUYOT, 1984). Cependant, nos résultats sont insuffisants pour écarter définitivement l'hypothèse d'une certaine dégradation des pigments chlorophylliens chez les variétés EO en conditions méditerranéennes. En effet, d'une part la réflectance d'une feuille à 650 nm ne constitue pas une mesure aussi précise de la concentration de ses pigments chlorophylliens qu'une

Tableau 4.7 : Comparaison de la signature spectrale de l'Aubergine à celle d'autres espèces : valeurs du rapport Réflectance/Transmittance (résultats concernant des mesures faites sur la face supérieure des feuilles).

	nm	visible	proche infra-rouge					infra rouge moyen					
			800	950 ou 975	1050	1150 ou 1180	1250	1450	1650 ou 1680	1900	2200	2500	
espèces		550											
	Aubergine (1)	3,02	1,54	1,53	1,50	1,47	1,30	1,62	1,31	→ ∞ *	1,28	/	
	Piment (2)	1,33	1,12	1,10	1,09	1,08	1,07	1,04	0,98	1,35	0,84	0,95	
	Tomate (2)	2,02	1,11	1,09	1,07	1,07	1,06	1,17	0,96	1,97	0,87	1,80	
	Courgette (2)	1,34	0,95	0,93	0,91	0,90	0,89	0,80	0,80	0,88	0,67	0,69	
	Melon (2)	1,46	0,99	0,98	0,96	0,96	0,95	1,01	0,87	1,93	0,80	1,77	
	Pastèque (2)	1,50	1,00	0,98	0,97	0,96	0,95	0,91	0,85	1,31	0,72	0,98	
	Haricot (2)	1,70	1,36	1,35	1,34	1,34	1,33	1,57	1,27	2,16	1,22	1,69	
	Blé (2) (Réf. classique)	2,31	1,19	1,16	1,14	1,13	1,11	1,17	1,04	1,62	0,99	1,31	

(1) : moyennes calculées pour l'ensemble des prélèvements de 1980, 1981 et 1983, toutes variétés confondues

(2) : d'après GAUSMAN et al., 1973

(3) : d'après Fig. 3.8 de IRIGUI, 1983

* : résultat dû aux valeurs presque nulles des transmittances.

mesure de l'absorbance à 650 nm d'extrait éthanolique des chlorophylles (WINTERMANS & DEMOTS, 1965). D'autre part, la comparaison des concentrations chlorophylliennes des écotypes E0 et M au champ, date par date, n'a de sens que si on vérifie préalablement que ces concentrations sont voisines dans un milieu non contraignant. Il faudrait donc en fait enregistrer les variations au cours du temps des concentrations en pigments chlorophylliens chez les deux écotypes avec une méthode d'analyse plus adaptée que la mesure des propriétés optiques d'une feuille. Une autre solution serait d'utiliser la phytoluminographie, qui d'après BJORN & FORSBERG (1979) permet de détecter des dégradations du système photosynthétique.

Dans l'infra rouge, au delà de 1180 nm, la discrimination écotypique obtenue en 1981 et 1983 va également dans un sens imprévu par rapport à notre hypothèse de départ : **non seulement les variétés M n'ont pas des réflectances supérieures à celles des variétés E0, mais en outre elles ont les plus fortes absorbances** (Fig. 4.8 b et c). Comme elles ne transpirent pas plus par unité de surface foliaire que les variétés E0 (Cf. Chap. III), leur bilan énergétique est probablement plus mauvais et produit sans doute des températures foliaires plus fortes. Cette absorbance supérieure dans l'infra rouge, assurément causée par leur plus forte teneur en eau (Fig. 4.16) ne les empêche pas d'avoir les meilleures performances de croissance et de fructification ! (Cf. Chap. I).

On serait tenté à la lumière de ces résultats, d'en conclure que la réflectance, la transmittance et l'absorbance n'ont pas une grande signification "adaptative" chez l'Aubergine. Pourtant, le rapport **Réflectance/Transmittance** a, lui, une signification adaptative très nette. Ses valeurs sont généralement voisines de 1 chez la plupart des espèces (ALLEN et al., 1970 ; GAUSMAN et al., 1973), mais elles sont nettement supérieures à 1 chez des espèces xérophytes comme l'Olivier (TRIGUI, 1983) ou comme le Tournesol argenté (GAUSMAN et al., 1977 ; BLANCHET & GELFI, 1980). Dans l'infra-rouge (Tab. 4.7), les rapports R/T de l'Aubergine sont supérieurs à ceux d'autres espèces maraîchères de même structure foliaire dorsiventrale. Ils sont toutefois loin d'atteindre les valeurs que l'on trouve chez l'Olivier ($R/T > 2,5$). On pourrait donc conclure



que l'Aubergine est un peu plus résistante à la sécheresse que d'autres espèces maraîchères mais que cet "avantage" est très relatif. Cependant, le résultat le plus intéressant réside dans le fait que **ce rapport R/T a incontestablement tendance à être supérieur chez les variétés méditerranéennes dans tout le spectre** (Tab. 4.2), et il l'est significativement dans l'infra-rouge moyen ($\lambda = 1450$ et 2200 nm), c'est-à-dire dans les longueurs d'onde d'absorption de l'eau. Ce résultat est à rapprocher de la plus forte teneur en eau des variétés M.

En bilan, si les caractéristiques optiques "prises isolément", ne discriminent pas bien les écotypes excepté à 550 nm, le rapport R/T dans l'infra-rouge moyen est par contre un très bon critère de discrimination.

4.3 Analyses multivariables

Alors que les analyses variable par variable établissent un certain nombre de discriminations intéressantes mais ponctuelles, entre les écotypes, les analyses multivariables apportent des résultats beaucoup plus synthétiques.

D'une part, les analyses factorielles discriminantes définissent chacune un espace à 3 dimensions, qui établit 3 niveaux hiérarchisés de discrimination :

- les écotypes E0 et M sont discriminés par l'axe 1, c'est-à-dire par les relations qui existent entre les propriétés optiques et les caractéristiques foliaires les plus discriminantes (teneur en eau, épaisseur, fréquence des stomates). Nous ne rentrerons pas dans le détail de ces relations qui dépasse l'objectif que nous nous sommes fixé (Cf. introduction).
- les variétés E0 sont discriminées entre elles par l'axe 2.
- les variétés M sont discriminées entre elles par l'axe 3.

On notera l'originalité des définitions ainsi obtenues, des notions d'écotype et de variété, compte-tenu de la composition multivariable de chacun de ces axes.



Par ailleurs ces analyses montrent que la quantité d'eau présente dans la feuille influence les réflectances dans l'infra rouge.

Les analyses de covariance apportent des informations complémentaires: elles permettent notamment d'établir des modèles linéaires des propriétés optiques dans l'infra rouge, non seulement en fonction de la teneur en eau mais aussi en fonction de l'épaisseur des feuilles.

Ainsi, la teneur en eau et, dans une moindre mesure, l'épaisseur de la feuille sont corrélées négativement aux réflectances, qui répondent donc au modèle (1) :

$R = a'.\text{épaisseur} + b'.\text{teneur en eau} + c' + \text{erreur}$ (avec $a' < b' < 0$). Ce type de relation a déjà été décrit chez le Coton (THOMAS et al., 1971), le Sorgho et le Soja (CARLSON et al., 1971), bien que ces auteurs utilisaient des variables un peu différentes des nôtres, notamment la matière sèche surfacique à la place de l'épaisseur (pour CARLSON et al., 1971) et la teneur relative en eau (poids d'eau en % du poids à saturation) à la place de la teneur en eau (poids d'eau en % du poids frais). De plus, les longueurs d'onde auxquelles ces auteurs avaient établi ce type de relation ($\lambda = 1100, 1450, 1950$ et 2200 nm), tout en étant aussi dans l'infra-rouge, différaient des nôtres ($\lambda = 800, 1250$ et 1650 nm). Notons que d'après CARLSON et al. (1971), il y aurait un terme d'interaction entre la matière sèche surfacique et la teneur relative en eau, c'est-à-dire que la relation entre la réflectance et la teneur en eau ne serait pas la même pour des feuilles ayant des matières sèches surfaciques différentes.

