

Comportement physiologique de deux variétés d'olivier (*Olea europaea* L.) soumises à une contrainte hydrique

Mohamed Faouzi KASRAOUI⁽¹⁾ ; Mounir DENDEN⁽¹⁾ ; Mohamed BRAHAM⁽²⁾ ; Marc GARCIA⁽³⁾ et Thierry LAMAZE⁽⁴⁾

¹Ecole Supérieure d'Horticulture et d'Élevage de Chott-Mariem, Sousse. Tunisie

²Institut de l'Olivier, Station Régionale de Sousse. BP40 Ibn Khaldoun. Tunisie

³Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse, France

⁴Centre d'Etude Spatiale de la BIOSphère de Toulouse, France

ملخص- التفاعل الفيزيولوجي لـصنفي الزيتون (*Olea europaea* L.) تحت تأثير النقص المائي. تمت دراسة تأثير نقص الماء بالنسبة لـصنفي الزيتون "شتوي" و "شملاي" من خلال متابعة المحتوى النسبي للماء، رطوبة الأوراق، مقاومة المسام، النتح، التمثيل الضوئي و مردودية المادة العضوية. إن التفاعل الفيزيولوجي إثر النقص المائي، تميز بتراجع في العوامل التي تم دراستها. هذه التغيرات أبرزت بعض الفوارق بين صنفي الزيتون. كل هذه النتائج سيتم مناقشتها بالاعتماد على مدى تأقلم الزيتون مع الجفاف. الزيتون \ نقص الماء \ التفاعل الفيزيولوجي.

Summary – Physiological behavior of two cultivar olive trees (*Olea europaea* L.) submit to water stress. Water deficit adaptation capacity of the two olive tree varieties "Chetoui" and "Chemlali", was carried on the following parameters: relative water content (RWC), leaf water potential (Ψ_{Hb}), stomatic conductance (gs), transpiration (Tr), photosynthetic assimilation (An), quantum yield on CO₂ assimilation (Rd. Q. CO₂) and the activity of carboxylation (Vm0).

The general tendency of the physiological response following the installation of the water constraint is a reduction in the intensity of the studied physiological parameters. This reduction presents some differences between the two varieties.

The results will be discussed in relation to the adaptation of olive tree to the drought.

Olive tree / water deficit / physiologic response.

Résumé - La capacité d'adaptation au déficit hydrique des deux variétés d'olivier "Chetoui" et "Chemlali", a été réalisée à travers l'analyse des paramètres suivants : le contenu relatif en eau (RWC), le potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{Hb}), la conductance stomatique (gs), la transpiration (Tr), l'assimilation photosynthétique (An), le rendement quantique de l'assimilation de CO₂ (Rd. Q. CO₂) et l'activité de carboxylation (Vm0).

La tendance générale de la réponse physiologique suite à l'installation de la contrainte hydrique est une diminution de l'intensité des paramètres physiologiques étudiés. Cette réduction présente quelques différences entre les deux variétés.

Les résultats seront discutés en relation avec l'adaptation de l'olivier à la sécheresse.

Olivier / déficit hydrique / réponse physiologique.

1. INTRODUCTION

Dans le monde, pratiquement 40% des terres cultivées sont touchées chaque année par la sécheresse, ce qui réduit considérablement le rendement des cultures (Khaldoun *et al.*, 1990). L'état de déficit hydrique se caractérise par une chute du contenu relatif en eau dans les tissus végétaux, du potentiel hydrique total et du potentiel osmotique accompagné par la perte de turgescence et la fermeture des stomates (Braham, 1997).

L'ensemble de ces manifestations sont accompagnées par une baisse de la photosynthèse entraînant un ralentissement général des processus enzymatiques chez les végétaux d'où une croissance ralentie. La contrainte hydrique sévère induit une réduction drastique de la photosynthèse et une perturbation de nombreux processus physiologiques et métaboliques (Büsis *et al.*, 1998).

Sur de jeunes plants, les stomates sont très sensibles à la sécheresse et se ferment progressivement avec le déficit hydrique foliaire (Dossou *et al.*, 1984). Denden et Lemeur (2000) démontrent que la résistance stomatique dépend de la longueur de diffusion stomatique, de la densité stomatique, du degré d'ouverture et de la forme géométrique de l'ostiole qui dépendent de l'intensité lumineuse et du potentiel hydrique.

Plusieurs auteurs ont démontré que la conductance stomatique (gs) chute après l'installation de la contrainte hydrique (Torreciallas *et al.*, 2000 ; Shangguam *et al.*, 2000 ; Stoll *et al.*, 2000). De même, Büsis *et al.* (1998) ; Garg *et al.* (2001) ; et Girona *et al.* (2002) ont constaté que la (gs) diminue avec l'importance de la contrainte hydrique.

Sous climat aride, la plante doit maintenir un équilibre dynamique entre l'ouverture et la fermeture des stomates, d'une part pour accroître la fixation du carbone et pour permettre la transpiration évitant ainsi l'échauffement de la plante, et d'autre part pour réduire les pertes en eau (Jagtap, 1998). Il en résulte une régulation stomatique ayant une grande influence sur l'activité photosynthétique. La dessiccation du substrat provoque une réduction de la photosynthèse nette (Katerji et Daudet, 1986 ; Li *et al.*, 1990 ; Chaves, 1991 ; Pereira et Chaves, 1993 ; Hoffmann *et al.*, 2001 et Garg *et al.*, 2001). En régions Méditerranéennes, la sécheresse est chronique, il en résulte une diminution de la photosynthèse et une hétérogénéité du taux

photosynthétique des feuilles. Le taux photosynthétique maximum (A_{max}) décroît avec le potentiel hydrique ainsi qu'une restriction de la fixation du CO_2 par le mésophylle (De Almeida et Maestri, 1997 et Peng et Rabe, 1998). Certaines conditions de stress hydrique sévère, provoquent une diminution significative mais réversible de la fixation du dioxyde de carbone photosynthétique due à une inhibition des enzymes du cycle de Calvin (Cornic *et al.*, 1992).