Les transmittances par contre, ne sont corrélées qu'à l'épaisseur de la feuille selon le modèle (2) :

$$T = a.\text{épaisseur} + b + \text{erreur} \text{ (avec } a < 0\text{)}$$

Ce type de relation a lui aussi déjà été décrit par CARLSON et al. (1971) chez le Sorgho, le Soja et le Blé.

Cependant, les modèles que nous avons établis sont incomplets car sur la part de variabilité résiduelle qu'ils comportent (l'erreur), les différences variétales pour les réflectances, et dans une moindre mesure pour les transmittances demeurent significatives (Tab. 4.3). Cela signifie donc que ni les réflectances, ni les transmittances ne sont complètement expliquées par leurs liaisons avec l'épaisseur ou avec l'épaisseur et la teneur en eau.

Il serait donc intéressant de poursuivre ces analyses de covariance pour étudier l'intérêt "explicatif" d'autres variables de structure pour lesquelles la "distance" intervariétale est importante, comme par exemple pour l'indice ou la densité stomatique, ou encore le nombre moyen de cellules par feuille. Entre autres, il faudrait tester le modèle :

$$R = a \cdot \text{épaisseur} + b \cdot \text{teneur en eau} + c \cdot \text{ind. stomatique} + d + \text{erreur}$$

De plus, il faudrait chercher s'il existe ou non, une interaction entre les deux variables de l'équation (1) définissant les réflectances.

CONCLUSION

Les feuilles des variétés méditerranéennes (M) sont plus riches en eau que celles des variétés extrême orientales (E0). Cette différence, sans doute à l'origine de la plus forte épaisseur des feuilles des variétés M, explique la plus forte absorbance de ces variétés dans l'infrarouge moyen, puisque c'est la zone d'absorption maximum de l'eau. L'intérêt "adaptatif" de cette différence n'est pas évident car elle signifie que le bilan thermique est défavorable aux variétés M. Cependant, il reste à savoir si ce résultat, établi pour des feuilles isolées, serait encore valable à l'échelle d'une plante entière, compte-tenu qu'à ce niveau l'indice foliaire, les angles d'insertion des tiges et des feuilles ont une influence considérable sur le bilan thermique (BONHOMME *et al.*, 1978). En tout cas, c'est seulement à cette échelle que pourrait se manifester une éventuelle différence d'"adaptation" des deux écotypes d'Aubergine aux forts rayonnements du climat méditerranéen.

Ni la Réflectance ni la Transmittance du feuillage ne discriminent à elles seules les deux écotypes. Mais il est remarquable que le rapport Réflectance/Transmittance, qui serait d'après certains auteurs une caractéristique "interspécifique" d'adaptation à la sécheresse, diffère d'un écotype d'Aubergine à l'autre, notamment dans l'infrarouge moyen : ses valeurs sont significativement plus élevées chez les variétés M que chez les variétés E0. Comme réflectance et transmittance sont des fonctions linéaires de l'épaisseur et de la teneur en eau, on peut en déduire que ces deux relations diffèrent probablement d'un écotype à l'autre. Mais ces modèles linéaires sont manifestement incomplets car les analyses de covariance ont montré la "persistance" d'un effet "variété" sur leur erreur résiduelle. D'autres variables "explicatives" des propriétés optiques devront donc être trouvées.

Les analyses discriminantes, tout en confirmant que les relations entre propriétés optiques et variables de la structure foliaire diffèrent d'un écotype à l'autre, montrent que la fréquence stomatique pourrait être l'une de ces variables "explicatives" supplémentaires. Par contre,

la structure interne des feuilles ne semble pas différer notablement d'un écotype à l'autre ; son éventuelle influence sur les propriétés optiques n'est donc pas évidente.

L'étude des propriétés optiques à la fine échelle intraspécifique aboutit donc à des conclusions moins abruptes que celles tirées des comparaisons entre espèces différentes ou entre conditions de culture très contrastées. Mais elle montre que la variabilité intraspécifique, au delà de l'intérêt qu'elle présente pour le sélectionneur, est de plus un outil précieux pour l'analyse fine de certaines propriétés des plantes.

Notons enfin que les écotypes E0 et M sont discriminés dans le visible, à 550 nm, longueur d'onde pour laquelle les variétés E0 ont une absorbance plus forte que les variétés M : ceci est évidemment la conséquence de la plus forte pigmentation anthocyanique de leurs feuilles. Par contre à 650 nm, longueur d'onde absorbée préférentiellement par les pigments chlorophylliens, il n'apparaît aucune différence d'absorbance, qui pourrait indiquer une dégradation chlorophyllienne plus intense chez les variétés E0, les moins "adaptées" au climat méditerranéen.

CONCLUSION GENERALE

L'"adaptation" de l'Aubergine aux conditions sèches, telles que nous les avons définies en introduction générale, est un processus qui dépend, pour l'essentiel, du système racinaire : celui des variétés méditerranéennes (M) est beaucoup plus étendu et plus profond que celui des variétés extrême orientales (EO) ; cette différence de vigueur se retrouve aussi au niveau des parties aériennes : les variétés M sont plus ramifiées, développent un plus grand nombre de feuilles si bien que leur surface foliaire totale est plus importante. La technique des greffes intervariétales (et inter écotypiques), met très bien en évidence l'influence réciproque des racines et des parties aériennes sur le potentiel de croissance des plantes et sur leur rendement.

Cette différence de vigueur végétative entre variétés M et EO est à rapprocher de leur différence de précocité de floraison : les variétés M, plus tardives, mettent probablement en place une structure végétative racinaire et aérienne plus "étoffée" que celle des variétés EO, avant l'entrée en fructification. Avec ce "capital" végétatif initial supérieur, les "intérêts" des variétés M sont, en fin de culture, supérieurs à ceux des variétés EO. Finalement, c'est grâce à l'assez grande durée de la culture des Aubergines en zone méditerranéenne, que ces caractéristiques de développement des variétés M sont avantageuses.

La différence de vigueur végétative entre variétés M et EO va de pair avec une différence de quantité d'eau absorbée et transpirée. En effet, dans les conditions du plein champ ou le régime hydrique est variable, la quantité d'eau absorbée est une fonction croissante de la dimension du système racinaire. Le "surplus" d'eau absorbé par les variétés M est dissipé grâce à leur plus grande surface foliaire totale. Par contre, l'évacuation de ce surplus ne doit rien à la régulation stomatique puisque, chez toutes les variétés, la régulation stomatique est pratiquement inexistante au champ, du moins pour la face inférieure des feuilles. Ainsi, chez l'Aubergine la régulation hydrique se fait presque exclusivement par l'ajustement de la transpiration au pouvoir d'absorption de l'eau par les racines : d'où le rôle prépondérant de leur vigueur.