La connaissance parfaite de l'attitude de la plante face aux conditions hydriques est primordiale pour rationaliser les interventions qui visent l'amélioration de son niveau hydrique. Dans ce contexte, le présent travail se propose d'étudier le comportement physiologique de deux variétés d'olivier à huile sous un stress hydrique.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Matériel végétal et milieu de culture

L'expérimentation a été menée sous serre vitrée installée au complexe de l'Institut National Polytechnique de Toulouse à l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Toulouse (France). La serre est équipée d'un système électronique informatisé contrôlant les conditions micro-climatiques. La température est réglée à 25 °C, l'humidité relative de l'air est maintenue à 50 %, l'éclairage dans la serre est fixé à un PAR = 500 $\mu\text{mol.m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La photopériode est programmée à 14^h jour / 10^h nuit.

L'essai a été réalisé en culture hydroponique sur deux variétés d'olivier à huile (*Olea europaea* L.) ; variété Chetoui et variété Chemlali. Les plants d'oliviers sont issus des boutures herbacées et âgées de 18 mois. Les boutures ont été enracinées sous nébulisation (à la station de Bejaoua, Tunisie). Placées sous serre, elles continuaient à croître sans problèmes particuliers moyennant des soins courants, toutefois trois semaines avant l'expérimentation, le substratum initial est éliminé et les plants sont placés en culture hydroponique.

Après habillage des racines, les plants d'olivier sont placés dans des pots en plastique d'une contenance de cinq litres. Chacune des deux variétés a reçu une solution nutritive standardisée et équilibrée dont la composition est la suivante : en macro-éléments (en méq/L) (NO_3^- : 23,96 ; SO_4^{2-} : 11,09 ; $H_2PO_4^-$: 4,93 ; K^+ : 18,62 ; Ca^{2+} : 10,27 et Mg^{2+} : 11,09) et en micro-éléments (en mg/L) : (Fe : 5,7 ; Mn : 0,5 ; Zn : 0,06 ; Cu : 0,03 ; B : 0,54 et Mo : 0,186). Pour une bonne aération de la solution nutritive, chaque pot était muni de deux tubes de bullage permettant une aération à une fréquence de 7/13 minutes.

Pour notre essai, nous avons appliqué le dispositif expérimental aléatoire complètement randomisé avec quatre répétitions. Au cours de cette

expérimentation, nous avons entrepris trois traitements : le témoin, le niveau 1 de stress à - 0,25 MPa et le niveau 2 de stress à - 0,50 MPa. L'induction du déficit hydrique est réalisée par adjonction d'une quantité de Polyéthylène glycol (PEG 10000) à la solution nutritive. Cette quantité est calculée à partir de la courbe tracée par Bogaert (1990).

2.2. Méthodes de mesure

2.2.1. Potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{Hb})

L'indicateur actuellement employé pour le diagnostic de l'état hydrique est le potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{Hb}). Ce paramètre représente la force avec laquelle l'eau est retenue dans la plante. Le potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{Hb}) est mesuré tous les cinq jours moyennant une chambre à pression (Scholander *et al.*, 1965). Les mesures sont effectuées avec quatre répétitions pour chaque traitement.

Les prélèvements des feuilles sont réalisés tous les cinq jours. Ce sont les mêmes feuilles prélevées qui seront utilisées par la suite pour la détermination du RWC.

2.2.2. Contenu relatif en eau (RWC)

La technique de détermination de ce paramètre consistait à mesurer le poids frais (Pf), saturé (Psat) et sec (Psec) de ces tissus végétaux ce qui nous permet d'écrire :

$$RWC = [(Pf-Psec) / (Psat- Psec)]*100$$

La saturation est obtenue en plaçant des feuilles entières dans un bêcher tapissé à l'intérieur par du papier filtre humide et conservé à l'obscurité à une température de 4°C ; la durée de saturation des feuilles est de 24 heures. Le poids sec est déterminé par la dessiccation des feuilles à l'étuve à 70°C pendant 48 heures.

2.2.3. Mesure des échanges gazeux: Assimilation photosynthétique, Conductance stomatique et Transpiration

Les mesures d'assimilation nette (A_n), de la conductance stomatique (g_s) et de la transpiration (Tr) sont effectuées grâce à un analyseur à gaz infra-rouge (IRGA) de type CIRAS 1-PP Systems (Combined Infra-Red Gaz Analyser de PP Systems). Le principe de la mesure est basé sur l'absorption du rayonnement infrarouge par le CO_2 et le H_2O . Dans la pince du Ciras se trouvent deux chambres indépendantes, l'une en dessous de l'autre. L'air arrivant (débit molaire d en $mol.s^{-1}$, pression de vapeur d'eau e_{in} en mbar, concentration en CO_2 C_{in} en ppm) est réparti entre les deux chambres. L'air sortant des chambres est réuni et envoyé à l'analyseur différentiel qui mesure

la variation des concentrations lors du passage dans les chambres (Δe et ΔC). Les concentrations après réunion du circuit de chaque chambre dépendent de l'évaporation (E) et de la photosynthèse (A) dans chacune d'elle ; $e_{out} = e_{in} + \Delta e$; $C_{out} = C_{in} + \Delta C$.

L'assimilation photosynthétique nette est calculée par unité de surface foliaire selon la formule suivante :

$$A_n (\mu\text{mole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}) = C_{in} W - C_{out} (W+Tr)$$

W est le flux molaire en $\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (calculé à partir du débit d'air, de la pression atmosphérique et de la surface foliaire).

La mesure de la concentration de l'air en vapeur d'eau est utilisée pour l'estimation de la transpiration (Tr) de la feuille qui elle-même va être utilisée pour calculer la conductance stomatique (g_s) sachant que:

$$Tr (\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}) = \frac{W (e_{out} - e_{in})}{P - e_{out}}$$

$$g_s (\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}) = \frac{1}{[(e_{leaf} - e_{out}) / (E \cdot P)] - r_b}$$

P : pression atmosphérique, 1013 mbar,

r_b : conductance de la couche limite calculée à l'usine et égale à $0.30 \text{ m}^2.\text{s}.\text{mol}^{-1}$,

e_{leaf} : pression de vapeur saturante en mbar,

e_{in} : pression de vapeur d'eau de l'air entrant en mbar,

e_{out} : pression de vapeur d'eau de l'air sortant en mbar,

E : évaporation.

Ces mesures de flux gazeux sont effectuées tous les cinq jours et sur trois feuilles sélectionnées dans chaque traitement et pour chaque variété.

2.2.4. Activité carboxylique

La photosynthèse d'une feuille peut être décrite par un modèle basé sur trois limitations (Collatz *et al.*, 1991) : limitation par le flux d'électrons photosynthétiques (w_e), limitation par les propriétés cinétiques de la Rubisco (w_c) et limitation par la capacité foliaire à exporter et à utiliser les produits de la photosynthèse (w_s).

Estimation de la capacité catalytique maximale de carboxylation (V_{m0})

Selon Farquhar (1989), quand l'assimilation nette (A_n) est limitée par les propriétés cinétiques de la Rubisco, on peut estimer A_n en utilisant la fonction :

$$A_n = W_c - R_d \quad \text{avec,}$$

$$W_c = V_m \cdot [P_i(\text{CO}_2) - \Gamma(T, \text{O}_2) / (P_i(\text{CO}_2) + K_c(1 + P_i(\text{O}_2)/K_o)]$$

R_d : respiration à l'obscurité (dark respiration)

La constante de Michaelis-Menten (K_c) et la constante d'inhibition de l' O_2 par le CO_2 (K_o), le point de compensation (Γ) et la spécificité de la Rubisco (τ) sont très dépendant de la température foliaire (Leuning, 1995):

$$\begin{aligned} K_c &= K_{c,298} \cdot Q^{(T_f - 298)/10} & K_{c,298} &= 30 \text{ Pa} ; Q_{c,10} = 2,1 & (\text{Pa}) \\ K_o &= K_{o,298} \cdot Q^{(T_f - 298)/10} & K_{o,298} &= 30 \text{ Kpa} ; Q_{o,10} = 1,2 & (\text{KPa}) \\ \Gamma &= P_{a,\text{O}_2} / 2\tau & P_{a,\text{O}_2} &= 21000 \text{ Pa} \\ \tau &= 2600 \cdot Q^{(T_f - 298)/10} & Q_\tau &= 0,57 \end{aligned}$$

Dans ce cas V_m peut être estimé de la méthode suivante : l'assimilation nette (A_n) obtenue à 370 ppm de CO_2 et 1500 $\mu\text{mole CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de PAR est limitée par W_c . On considère alors que:

$$A_n = W_c - R_d \quad \Leftrightarrow \quad V_m = \frac{A_n + R_d}{W_c} \quad (\text{Wilson } et \text{ al.}, 2000).$$

L'estimation de l'activité carboxylique (V_m) nous donne une valeur de l'activité maximale de carboxylation à la température de la feuille. Cette valeur doit être standardisée à une température de 25°C (V_{m0}) (Collatz *et al.*, 1991) par la formule suivante :

$$V_m = V_{m0} \cdot Q^{(T_f - 298)/10} \cdot \left[1 + \exp \left[\frac{-a + b \cdot T_f}{R \cdot T_f} \right] \right]^{-1} \quad (\mu\text{mole CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$$

Avec :

$$Q = 2 ; R = 8,314 ; a = 220 \text{ KJ} \cdot \text{mole}^{-1} ; b = 703 \text{ J} \cdot \text{mole}^{-1} \cdot \text{K}^{-1} ;$$

V_{m0} : la capacité de carboxylation à 25°C

T_f : température au niveau de la feuille

2.3. Analyses statistiques

Les données ont été traitées, par le logiciel Sigma Statistical Software (Stat32.exe) Version 2.0, par l'analyse de la variance à un facteur (ANOVA one way) et l'analyse de la comparaison des moyennes par la méthode SNK (Student-Newman-Keuls).

3. RESULTATS

3.1. Evolution du potentiel hydrique foliaire de base (Ψ_{Hb})

Chez la variété Chemlali on a enregistré des potentiels hydriques foliaires variant entre - 1,32 MPa avant l'installation du déficit hydrique et -1,60 MPa après 25 jours du premier niveau du stress hydrique (CM1). Alors que pour le déficit du second degré (CM2), le Ψ_{Hb} a varié entre - 1,34 MPa avant le déficit hydrique et - 2,20 MPa après 25 jours de traitement.

Au cours de l'essai, nous avons remarqué une baisse du potentiel hydrique foliaire de 21 % pour le stress du 1er niveau (CM1) et de 65 % pour le stress du 2ème niveau (CM2). Les différences observées entre les traitements sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

Pour la variété Chetoui, le potentiel hydrique foliaire avant l'installation de la contrainte hydrique était de l'ordre de - 1,70 MPa. Après, il a marqué une diminution significative. Pour le stress du premier niveau (CT1), le Ψ_{Hb} était respectivement avant et après 25 jours de stress de - 1,68 MPa et - 2,19 MPa. Pour le second traitement (CT2), le Ψ_{Hb} était de - 1,69 MPa. Après 25 jours de stress, la valeur atteinte enregistrée est de - 2,47 MPa. A partir du 10ème jour du déficit hydrique, les différences entre les traitements sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

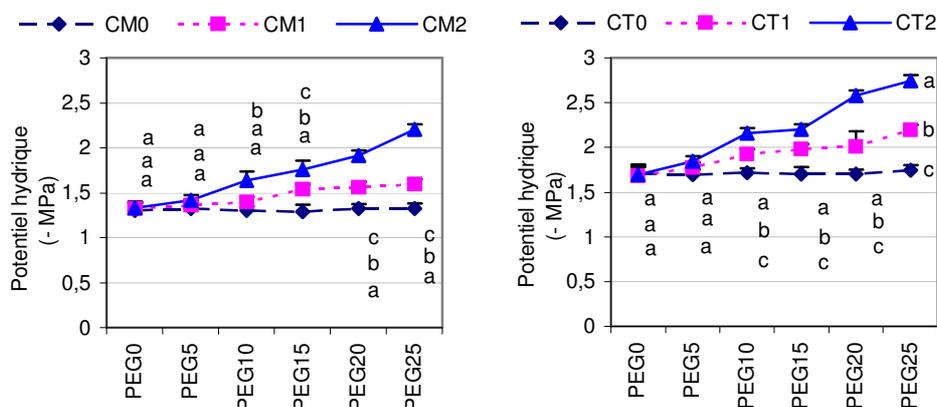


Figure 1 : Evolution du potentiel hydrique chez la variété Chemlali

Figure 2 : Evolution du potentiel hydrique chez la variété Chetoui

PEG0 : avant traitement par le polyéthylène glycol; PEG5 :5 jours après le traitement; PEG10 : 10 jours après le traitement; PEG15 :15 jours après le traitement; PEG20 : 20 jours après le traitement; PEG25 : 25 jours après le traitement.