Le rapport Réflectance/Transmittance, qui est d'après certains auteurs (GAUSMAN et al., 1977) un indice de xérophyllie, discrimine les deux écotypes, particulièrement dans l'infra rouge moyen où ses valeurs sont significativement supérieures chez les variétés M. Cette différence provient de l'influence, sur la réflectance et la transmittance, de l'épaisseur et de la teneur en eau -des relations linéaires ont été établies-, et du fait que les variétés M ont des feuilles plus épaisses et plus riches en eau que celles des variétés E0. Ces résultats indiquent, toutes proportions gardées, que les variétés M ont acquis des caractères de plantes "xérophytes". La plus grande ramification des variétés M et la plus grande densité de feuillage qui en résulte, vont aussi dans le sens de cette adaptation : leur structure aérienne, à laquelle nous avons accordé peu d'attention, est moins perméable au rayonnement que celle des variétés E0. Il s'ensuit que la quantité et la répartition de l'énergie incidente reçue par les plantes et le sol sous-jacent, diffère d'un écotype à l'autre ; leur bilan énergétique n'est donc pas le même : point qui mériterait d'être étudié par une expérimentation nouvelle car c'est un aspect de l'adaptation à la sécheresse qui, à notre connaissance, n'est pratiquement pas étudié.

Ainsi en bilan :

- la vigueur des racines est le caractère à sélectionner en priorité dans les programmes de création variétale pour la culture estivale de plein champ. Pour cela on peut envisager d'utiliser des critères non destructifs, plus faciles à mesurer, qui lui sont liés : par exemple, la fréquence stomatique, l'épaisseur et la teneur en eau de la feuille, qui ont les valeurs les plus élevées chez les variétés M ; mais ces liaisons demandent à être étudiées de plus près. En outre elles devront être vérifiées sur le matériel génétique utilisé dans les programmes de sélection, et qui ne comprend pas les variétés E0, car elles entraînent avec elles des défauts agronomiques (mauvaise qualité du fruit notamment) importants et difficiles à éliminer. Enfin, il est indispensable de vérifier que ces résultats, concernant surtout des plantes adultes, sont encore valables chez des plantes jeunes, car c'est à ce stade qu'on peut trier facilement et en grande quantité le matériel végétal en sélection.



- les fortes valeurs du rapport Réflectance/Transmittance pourraient être utilisées comme deuxième critère de sélection, à condition de trouver des caractères marqueurs plus faciles à mesurer.
- Par contre, la régulation stomatique, la réflectance, la transmittance et l'absorbance, à l'échelle de la feuille, sont des critères de sélection moins intéressants, les trois premiers parce qu'ils ne sont pas discriminants des écotypes au champ ; le dernier en raison de sa non représentativité en termes de bilan thermique à l'échelle de la plante. Des variables plus synthétiques, comme le flux de sève au niveau du collet ou, nous l'avons déjà dit, le bilan énergétique à l'échelle de la plante entière, mériteraient d'être étudiées.

La recherche des caractères représentatifs de l'"adaptation" au milieu méditerranéen, telle que nous l'avons entreprise ici, présente trois inconvénients :

- elle fait appel à un nombre et une diversité des mesures assez considérable, même lorsqu'on reste dans un cadre, à priori aussi restreint que le nôtre (cf. introduction générale) : trouver des variables discriminantes facilement "accessibles" à un sélectionneur.
- elle ne permet pas de déterminer la part des différences entre écotypes qui reviennent à l'effet génétique, à l'effet milieu et à l'effet d'interaction génotype X milieu, si l'on excepte le cas particulier de l'expérience de greffage qui a "isolé" l'effet génétique, en ne faisant varier que lui.
- elle permet de déterminer les composantes de l'"adaptation" à un milieu agroclimatique donné, d'un seul des deux groupes variétaux que l'on compare. Ainsi nous avons peu d'indications sur l'"adaptation" des variétés EO aux conditions agroclimatiques extrême orientales : cependant, les expériences en milieux contrôlés, qui simulaient les conditions EO (notamment pour la richesse du sol en eau, la faible luminosité et la forte humidité de l'air) ont montré que les racines des variétés EO avaient une faible résistance à l'absorption de l'eau et leurs stomates, une résistance à la transpiration faible et peu réactive à la variation des principaux paramètres climatiques.

En contrepartie de ces inconvénients, notre approche présente l'avantage d'être en quelque sorte un miroir à double face : elle identifie les particularités d'un groupe de variétés adaptées à un premier milieu, par rapport à celles d'un autre groupe adapté à un deuxième milieu. Ainsi,

- elle détermine des critères de sélection relativement "accessibles" du point de vue d'un sélectionneur : détection des caractéristiques essentielles impliquées dans l'"adaptation" à un milieu et de leurs liaisons avec des caractères secondaires, plus rapides ou plus faciles à mesurer, qui peuvent leur être substitués dans un processus de sélection.
- elle conduit à une connaissance relativement bonne de nombreux aspects du "fonctionnement" d'une espèce.
- elle permet de mieux cerner le concept d'"adaptation" et de mesurer sa relativité, pour une espèce donnée. Ainsi chez l'Aubergine, nous n'avons décelé aucun signe de "souffrance" manifeste des variétés EO en milieu méditerranéen : leur fonctionnement hydrique ne présente aucune perturbation, leur rendement quantitatif est seulement un peu plus faible que celui des variétés M, l'évolution dans le temps de leur rendement, hauteur, croissance cellulaire foliaire ... est aussi régulière que celle des variétés M, leur teneur en chlorophylles semble voisine ... L'adaptation d'une variété d'Aubergine à un milieu agroclimatique donné n'est donc pas un phénomène "tranché" : c'est un ensemble de particularités morphologiques et physiologiques qui permettent une optimisation de son fonctionnement dans ce milieu, sans pour autant entraîner des défauts de fonctionnement dans un autre milieu. L'exemple de la variété RVA illustre la facilité avec laquelle les processus d'adaptation typiques "évoluent" en cas de changement de milieu : d'origine EO mais cultivée depuis de nombreuses générations en milieu méditerranéen, cette variété exprime un type d'adaptation intermédiaire entre l'adaptation aux conditions extrême orientales et l'adaptation aux conditions méditerranéennes : par rapport aux variétés typiquement extrême orientales, RVA fleurit plus tardivement, sa croissance aérienne et racinaire est supérieure, son rendement est plus fort, ses stomates sont plus réactifs aux variations des paramètres climatiques ... Elle n'atteint cependant pas les caractéristiques des variétés M. On peut donc imaginer qu'il est plus

difficile de détecter les composantes de l'adaptation à un climat pour des espèces qui ont été très sélectionnées, et pour lesquelles les variétés "traditionnelles" se font rares. L'Aubergine, espèce pour laquelle de telles variétés existent encore, est à ce titre un modèle d'étude des processus d'adaptation climatique exceptionnel.

- enfin, cette approche permet de révéler une variabilité intraspécifique pour les mécanismes d'adaptation, qui peut intéresser les spécialistes de ces mécanismes car elle constitue un outil assez fin d'analyse. Elle met aussi en évidence le danger de généraliser à l'échelle d'une espèce, les mécanismes de fonctionnement observés sur une seule variété !

Nous avons vu, au cours de l'interprétation de nos résultats, obtenus pour la plupart à l'échelle de la feuille, qu'il était souvent nécessaire de les intégrer par le raisonnement, à l'échelle de la plante entière, pour comprendre leur implication dans un phénomène aussi synthétique que le fonctionnement de la plante. A condition d'envisager à cette échelle "globale" des termes du bilan énergétique comme la transpiration ou les propriétés optiques des feuilles, notre démarche pourrait être appliquée à toute autre espèce dont on voudrait mieux connaître le fonctionnement, dans un but d'amélioration des méthodes de sélection qu'on lui applique. Nos résultats, relatifs à l'importance de la vigueur des racines, peuvent être utilisés comme point de départ de l'étude de l'adaptation d'autres légumes-fruits à la culture estivale de plein champ en milieu méditerranéen.





REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ABDEL HAFEEZ A.T., CORNILLON P., 1976**
Effects of irrigation rhythm on growth, fruit-set, yield and quality of eggplant (*Solanum melongena*) in southern France.
Plant and Soil, 45, 213-225.
- ABDEL HAFEEZ A.T., HARSSEMA H., VERKERK K., 1975**
Effects of air temperature, soil temperature and soil moisture on growth and development of tomato itself and grafted on its own and eggplant rootstock.
Sci. Hortic., 3, (1), 65-73.
- AHMADI N., 1983**
Variabilité génétique et hérédité de mécanismes de tolérance à la sécheresse chez le riz, *Oryza sativa* L.. I Développement du système racinaire.
Agron. Trop., 38, (2), 110-117.
- ALLEN W.A., GAUSMAN H.W., RICHARDSON A.J., WIEGAND C.L., 1970**
Mean effective optical constants of thirteen kinds of plant leaves.
Appl. Opt., 9, (11), 2573-2577.
- AUBERT S., NICOLAS J., 1984**
Critères colorimétriques de tri qualitatif automatisable sur quelques légumes.
Acta Hortic., 157, 83-92.
- BALDY C., GUYOT P., MERELLE F., 1981**
Contribution à l'étude des propriétés optiques des feuilles d'Olivier (*Olea europaea* L.).
C.R. Acad. Sci. Paris (FRA), Série III, 293, (5), 253-256.
- BEGG J.E., 1980**
Morphological adaptations of leaves to water stress in **Adaptation of plants to water and high temperature stress**, Ed. Wiley Intersci. publ., New York, 33-42.
- BEHBOUDIAN M.H., 1977 a**
Responses of eggplant to drought. I plant water balance.
Scientia Hortic., 7, 303-310.
- BEHBOUDIAN M.H., 1977 b**
Responses of eggplant to drought. II Gas exchange parameters.
Scientia Hortic., 7, 311-317.
- BERGER A., 1969**
Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Helianthus annuus* L..
Oecol. Plant., IV, 123-154.
- BERGER A., 1973**
Le potentiel hydrique et la résistance à la diffusion dans les stomates, indicateurs de l'état hydrique de la plante in **Réponse des plantes aux facteurs climatiques**, Actes du Colloque d'Uppsala (SWE), 15-20 Sept. 1970, Ed. UNESCO 1973, 201-212.

- BERGER A., 1975**
Circulation de l'eau à l'interface sol-plante, importance écologique.
Rev. Ecol. Biol. Sol, 12, (1), 291-307.
- BEYRIES A., 1971**
Recherche de nouveaux porte-greffes pour l'Aubergine.
Nouv. maraîchères et vivrières de l'INRA aux Antilles, 2, 23-27.
- BEYRIES A., 1974**
Le greffage des Solanacées maraîchères.
Pépinieristes, Hortic., Maraîchers, (152), 27-32.
- BEYRIES A., MARCHOUX G., MESSIAEN C.M., 1969**
Expériences et hypothèses concernant les compatibilités de greffes entre cinq Solanées.
II^e Congr. de l'Union Phytopathol. Méditerran., Avignon-Antibes (FRA), 21-27/9/69, Ann. de Phytopathol., 1, n° hors série, 457-463.
- BIERHUIZEN J.F., 1974**
Root growth and its environment.
Acta Hortic., 39, 127-135.
- BIERHUIZEN J.F., 1981**
Plant water relationships.
Acta Hortic., 119, 59-66.
- BJORN L.O., FORSBERG A.S., 1979**
Imaging by delayed light emission (phytoluminography) as a method for detecting damage to the photosynthetic system.
Physiol. Plant., 47, 215-222.
- BLANCHET R., GELFI N., 1978**
Relations entre développement foliaire, transpiration et production chez le Soja (cv Amsoy 71 et Hodgson).
Ann. Agron., 29, (3), 223-242.
- BLANCHET R., GELFI N., 1980**
Caractères xérophytiques de quelques espèces d'*Helianthus* susceptibles d'être utilisés pour améliorer l'adaptation aux conditions sèches du Tournesol cultivé (*Helianthus annuus* L.).
C.R. Acad. Sci. Paris (FRA), Série D, 290, (3), 279-282.
- BLANCHET R., GELFI N., BOSC M., 1977**
Relations entre consommation d'eau et production chez divers types variétaux de Soja (*Glycine Max* L. Merr.).
Ann. Agron., 28, (3), 261-275.
- BLANCHET R., GELFI N., LAURENT J., 1978**
Alimentation hydrique du Soja in *Le Soja, fonctionnement et maîtrise de la culture*, Ed. INRA Cent. de Rech. de Toulouse (FRA), Stn. Agron., 74-94.
- BLUM A., 1974**
Genotypic responses in Sorghum to drought stress. I Response to soil moisture stress.
Crop. Sci., 14, 361-364.

- BLUM A., 1979**
Genetic improvement of drought resistance in crop plants : a case for Sorghum in **Stress physiology in crop plants**, Ed. Wiley Inter-sci. publ., New York, 429-445.
- BLUM A., ARKIN G.F., JORDAN W.R., 1977**
Sorghum root morphogenesis and growth. I Effect of maturity genes. *Crop Sci.* , 17, (1), 149-153.
- BOIS D., 1927**
Les plantes alimentaires chez tous les peuples et à travers les âges. I. Phanerogames légumières, Ed. P. LECHEVALIER, Paris (FRA), 354-356.
- BONHOMME R., GUYOT G., RIOM J., 1978**
Relations existant entre la réflectance d'un couvert végétal et sa structure, la hauteur du soleil et l'angle de visée ; perspectives de modélisation in **Observation spatiale de la terre et gestion des ressources planétaires**, Colloq. ESA Toulouse (FRA), Oct. 1978, Ed. Agence Spatiale Européenne, Paris (FRA), 319-325.
- BOOTE K.J., 1976**
Root-shoot relationships.
Soil Crop Sci. Soc. Flo., Proc. 36, 15-23.
- BOYER J.S., 1976**
Water deficits and photosynthesis in **Water deficits and plant growth**, Ed. Academic Press, London (GBR), 4, 154-191.
- BROWN K.W., ROSENBERG N.J., 1970**
Influence of leaf age, illumination, and upper and lower surface differences on stomatal resistance of sugar beet (*Beta vulgaris*) leaves.
Agron. J., 62, 20-24.
- BUNCE J.A., 1978**
Effects of water stress on leaf expansion, net photosynthesis, and vegetative growth of Soybeans and Cotton.
Can. J. Bot., 56, 1492-1498.
- BURROWS F.J., MILTHORPE F.L., 1976**
Stomatal conductance in the control of gas exchange in **Water deficits and plant growth**, Ed. Academic Press, London (GBR), 4, 103-152.
- CARDWELL V.B., POLSON D.E., 1972**
Response of "Chippewa 64" Soybean scions to roots of different genotypes.
Crop Sci. , 12, 217-219.
- CARLSON R.E., YARGER D.N., SHAW R.H., 1971**
Factors affecting the spectral properties of leaves with special emphasis on leaf water status.
Agron. J., 63, 486-489.
- CIHA A.J., BRUN W.A., 1975**
Stomatal size and frequency in Soybeans.
Crop Sci. , 15, 309-313.

COLLECTIF, 1973

Voir INRA, Stn. d'Agron. Toulouse (FRA), 1973.

COLLECTIF, 1975

Voir INRA, Groupe de Trav. "plante et climat", Avignon (FRA), 1976.

COLLECTIF, 1976

Voir INRA, Groupe de Trav. "plante et climat", Avignon (FRA), 1977.

CORNILLON P., 1984

Influence de la température des racines sur la croissance de jeunes plants d'Aubergine (*Solanum melongena* L.) et de Piment (*Capsicum annuum* L.).

Agronomie, 4, (6), 543-548.

CORNILLON P., DAUPLE P., 1981

Influence of irrigation rhythm and water supply on growth, water status and yield of eggplant (*Solanum melongena* L.).

Plant and Soil, 59, 365-379.

COWAN I.R., 1965

Transport of water in the soil plant atmosphere system.

J. Appl. Ecol., 2, 221-239.

COWAN I.R., 1977

Stomatal behaviour and environment.

Adv. in Bot. Res., 4, 117-228.

DAHNIYA. M.T., OPUTA C.O., HAHN S.K., 1982

Investigating source-sink relations in cassava by reciprocal grafts.

Expl. Agric., 18, 399-402.

DAUNAY M.C., 1982

Développement de l'Aubergine et adaptation au climat : étude préliminaire.

D.E.A. Univ. Aix-Marseille III (FRA), option Développement et Amélioration des végétaux, 22 p..

de CANDOLLE A.P., 1886

Origin of cultivated plants, 2d Ed. reprinted 1959, New York.

de PARCEVAUX S., 1964

Transpiration végétale et production de matière sèche. Essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu in *L'eau et la production végétale*, Ed. INRA, Paris (FRA), 63-150.

DEB D.B., 1979

Solanaceae in India in the *Biology and Taxonomy of the Solanaceae*, Ed. Academic Press, London (GBR), 87-112.

DERERA N.F., MARSHALL D.R., BALAAM L.N., 1969

Genetic variability in root development in relation to drought tolerance in spring wheats.

Expl. Agric. , 5, 327-337.

- DIKII S.P., TER MANUEL' YANTS Z.I., 1980**
Some principles governing the growth of eggplants.
Tr. Prikl. Bot. Genet. Sel., 66, (2), 103-111.
- DUNAL M.F., 1813**
Histoire naturelle médicinale et économique des Solanum, Paris-Strasbourg-Montpellier (FRA).
- DUPREY Y., 1984**
Contribution à l'étude des effets des hautes températures racinaires sur la croissance de la Tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.). Aspects particuliers concernant la nutrition azotée.
D.E.A. Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc, Montpellier (FRA), 70 p.
- DURING H., 1976**
Untersuchungen zur umweltabhängigkeit der stomatären transpiration bei Reben. I Beleuchtung stärke und Luftfeuchtigkeit.
Vitis, 15, 82-87.
- EHLERINGER J., 1980**
Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress in **Adaptation of plants to water and high temperature stress**, Ed. Wiley Intersci. publ., New York, 295-308.
- EVANS L.T., 1975**
Beyond photosynthesis. The role of respiration, translocation and growth potential in determining productivity in **photosynthesis and productivity in different environments**, Ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge (GBR), 501-507.
- FANJUL L., JONES H.G., 1982**
Rapid stomatal responses to humidity.
Planta, 154, 135-138.
- FEDDES R.A., RIJTEMA P.E., 1972**
Water withdrawal by plant roots
J. Hydrol., 17, 33-59.
- FILOV A.I., 1958**
Solanum melongena in **Flora of cultivated plants, XX Vegetable plants fam. Solanaceae**, Ed. Veg. Plant Div. D.D. BREZHNEV, State Agric. Publ. Off. Moscow-Leningrad (SUN), 292-369.

FRASER R.S., 1975

Interaction mechanisms within the atmosphere in **Manual of remote sensing**, Ed. Amer. Soc. Photogramm., Falls Church, Virginia (USA), 1, p. 184.

GARDNER W.R., 1964

Relation of root distribution to water uptake and availability. *Agron. J.*, 56, 41-45.

GAUSMAN H.W., 1974

Leaf reflectance of near infrared. *Photogramm. Eng.*, 40, (2), 183-191.

GAUSMAN H.W., ALLEN W.A., 1973

Optical parameters of leaves of 30 plant species. *Plant Physiol.*, 52, 57-62.

GAUSMAN H.W., ALLEN W.A., CARDENAS R., 1969

Reflectance of Cotton leaves and their structure. *Remote Sens. Environ.*, 1, 19-22.

GAUSMAN H.W., ALLEN W.A., CARDENAS R., RICHARDSON A.J., 1970

Relation of light reflectance to histological and physical evaluations of Cotton leaf maturity. *Appl. Opt.*, 9, (3), 545-552.

GAUSMAN H.W., ALLEN W.A., ESCOBAR D.E., RODRIGUEZ R.R., CARDENAS R., 1971

Age effects of Cotton leaves on light reflectance, transmittance and absorptance and on water content and thickness. *Agron. J.*, 63, (3), 465-469.

GAUSMAN H.W., ALLEN W.A., WIEGAND C.L., ESCOBAR D.E., RODRIGUEZ R.R., RICHARDSON A.J., 1973

The leaf mesophylls of twenty crops, their light spectra and optical and geometrical parameters. *Agric. Res. Serv., U.S., Dep. Agric. Texas (USA), Tech. Bull.*, (1465), 60 p..

GAUSMAN H.W., MENGES R.M., ESCOBAR D.E., EVERITT J.H., BOWEN R.L., 1977

Pubescence affects spectra and imagery of silverleaf sunflower (*Helianthus argophyllus*). *Weed. Sci.*, 25, (5), 437-440.

GELFI N., BLANCHET R., BOSC M., 1976

Influence de l'alimentation hydrique sur la transpiration et la photosynthèse du Soja, Glycine Max. L. Merrill ; conséquences relatives à l'efficience de l'eau consommée. *C.R. Acad. Sci. Paris (FRA), Série D*, 283, (5), 495-498.

GRANT R.F., LEA J.D., 1982

Drought resistance selection criteria for agricultural crops. *Crop Prod. Gewasproduksie*, 11, 13-20.

GUYOT G., 1984

Caractérisation spectrale des couverts végétaux dans le visible et le proche infra-rouge. Application à la télédétection.
Bull. Soc. Fr. Photogramm. Télédétection , (95), 5-22.

GUYOT G., DEVILLARD R., 1979

Le climat d'Avignon. Essai d'interprétation des données du post climatologique de l'INRA à Avignon-Montfavet.
Ed. INRA, Stn. Bioclimatol. Avignon (FRA), 43 p..

HADJICHRISTODOULOU A., 1981

Aspects of Barley breeding for dry mediterranean regions in **IVth Interbarley genetics symp.**, Edinburgh (GBR), 22-29/7/81, 384-388.

HALLAIRE M., 1964

Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement in **L'eau et la production végétale**, Ed. INRA, Paris (FRA), 27-62.

HEEN A., 1981

Root growth, transpiration and leaf firing during water stress in Barley. Breeding implications for drought resistance in **IVth Interbarley Genetics Symp.**, Edinburgh (GBR), 22-29/7/81, 375-382.

HEICHEL G.H., 1971 a

Stomatal movements, frequencies and resistances in two maize varieties differing in photosynthetic capacity.
J. Exp. Bot. , 22, (72), 644-649.

HEICHEL G.H., 1971 b

Genetic control of epidermal cell and stomatal frequency in Maize.
Crop Sci., 11, 830-832.

HENZELL R.G., Mc CREE K.J., VAN BAVEL C.H.M., SCHERTZ K.F., 1975

Method for screening Sorghum genotypes for stomatal sensitivity to water deficits.
Crop Sci., 15, 516-518.

HILL R.H., 1976

Effects of light preconditioning on growth form, CO₂ exchange and transpiration of three fern species of southeastern Michigan.
Michigan Academician, 9, (2), 203-216.

HOFSTRA G., HESKETH J.D., 1969

The effect of temperature on stomatal aperture in different species.
Can. J. Bot. , 47, 1307-1310.

HSIAO T.C., 1973

Plant responses to water stress.
Ann. Rev. Plant Physiol., 24, 519-570.

HSIAO T.C., ACEVEDO E., 1974

Plant responses to water deficits, water use efficiency and drought resistance.
Spec. issue "Plant Modification for more efficient water use",
Agric. Meteorol., 14, 59-84.