Les différences sont significatives lorsque toutes les lettres (indiquées sur les figures) qui leurs correspondent sont différentes ($\alpha = 5\%$).

3.2. Evolution du contenu relatif en eau (RWC)

Le RWC est parmi l'un des paramètres importants du statut hydrique de la plante. Au niveau de la variété Chemlali, le RWC est compris dans l'intervalle 78 % - 80 %. Alors que pour la variété Chetoui, il est dans l'intervalle 75 - 86 %. Chez les deux variétés, le déficit hydrique a provoqué une diminution du RWC proportionnelle à l'importance de la contrainte hydrique.

Chez la variété Chemlali, et au niveau du traitement CM1, le RWC a passé de 78 % à 64% après 25 jours de contrainte hydrique. Il a marqué une baisse de 18 %. Quant au traitement du second niveau (CM2), le RWC a diminué de 28 %. Il était environ de 79 % au début de l'essai pour atteindre une valeur de 57 % à la fin. Les différences observées au cours de cet essai sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$ à partir du 15^{ème} jour de contrainte hydrique.

Chez la variété Chetoui, le RWC a marqué d'importantes diminutions. Au cours du stress du 1^{er} niveau (CT1), le RWC était avant l'installation du déficit hydrique de l'ordre de 81 %. Et après 10 jours, il a passé à 64 % et à la fin (après 25 jours) il a atteint une valeur de 39 %. Chez les plantes subissant le déficit hydrique du second degré (CT2), le RWC a enregistré une chute de 68 %. Au début de l'essai, le RWC avait un pourcentage de 84 % et a atteint après 25 jours de stress une valeur de 27 %. Chez la variété Chetoui, c'est à partir du 5^{ème} jour que les différences entre les différents traitements sont devenues significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

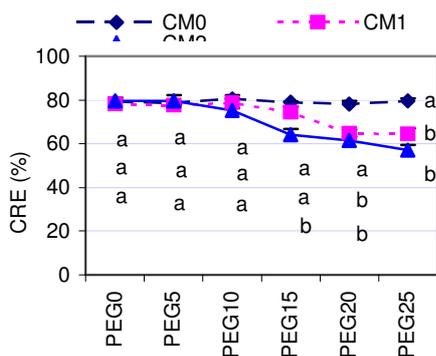


Figure 3 : Evolution du contenu relatif en eau chez la variété Chemlali

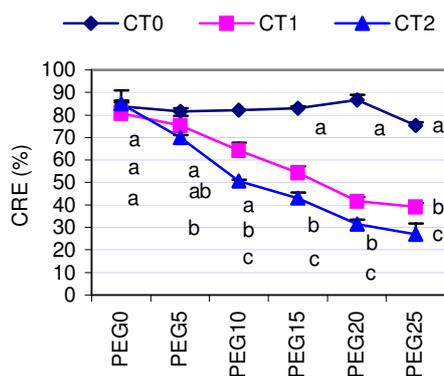


Figure 4 : Evolution du contenu relatif en eau chez la variété Chetoui

3.3. Evolution de la conductance stomatique (gs)

Chez la variété Chemlali et pour le témoin, la conductance stomatique est comprise dans l'intervalle 4 - 6 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Par contre, pour la variété Chetoui, elle est plus importante et est comprise dans l'intervalle 18 - 25 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Cette différence de conductance qui renseigne sur la variation du degré d'ouverture des stomates montre un niveau de résistance plus

important de la variété Chemlali par rapport à la Chetoui. Au niveau du traitement de premier degré (- 0,25 MPa), la variété Chemlali a diminué sa conductance stomatique de 5,33 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à 2,33 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. La variation observée au niveau de la conductance stomatique est significative au seuil $\alpha = 0,05$. Au niveau du traitement CM2 (- 0,50 MPa), elle a diminué de 58 % à la fin de l'essai (après 28 jours de contrainte hydrique). Pour la variété Chetoui, la diminution est de 66 % pour le traitement CT1. Alors que pour le traitement 2 (CT2), la conductance stomatique est réduite de 82 %. Les différences observées au cours du premier et deuxième degré de stress hydrique, sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

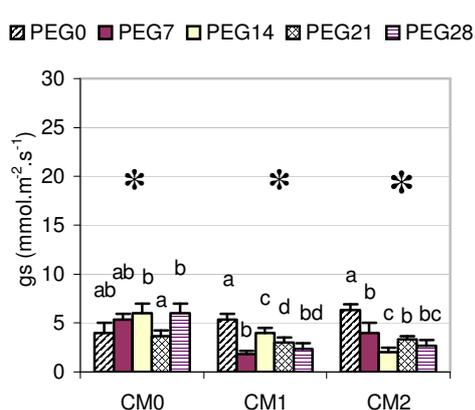


Figure 5 : Conductance stomatique chez la variété Chemlali

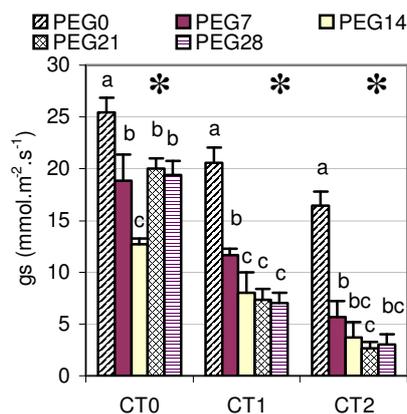


Figure 6 : Conductance stomatique chez la variété Chetoui

PEG0 : avant traitement par le polyéthylène glycol; PEG7 : 7 jours après le traitement; PEG14 : 14 jours après le traitement; PEG21 : 21 jours après le traitement; PEG28 : 28 jours après le traitement.