- HURD E.A., 1974**
Phenotype and drought tolerance in wheat.
Agric. Meteorol., 14, 39-55.
- HURD E.A., 1976**
Plant breeding for drought resistance in water deficits and plant growth, Ed. Academic Press, New York, 4, 317-353.
- INRA, groupe de trav. "Plante et Climat", Avignon (FRA), 1976**
Action Thématique Programmée : Modalités d'apport d'eau aux cultures, C.R. 1975, 66 p. + annexes.
- INRA, groupe de trav. "Plante et Climat", Avignon (FRA), 1977**
Action Thématique Programmée : Modalités d'apport d'eau aux cultures, C.R. 1976, 45 p..
- INRA, Stn. Agron., Toulouse (FRA), 1973**
Plante-sol-climat et Irrigation, Rapp. interne, 136 p..
- JAKHRO A.A., 1984**
Relationship between soil moisture, root depth and moisture extraction patterns of some crop.
Planter, 60, (699), 243-249.
- JONARD P., 1964**
Etude comparative de la croissance de deux variétés de Blé tendre.
Ann. Amélior. Plantes, 14, (2), 101-130..
- JONES H.G., 1977**
Aspects of the water relations of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to induced drought.
J. Agric. Sci., Camb., 88, 267-282.
- JONES H.G., 1979**
Stomatal behavior and breeding for drought resistance in **Stress physiology in crop plants**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 407-428.
- JORDAN W.R., MILLER F.R., 1980**
Genetic variability in Sorghum root systems : implications for drought tolerance in **Adaptation of plants to water and high temperature stress**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 383-399.
- KATERJI N., PERRIER A., OULID-AISSA A.K., 1983**
Exploration au champ et interprétation de la variation horizontale et verticale de la résistance stomatique : cas d'une culture de Luzerne (*Medicago sativa* L.).
Agronomie, 3, (9), 847-856.
- KHAN R., 1979 a**
Solanum melongena and its ancestral forms in **The biology and taxonomy of the Solanaceae**, Ed. Academic Press, London (GBR), Linnean Soc. Symp. Ser. (7), 629-636.

- KHAN R., 1979 b**
Solanum melongena and the problem of its origin and phylogenetic affinities.
J. Indian Bot. Soc., 58, (2), 99-108.
- KILLIAN C., LEMEE G., 1956**
Les xerophytes : leur économie d'eau.
Encycl. of plant Physiol., 3, 787-824.
- KNIPLING E.B., 1970**
Physical and physiological basis for the reflectance of visible and near infrared radiation from vegetation.
Remote Sens. Environ., 1, 155-159.
- KRAMER P.J., 1969**
- Roots and root growth, 104-149
- Transpiration, 296-346
- Water stress and plant growth, 347-390
in **plant and soil water relationships : A modern synthesis**, Ed. Mc Graw Hill Book Co., New York.
- KRAMER P.J., 1980**
Drought, stress and the origin of adaptations in **Adaptation of plants to water and high temperature stress**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 7-20.
- LANGE O.L., LOSCH R., SCHULTZE E.D., KAPPEN L., 1971**
Responses of stomata to changes in humidity.
Planta, 100, 76-86.
- LAWLOR D.W., 1979**
Effects of water and heat stress on carbon metabolism of plants with C3 and C4 photosynthesis in **stress physiology in crop plants**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 303-326.
- LENZ F., 1970**
Einfluß der früchte auf das wachstum, den wasserverbrauch und die Nährstoffaufnahme von Auberginen (Solanum melongena L. var. Lange violette).
Gartenbauwissenschaften, 35, (17), 281-292.
- LEVITT J, 1972**
Responses of plants to environmental stresses.
Ed. Academic Press, New York, 697 p..
- LOSCH R., TENHUNEN J.D., 1981**
Stomatal responses to humidity. Phenomenon and mechanism in **Stomatal physiology**, Ed. Cambridge Univ. Press, London (GBR), 137-161.
- LOUGUET P., VIERA DA SILVA J., 1975**
Regulation stomatique et état hydrique des tissus in **Photosynthèse et production de matières organiques**, Table ronde du 19/9/75 Gif sur Yvette, Ed. CNRS Gif sur Yvette (FRA), 3p..
- LOUWERSE W., ZWEERDE W.V.D., 1977**
Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of Phaseolus vulgaris and Zea mays, grown at different irradiance in artificial and sunlight.
Photosynthetica, 11, (1), 11-21.

LUDLOW M.M., 1980

Adaptative significance of stomatal responses to water water stress in **Adaptation of plants to water and high temperature stress**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 123-138.

MALET P., 1971

Différences de développement radiculaire suivant l'importance des réserves hydriques disponibles dans le sol en début de végétation sur un blé tendre et un coton.
Doc. Tech. INRAT (TUN), (52), 19 p..

MARTIN F.W., POLLACK B.L., 1979

Part 5. Eggplant, *Solanum melongena* in **Vegetables for the hot, humid tropics**, USDA, New Orleans (USA), 19 p..

MERELLE F., 1979

Etude de différents facteurs dont dépend la variabilité de la réflectance spectrale des feuilles d'une même espèce.
Rapp. de stage 2è année ENSA Rennes, Ed. Stn. de Bioclimatol. INRA, Avignon (FRA), 69 p..

MISKIN K.E., RASMUSSEN D.C., MOSS D.N., 1972

Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in Barley.
Crop Sci., 12, 780-783.

MONYO J.H., 1968

A genetic analysis of growth in wheat .
Ph. D. Thesis, Univ. of Nottingham, (GBR).

MORIZET J., POLLACSEK M., TOGOLA D., 1983

Tolérance à la sécheresse de 4 variétés de maïs. Essai de mise en évidence des mécanismes impliqués.
Colloq. Physiologie du Maïs, Royan (FRA), Mars 1983

MOUGOU A. 1984

Evaluation de la résistance à la sécheresse par des paramètres morphologiques, écophysiological et biochimiques chez plusieurs espèces de Tomate.
Thèse de Doct. en Sci. Agron., Univ. de l'Etat, Gand (BEL), 208 P..

MYERS V.I., al., 1983

Remote sensing applications in agriculture in **Manual of remote sensing**, Ed. Am. Soc. Photogramm., Falls Church, Virginia (USA), Chapitre 33, 2, 2111-2228.

NEWMAN E.I., 1969 a

Resistance to water flow in soil and plant. I soil resistance in relation to amounts of root : theoretical estimates.
J. Appl. Ecol., 6, 1-12.

NEWMAN E.I., 1969 b

Resistance to water flow in soil and plant. II A review of experimental evidence on the rhizosphere resistance.
J. Appl. Ecol., 6, 261-272.

PARSONS L.R., 1982

Plant responses to water stress in **Breeding plants for less favorable environments**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 175-192.

PAUL M.H., PLANCHON C., ECOCHARD R., 1979

Etude des relations entre le développement foliaire, le cycle de développement et la productivité chez le Soja.
Ann. Amélior. Plantes, 29, (5), 479-492.

PHOGAT B.S., SINGH D.P., PHOOL SINGH, 1984

Responses of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) walp.) and Mung Bean (*Vigna radiata* (L.) wilczek) to irrigation. I Effects on soil-plant water relations, evapotranspiration, yield and water use efficiency.
Irrig. Sci., 5, 47-60.

PIERRE C., 1982

Greffage de l'Aubergine : technique intéressante pour sols fatigués.
Agrisept, (883), 27-28.

PIETERS G.A., 1960

On the relation between the maximum rate of photosynthesis and the thickness of the mesophyll in sun and shade leaves of *Acer pseudo-platanus* L..
Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen (NLD), 60, (17), 1-6.