Les différences sont significatives lorsque toutes les lettres (indiquées sur les figures) qui leurs correspondent sont différentes ($\alpha = 5\%$)
* différences significatives ($\alpha = 5\%$)

3.4. Evolution de la transpiration (Tr)

Pour le témoin de la variété d'olivier Chemlali, la transpiration est comprise dans l'intervalle 0,04 – 0,1 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Par contre, celle de la variété Chetoui est comprise dans l'intervalle 0,20 – 0,45 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Au niveau du traitement du premier degré (- 0,25 MPa), la transpiration chez les individus de la variété Chemlali a baissé à 0,030 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à la fin de l'essai. Cette diminution est non significative au seuil $\alpha = 0,05$. Par contre, une semaine après l'installation du stress

hydrique, la transpiration a diminué significativement pour atteindre une valeur moyenne de $0,023 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

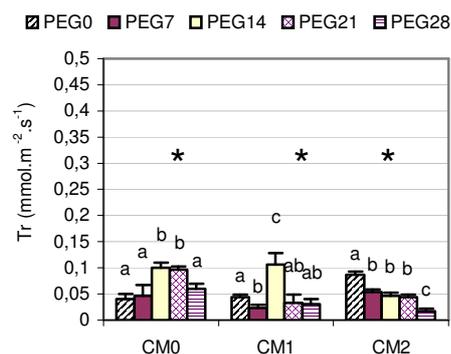


Figure 7 : Transpiration chez la variété Chemlali

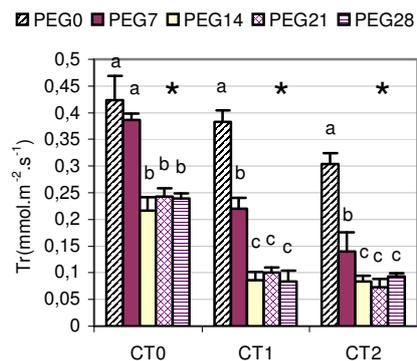


Figure 8 : Transpiration chez la variété Chetoui

Au niveau du second traitement (- 0,50 MPa), une chute de la transpiration de 81 % a été observée entre le début (avant installation de la contrainte hydrique) et la fin de l'essai. La moyenne de transpiration a passé de $0,086 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (avant le stress hydrique) à $0,017 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ après 28 jours. Les différences observées entre les valeurs moyennes de la transpiration sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

Pour les plants de la variété Chetoui subissant un stress hydrique de - 0,25 MPa, la transpiration a diminué après une semaine du stress de 43 %. Après 28 jours, la transpiration a diminué de 78 % ; elle a passé de $0,383 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ avant installation de la contrainte à $0,083 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ après 28 jours de déficit hydrique.

Au niveau du traitement CT2 (- 0,50 MPa), une diminution significative (seuil $\alpha = 0,05$) de la transpiration a été observée. Cette dernière a passé au cours de la première semaine de $0,14 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $0,093$ après 28 jours de l'installation de la contrainte hydrique. La différence de la transpiration observée au cours de l'essai est significative au seuil $\alpha = 0,05$.

3.5. Evolution de l'assimilation photosynthétique nette (A_n)

Au niveau de la variété Chemlali, les moyennes de l'assimilation photosynthétique nette du témoin sont comprises dans l'intervalle $1,5 - 2,0 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Alors que pour la variété Chetoui, l'assimilation photosynthétique nette du témoin est comprise dans l'intervalle $2,0 - 3,5 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

Pour la variété Chemlali, au niveau du stress du 1^{er} degré (CM1), l'assimilation nette a subi une réduction progressive en fonction du temps. Lors de l'installation de la contrainte hydrique, l'assimilation

photosynthétique est passée à $0,59 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et après 21 jours de traitement elle a chuté de 68 %.

Au niveau du 2^{ème} traitement, il se produit une diminution de 71 %, l'assimilation a varié de $1,67 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ avant l'installation de la contrainte hydrique pour atteindre une valeur de $0,48 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à la fin de l'essai. Les différences observées sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

Chez la variété Chetoui, au niveau du traitement CT1, l'assimilation photosynthétique nette a baissé à partir de la deuxième semaine. Elle est passée de $3,10 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $1,47 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ après 21 jours.

Au niveau du traitement CT2, nous avons constaté une diminution de 85 %. Avant l'installation de la contrainte hydrique, l'assimilation était de l'ordre de $3,67 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ et a passé à $0,55 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ après 21 jours de contrainte hydrique. Pour les deux niveaux de traitements (CT1 et CT2), les différences de l'assimilation photosynthétique nette sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

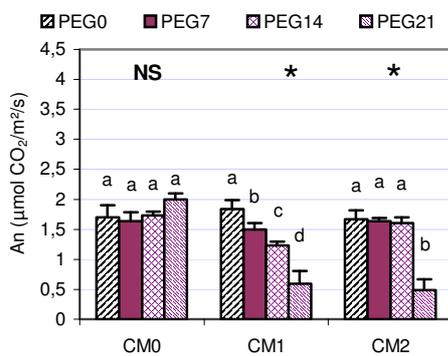


Figure 9 : Assimilation photosynthétique nette chez la variété Chemlali

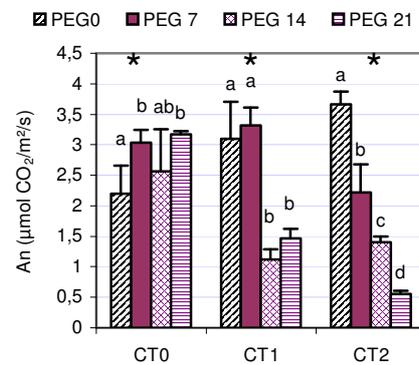


Figure 10 : Assimilation photosynthétique nette chez la variété Chetoui

3.6. Rendement quantique de l'assimilation du CO_2 (Rd. Q. CO_2)

Tout le long de l'essai, et pour le témoin de la variété Chemlali, les valeurs du rendement quantique étaient approximativement de 2%. Alors que celles de la variété Chetoui, étaient de l'ordre de 4%. Les différences entre les rendements des différentes dates ne sont pas significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

Chez la variété Chemlali, et jusqu'au 14^{ème} jour, une croissance significative ($\alpha=0,05$) du rendement quantique a été remarquée. A partir du 21^{ème} jour, le rendement a commencé à diminuer pour atteindre à la fin de l'essai une moyenne de 0,005.