POCHARD E., 1979

Adaptation climatique et propriétés hydriques : réponse de l'Aubergine au climat des serres.
Riv. di Agron., 13, (3), 381-391.

POCHARD E., SERIEYS H., 1974

Mise en évidence de différences variétales de transpiration chez l'Aubergine et d'autres Solanacées (*Solanum melongena* L., *Capsicum annuum* L., *Lycopersicon esculentum* Mill.). Conséquences pour l'adaptation à différents climats.
Ann. Amélior. Plantes, 24, (3), 243-268.

POCHARD E., SERIEYS H., 1975-76

Recherches sur l'Aubergine in **Rapport d'activité 1975-1976**, Ed. Stn. Amélior. Plantes Maraîchères, INRA Avignon (FRA), 15-26.

QUENOUILLE M.H., 1964

Méthodes de calculs statistiques rapides, Ed. Dunod, Paris (FRA), 85 p..

QUINBY J.R., 1974

Sorghum improvement and the genetics of growth.
Texas A. & M. Univ. Press College Stn., Tex. (U.S.A.).

QUIZENBERRY J.E., 1982

Breeding for drought resistance and plant water use efficiency in **Breeding plants for less favorable environments**, Ed. Wiley Intersci Publ., New York, 193-212.

RASCHKE K., 1975

Stomatal action
Ann. Rev. Plant Physiol., 26, 309-340.

RAWSON H.M., BEGG J.E., 1977

The effect of atmospheric humidity on photosynthesis, transpiration and water use efficiency of leaves of several plant species.
Planta, 134, 5-10.

REICOSKY D.C., RITCHIE J.T., 1976

Relative importance of soil resistance and plant resistance in root water absorption.
Soil Sci. Soc. Am. J., 40, 293-297.

ROARK B., QUIZENBERRY J.E., 1977

Environmental and genetic components of stomatal behavior in two genotypes of upland cotton.
Plant Physiol., 59, 354-356.

ROBELIN M., 1961

Eléments sur la rentabilité de l'irrigation.
Ann. Agron., 12, (1), 65-73.

ROBELIN M., 1975

Echanges gazeux photosynthétiques à l'échelle d'une culture in : **Photosynthèse et production de matières organiques**, Table ronde du 19/9/1975 Gif sur Yvette, Ed. CNRS, Gif sur Yvette (FRA), 3 p..

ROGERS W.S., BEAKBANE A.B., 1957

Stock and scion relations.
Ann. Rev. of Plant Physiol., 8, 217-236.

SCHOCH P.G., 1969

Dynamique de la croissance des feuilles de piment, *Capsicum annuum*.
Thèse de III^e cycle, Biol. Vég. option Physiol. Vég., Fac. des Sci. Marseille Luminy (FRA), 45 p..

SCHOCH P.G., 1978

Différenciation numérique des stomates du *Vigna sinensis* L., et de quelques autres espèces.
Thèse Doct. (Etat), Univ. Aix-Marseille II (FRA), U.E.R. de Luminy, 77 p. + Annexes.

SCHOCH P.G., SILVY A., 1978

Méthode simple de numération des stomates et des cellules de l'épiderme des végétaux.
Ann. Amélior. Plantes, 28, (4), 455-461.

SERIEYS H., IGLESIAS A.P., 1976

Evolution journalière de la résistance stomatique in **Modalités d'apport d'eau aux cultures**, C.R. 1976, groupe de trav. "Plante et Climat", INRA Avignon (FRA), 29-30.

SHIMSHI D., EPHRAT J., 1975

Stomatal behavior of wheat cultivars in relation to their transpiration, photosynthesis and yield.
Agron. J., 67, 326-331.

SINCLAIR T.R., SCHREIBER M.M., HOFFER R.M., 1973

Diffuse reflectance hypothesis for the pathway of solar radiation through leaves.
Agron. J., 65, 276-283.

SLATYER R.O., 1967

- Environmental aspects of plant water relationships, 27-41
- Water movement through the plant, 198-236
- Special aspects of transpiration, 237-274
- Development and significance of internal water deficits, 275-308

in **Plant water relationships**, Ed. Academic Press, New York.

SLATYER R.O., 1973

The effect of internal water status on plant growth, development and yield in **Réponse des plantes aux facteurs climatiques**, Actes du Colloq. d'Uppsala (SWE), 15-20/9/70, Ed. UNESCO 1973, 177-191.

SLAVIK B., 1973

Transpiration resistance in leaves of maize grown in humid and dry air in **Réponse des plantes aux facteurs climatiques**, Actes du Colloq. d'Uppsala (SWE), 15-20/9/70, Ed. UNESCO 1973, 267-269.

SLAVIK B., 1975

Water stress, photosynthesis and the use of photosynthetates in **Photosynthesis and productivity in different environments**, Ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge (GBR), 511-536.

STEVENS M.A., 1981

Resistance to heat stress in crop plants in **advances in Food producing systems for arid and semi arid lands**, Ed. Academic Press, New York, 457-485.

STOKER R., WEATHERLEY P.E., 1971

The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potentiel.
New Phytol., 70, 547-554.

SULLIVAN C.Y., 1983

Genetic variability in physiological mechanisms of drought resistance.
Iowa State J. Res., 57, (4), 423-439.

- SULLIVAN T.P., BRUN W.A., 1975
Effect of root genotype on shoot water relations in Soybeans.
Crop Sci., 15, 319-322.
- SULLIVAN C.Y., ROSS W.M., 1979
Selecting for drought and heat resistance in grain Sorghum in **stress physiology in crop plants**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 263-281.
- TAL M., 1966
Abnormal stomatal behavior in wilted mutant of tomato.
Plant physiol., 41, 1387-1391.
- TAYLOR H.M., 1980
Modifying root systems of Cotton and Soybean to increase water absorption in **Adaptation of plants to water and high temperature stress**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 75-84.
- TAYLOR H.M., KLEPPER B., 1978
The role of rooting characteristics in the supply of water to plants.
Adv. in Agron., 30, 99-128.
- TEARE I.D., NASSER SIONIT, KRAMER P.J., 1982
Changes in water status during water stress at different stages of development in wheat.
Physiol. Plant., 55, (3), 296-300.
- THOMAS J.R., NAMKEN L.N., OERTHER G.F., BROWN R.G., 1971
Estimating leaf water content by reflectance measurements.
Agron. J., 63, 845-847.
- TINKLIN R., WEATHERLEY P.E., 1966
On the relationship between transpiration rate and leaf water potential.
New Phytol., 65, 509-517.
- TOWNLEY-SMITH T.F., HURD E.A., 1979
Testing and selecting for drought resistance in wheat in **stress physiology in crop plants**, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 447-464.
- TRIGUI A., 1983
Propriétés biophysiques et optiques des feuilles d'Olivier (*Olea europaea*). Contribution à l'étude de la bioclimatologie de l'espèce.
Thèse de Doct. Ing. en Agron., option Phytotech., Acad. Montpellier, Univ. des Sci. et Tech. du Languedoc (FRA), 139 p..
- TROUGHTON A., WHITTINGTON W.J., 1970
The significance of genetic variation in root system in **Root growth**, Ed. W.J. WHITTINGTON, Butterworths, London (GBR), 296-314.

- TUBBS F.R., 1951**
Proc. R. Soc. (London) B 139, 1, East Malling Res. Stn. (GBR).
- TURNER N.C., 1969**
Stomatal resistance to transpiration in three contrasting canopies.
Crop Sci., 9, 303-307.
- TURNER N.C., 1973**
Illumination and stomatal resistance to transpiration in three field crops in *Réponse des plantes aux facteurs climatiques*, Actes du Colloq. d'Uppsala (SWE), 15-20/9/70, Ed. UNESCO 1973, 201-212.
- TURNER N.C., 1979**
Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants in *Stress physiology in crop plants*, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 343-372.
- TURNER N.C., BEGG J.E., 1981**
Plant-water relations and adaptation to stress.
Plant and Soil, 58, 97-131.
- TURNER N.C., KRAMER P.J., 1980**
Adaptation of plants to water and high temperature stress, Ed. Wiley Intersci. Publ., New York, 475 p..
- VAN DEN HONERT Th., 1948**
Water transport in plants as a catenary process.
Discuss. Faraday Soc., 3, 146-153.
- WAGGONER P.E., SIMMONDS N.W., 1966**
Stomata and transpiration of droopy potatoes.
Plant Physiol., 41, 1268-1271.
- WALTER H., LIETH H., 1960**
Klimadiagramm-Weltatlas, Ed. Veb. Gustav Fischer Verlag, Jena (RDA).
- WAREING P.F., PATRICK J., 1975**
Source-sink relations and the partition of assimilates in the plant in *Photosynthesis and productivity in different environments*, Ed. Cambridge Univ. Press, Cambridge (GBR), 481-499.
- WEATHERLEY P.E., 1970**
Some aspects of water relations.
Adv. Bot. Res., 3, 171-204.

WEATHERLEY P.E., 1975

Water relations of the root system in **The development and function of roots**, Ed. Academic Press, New York, 397-413.

WILSON D., 1981

Breeding for morphological and physiological traits in **Plant breeding II**, Ed. Iowa State Univ. Press, Ames (USA), 233-290.

WINTERMANS J.F.G.M., DE MOTS A., 1965

Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their pheophytins in ethanol.

Biochim. Biophys. Acta, 109, 448-453.

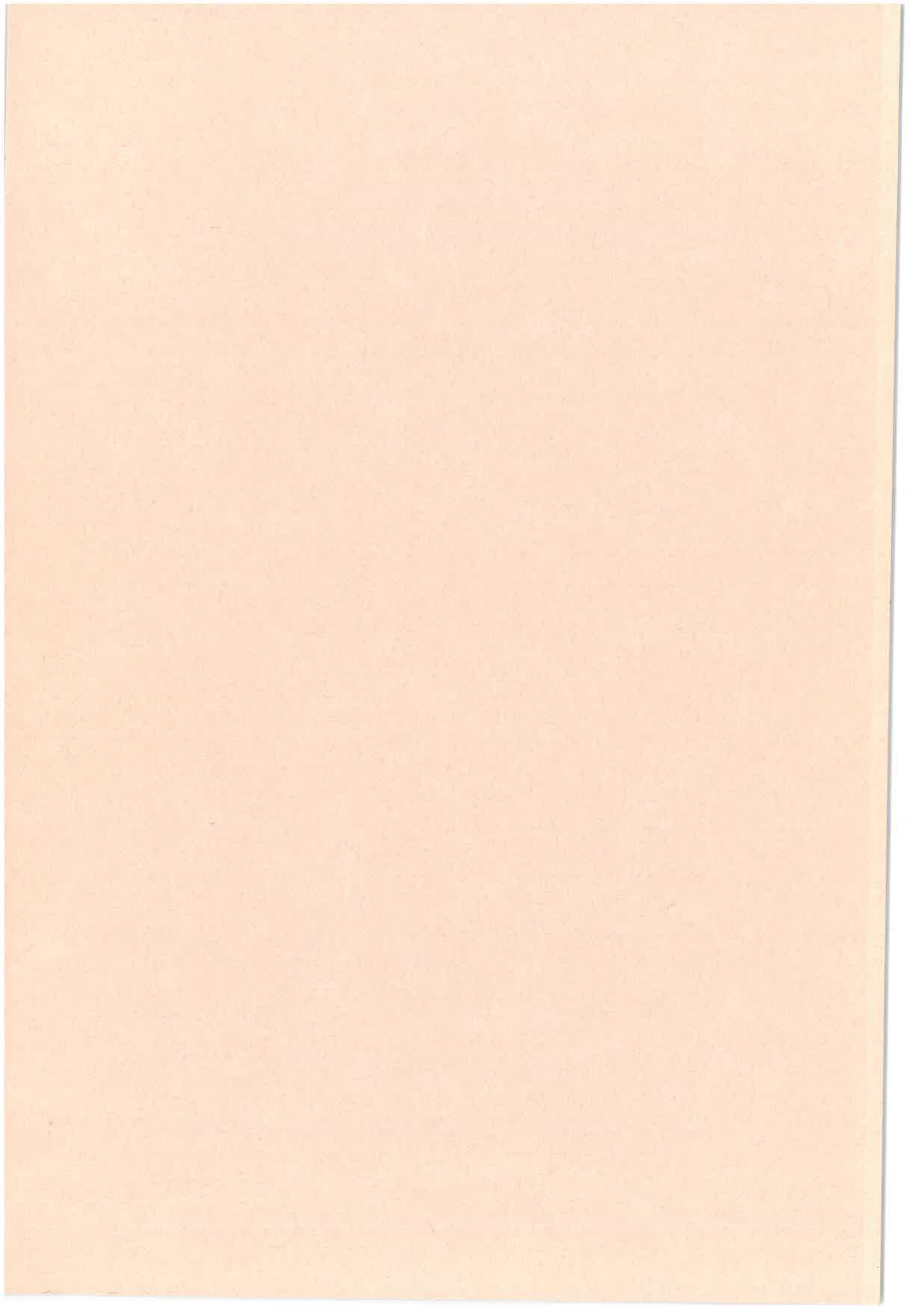
ZOBEL R.W., 1975

The genetics of root development in **The development and function of roots**, Ed. Academic Press, New York, 261-275.

RESUME : L'adaptation de l'Aubergine au climat chaud et sec méditerranéen a été analysée à partir de la comparaison, en culture irriguée de plein champ dans le sud-est de la France (Avignon), de trois variétés méditerranéennes à trois variétés extrême orientales, originaires de régions chaudes mais humides, pour des variables décrivant le développement ou pilotant le bilan énergétique des feuilles. L'adaptation au climat chaud et sec est caractérisée par des racines denses et profondes qui améliorent le rendement, et par de nombreux caractères secondaires à tendance xérophytique. La résistance stomatique et les propriétés optiques des feuilles ne discriminent pas les deux écotypes au champ. Par contre, il est probable que le bilan énergétique à l'échelle de la plante entière est discriminant, compte-tenu des différences de port et de surface des parties aériennes des deux écotypes.

Mots clefs : *Solanum melongena* L., sécheresse, rendement, croissance, racines, indice stomatique, résistance stomatique, réflectance.





MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I.N.R.A. - Site AGROPARC
Unité de Bioclimatologie
Domaine Saint-Paul
84914 AVIGNON CEDEX 9
FRANCE

BIBLIOTHÈQUE

RESUME : L'adaptation de l'Aubergine au climat chaud et sec méditerranéen a été analysée à partir de la comparaison, en culture irriguée de plein champ dans le sud-est de la France (Avignon), de trois variétés méditerranéennes à trois variétés extrême orientales, originaires de régions chaudes mais humides, pour des variables décrivant le développement ou pilotant le bilan énergétique des feuilles. L'adaptation au climat chaud et sec est caractérisée par des racines denses et profondes qui améliorent le rendement, et par de nombreux caractères secondaires à tendance xérophytique. La résistance stomatique et les propriétés optiques des feuilles ne discriminent pas les deux écotypes au champ. Par contre, il est probable que le bilan énergétique à l'échelle de la plante entière est discriminant, compte-tenu des différences de port et de surface des parties aériennes des deux écotypes.

Mots clefs : Solanum melongena L., sécheresse, rendement, croissance, racines, indice stomatique, résistance stomatique, réflectance.