Concernant le stress du niveau 2 (CM2), au cours des 14 premiers jours du stress, on n'a pas enregistré de différences significatives entre les valeurs du rendement quantique. Par contre, à partir du 21^{ème} jour et jusqu'à la fin de l'essai, nous avons observé une réduction du rendement quantique qui a atteint les 68 % du témoin.

Au niveau de la variété Chetoui, et pour le traitement du niveau 1 (CT1), le rendement quantique a subi une réduction qui a atteint à la fin de l'essai 35 % de la valeur du témoin. Pour le traitement (CT2), la baisse du rendement quantique a été observée à partir du 14^{ème} jour de l'installation de la contrainte hydrique. Au 28^{ème} jour de l'essai, le rendement quantique a atteint une valeur de 0,016.

Les différences observées au niveau du rendement quantique pour les deux niveaux de traitements (1 et 2) aussi bien pour la variété Chemlali que pour la variété Chetoui, sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

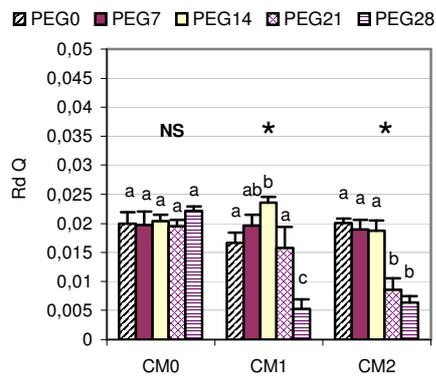


Figure 11 : Rendement quantique de l'assimilation du CO₂ chez la variété Chemlali

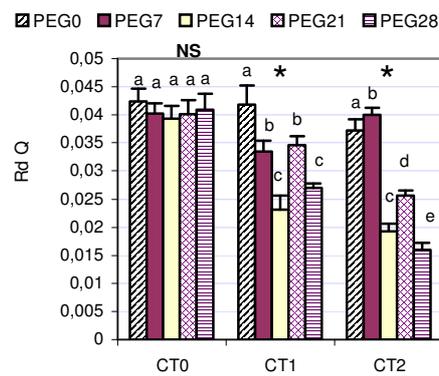


Figure 12 : Rendement quantique de l'assimilation du CO₂ chez la variété Chetoui

3.7. Evolution de la capacité catalytique maximale de carboxylation (Vm0)

Concernant la variété Chemlali, la Vm0 est comprise dans l'intervalle 5 – 6 $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Alors que pour la variété Chetoui, l'intervalle est compris entre 11 et 12,5 $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Pour la variété Chemlali, au cours du stress du premier degré (CM1), c'est à partir du 21^{ème} jour que l'activité de carboxylation a diminué de 29 % pour atteindre une valeur de 4,06 $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Par contre, au cours du 2^{ème} traitement (CM2), la Vm0 a baissé significativement dès la deuxième semaine. Après 21 jours, elle a atteint une valeur de 2,34 $\mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Les différences observées entre les deux niveaux du stress sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

Concernant les plants d'olivier de la variété Chetoui, après une semaine du stress hydrique, que ce soit niveau 1 ou 2, la Vm_0 a subi une diminution significative. Avant l'installation du déficit hydrique, la Vm_0 était de l'ordre de $12,10 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Après 21 jours, elle a baissé de 42 % pour atteindre une valeur de $7,07 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Au niveau du traitement CT2, après 21 jours de stress hydrique, la Vm_0 a baissé de 62 %. Elle a varié de $11,20 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ à $4,22 \mu\text{mol CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Les différences entre les traitements sont significatives au seuil $\alpha = 0,05$.

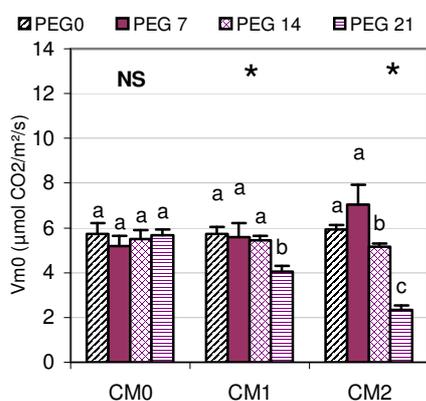


Figure 13 : Evolution de la Vm_0 chez la variété Chemlali

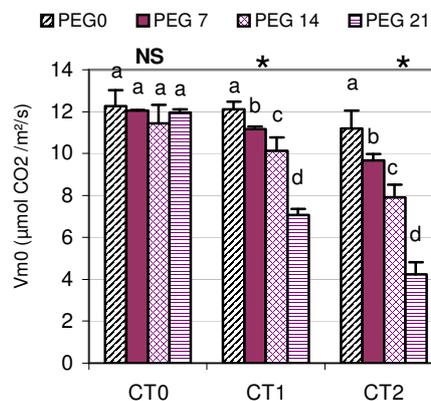


Figure 14 : Evolution de la Vm_0 chez la variété Chetoui

4. DISCUSSION

Suite aux différentes expériences menées sur les plantes d'olivier, nous avons pu obtenir certains résultats qui laissent supposer un effet du stress hydrique sur le végétal et son état physiologique. Pour répondre à un manque d'eau dans la zone racinaire, les plantes réagissent par un abaissement du potentiel hydrique graduel des feuilles permettant l'absorption de l'eau. Le mécanisme diffère selon les espèces et les variétés au cours des périodes du manque d'eau (Huang *et al.*, 2000 et Jonsen *et al.*, 2000). Ces mêmes résultats ont été trouvés par Braham (1997) et Chartzoulakis *et al.*, (1999).

Au cours de l'essai, le contenu relatif en eau est inversement proportionnel au déficit hydrique. Ces résultats corroborent aux ceux rapportés par Gioro *et al.* (1999). Les mêmes auteurs ont montré que le RWC est inversement proportionnel au déficit hydrique. Pour les variétés italiennes, *Kalamata*, *Ascolana Tenera* et *Nocellara del Belice*, Patumi *et al.* (1999) ont démontré que le RWC est affecté par le niveau de la restriction d'eau.

En conditions de contrainte hydrique, on observe une fermeture des stomates pour diminuer les pertes d'eau. Cette fermeture se traduit par une diminution de la conductance stomatique. Cette baisse de la (gs) concorde avec celle trouvée par Chartzoulakis *et al.*, (1999) et Giorio *et al.* (1999).

Berger (1970) note que la relation entre le degré d'ouverture des stomates et l'état hydrique de la plante est soumis à l'influence de nombreux facteurs endogènes et exogènes. Plusieurs théories sont avancées pour expliquer les mouvements des stomates : la théorie de l'équilibre réversible amidon – sucres réducteurs (Louguet, 1974) ; la théorie de l'acide glycolique (Zelitch, 1963) ; la théorie du rôle des cations (Humble et Hsiao, 1970 et Marschner, 1995) et la théorie hormonale (Tardieu et Davies, 1991).

D'autres auteurs indiquent que la conductance stomatique est affectée par les teneurs en eau dans le sol et qu'elle est maximale pour un sol à 45-60% de sa capacité au champ (Clavet, 2000). Stern *et al.* (1998) et Lu et Zhang (1999) ont prouvé que la conductance stomatique est significativement contrôlée par le potentiel hydrique du sol.

Suite à l'installation de la contrainte hydrique, une chute de la transpiration est observée. Cette baisse est proportionnelle au niveau de la contrainte hydrique appliquée. Une haute corrélation positive a été signalée entre la transpiration et l'état hydrique de la plante par plusieurs auteurs (Shiya, 1991; Behboudian et Lawes, 1995).

Chartzoulakis *et al.* (1999) et Giorio *et al.* (1999) remarquent que l'activité photosynthétique chez l'olivier baisse au cours d'une restriction hydrique prolongée. D'après Natali *et al.* (1991), la photosynthèse est hautement corrélée à la transpiration et à la conductance stomatique. Angelopoulos *et al.* (1996) et Braham (1997) notent que le taux photosynthétique diminue graduellement durant le développement du stress hydrique.

L'application de la contrainte hydrique au niveau des deux variétés Chetoui et Chemlali a provoqué une réduction du rendement quantique de l'assimilation du dioxyde de carbone. Ce qui a engendré une diminution de la photosynthèse et de la capacité catalytique de carboxylation.

5. CONCLUSION

L'étude fondamentale, dans des conditions contrôlées, portant sur les réactions physiologiques nous a permis d'obtenir les résultats suivants : les paramètres physiologiques étudiés (le potentiel hydrique, le contenu relatif en eau, la conductance stomatique, la transpiration, le rendement quantique de l'assimilation de CO₂, l'assimilation photosynthétique et la capacité catalytique de carboxylation) ont subi une diminution au cours de la période de déficit hydrique.

Au niveau de la variété Chetoui, la contrainte hydrique a engendré une importante baisse au niveau des paramètres physiologiques étudiés. Alors qu'au niveau de la variété Chemlali, la diminution est moins accentuée.

Cette différence du comportement physiologique montre que la variété Chemlali est plus adaptée à la sécheresse que la variété Chetoui.

Pour répondre à la contrainte hydrique, les deux variétés ont réagi par une diminution du potentiel hydrique foliaire de base. Cette diminution est accompagnée par une fermeture des stomates pour limiter les pertes d'eau par transpiration. Cette fermeture des stomates a diminué les échanges gazeux entre la feuille et le milieu environnant ; d'où une baisse du rendement quantique de l'assimilation de CO₂ et par conséquent une chute de l'activité photosynthétique et de la capacité catalytique de carboxylation.

6. RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Angelopoulos K., Dichio B. and Xiloyannis C., 1996 - Inhibition of photosynthesis in olive trees (*Olea europaea* L.) during water stress and rewatering. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 47, N° 301: 1093-1100.

Behboudian M.H. and Lawes J.S., 1995 - The influence of water deficit on water relation photosynthesis and fruit growth in Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd). *Science Horticulture*, N°60: 89-99.

Berger A., 1970 - Le potentiel hydrique et la résistance à la diffusion dans les stomates indicateurs de l'état hydrique de la plante. *Réponse des plantes aux facteurs climatiques, Actes Collège Uppsala, 1970.*

Bogaert G., 1990 - Effects of ontogenesis and drought-stress on cytological, morphological, anatomical and ecophysiological CO₂ assimilation determining leaf characteristics of C₃ and C₄ plants. Ph.D. Thesis – University of Gent, 359 p., ill.

Braham M., 1997 - Activité écophysologique, état nutritif et croissance de l'olivier (*Olea europaea* L.) soumis à une contrainte hydrique. Thèse de Doctorat d'Etat Faculté des Sciences Agronomiques de Gand (Belgique), 160p.

Büßis D., Kauder F. et Heineke D., 1998 - Acclimation of potato plants to polyethylene glycol-induced water deficit, I. Photosynthesis and metabolism. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 49, N° 325: 1349-1360.

Chartzoulakis K., Patakas A. and Bosabalidis A.M. 1999 - Changes in water relations, photosynthesis and leaf anatomy induced by intermittent drought in two olive cultivars. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 42: 113-120.

Chaves MM., 1991 - Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 42: 1-16.

Clavet J.C., 2000 - Investigating soil and atmospheric plant water stress using physiological and micrometeorological data. *Agricultural and Forest Météo*, Vol. 103: 229-247.

Collatz G.J., Ball J.T., Grivet C., Berry J.A., 1991 - Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer, *Agricultural and Forest Meteorology*, 54, 107 – 136.

Cornic G., Ghashghaie J., Genty B. and Briantais J.M., 1992 - Leaf photosynthesis is resistant to a mild drought stress. *Photosynthetica*, Vol. 27: 295-309.

De Almeida, F.A. A. and Maestri, M. 1997 - Photosynthetic oxygen evolution by four *Coffea arabica* genotypes subjected to a dehydration/rehydration cycle. *Journal of Horticultural Science*, Vol. 72, N° 4: 593-599.

De Mattos E. A., Herzog B. and Lüttge U., 1999 - Chlorophyll fluorescence during CAM-phases in *Clusia minor* L. under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 50, N° 331: 253-261.

Denden M. and Lemeur R., 2000 - Modélisation de la résistance stomatique en fonction des caractéristiques morphologiques et anatomiques des stomates, du rayonnement et du potentiel hydrique. *Sécheresse*, Vol. 1, N° 1: 38-47.

Dossou F.A., Louguet P. and Vieira Da Silva J.B., 1984 - Corrélations entre les résistances stomatiques de divers croisements de palmier à huile (*Elaeis guineensis* Jacq.) et la tolérance à la sécheresse. *Acta Oecologica*, Vol. 19, N° 5: 163-178.

Farquhar G.D., 1989 - Models of integrated photosynthesis of cells and leaves, *Phil. Trans. R. Soc. Lond*, B 323, 357 – 367.

Garg B.K., Kathju S. and Burman U., 2001 - Influence of water stress on water relations, photosynthetic parameters and nitrogen metabolism of moth bean genotypes. *Biologia Plantarum*, Vol. 2, N° 44: 289-292.

Giorio P., Sorrentino G. and Andria R., 1999 - Stomatal behaviour, leaf water status and photosynthetic response in field-grown olive trees under water deficit. *Environmental and Experimental Botany*, Vol. 42: 95-104.

Girona J., Mata M.; Fereres E., Goldhamer D.A. and Cohen M., 2002 - Evapotranspiration and soil water dynamics of peach trees under water deficits. *Agricultural water management*, N° 54: 107 – 122.

Hoffmann B., Kerepesi I. and Galiba G., 2001 - Photosynthetic activity and the change of sugar content in stressed rye and triticale genotypes. *Eds. Plant nutrition – Food security and sustainability of agro-ecosystems*, pp. 384-385.

Huang XH., Huang H.B. and Gao F.F., 2000 - The growth potential generated in citrus fruit under water stress and its relevant mechanisms. *Science Horticulture*, Vol. 83: 227-240.

Humble G.D. and Hasiao T.C., 1970 - Light-dependant influx and efflux of potassium of guard cells during stomatal opening and closing. *Plant Physiology*, Vol. 46: 483-487.

Jagtap V., Bhargava S., Streb P. and Feierabend J., 1998 - Comparative effect of water, heat and light stresses on photosynthetic reactions in *Sorghum bicolor* (L.) Moench. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 49, N° 327: 1715-1721.

Jonsen C.R., Jacobsen S.E., Andersen M.N., Nunez N., Andersen S.D., Rasmussen L. and Mogenson V.O., 2000 - Leaf gas exchange and water relation characteristics of field quinoa (*Chenopodium quinoa* Willd.) during soil drying . *European Journal of Agronomy*, N°13: 11-25.

Katerji N. and Daudet F.A. 1986 - Etude in situ du fonctionnement hydrique et photosynthétique d'une vigne conduite en lyre. *Agronomie*, Vol. 8: 709-716.

Khaldoun A., Chery J. and Monneveux P., 1990 - Etude des caractères d'enracinement et de leur rôle dans l'adaptation au déficit hydrique chez l'orge (*Hordeum vulgare* L.). *Agronomie*, Vol. 10: 369-379.

Leuning R., 1995 - A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell and Environment*, 18, 339 – 355.

Li S.H., Huguet J.G., Schoch P.G. and Bussi C., 1990 - Réponse de jeunes pêcheurs cultivés en pots à différents régimes d'alimentation hydrique. I: Conséquences sur la transpiration, la résistance stomatique, le potentiel hydrique foliaire, la photosynthèse et les variations micromorphométriques des tiges. *Agronomie*, Vol. 10: 263-272.

Li S.H., Huguet J.G., Schoch P.G. and Bussi C., 1990 - Réponse de jeunes pêcheurs cultivés en pots à différents régimes d'alimentation hydrique. II: Effet sur la croissance et le développement. *Agronomie*, Vol. 10 : 353-360.

Louguet P., 1974 - Les mécanismes du mouvement des stomates. Etude critique des principales théories classiques et modernes et analyse des effets du gaz carbonique sur le mouvement des stomates du *Pelargonium* à l'obscurité. *Physiologie Végétale*, Vol. 12: 53-81.

Lu C. and Zhang J., 1999 - Effect of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, Vol. 50, N° 336: 1199-1206.

Marschner H., 1995 - *Mineral nutrition of higher plants*. Second Edition, Academic Press, 889p.

Natali S., Bignami C. and Fusari A., 1991 - Water consumption, photosynthesis, transpiration and leaf water potential in *Olea europaea* L., cv. 'Frantoio', at different levels of available water. *Agriculture Méditerranéenne*, Vol. 121: 205-212.

Peng Y.H. and Rabe E., 1998 - Effects of differing irrigation regimes on fruit quality, yield, fruit size and net CO₂ assimilation of (*Mihowase*) Satsuma. *Journal Horticulture Science and Biotany*, Vol. 73, N° 2: 229-234.

Pereira JS. and Chaves MM., 1993 - Plant water deficits in Mediterranean ecosystems. *Editions water deficit. Plant responses from cell to community*. Oxford: Bios Scientific Publishers, pp237-251.

Scholander PF, Hammel HJ, Bradstreet A, Hemmingsen EA, 1965 - Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, pp. 339-346.

Shangguam Z.P., Saho M.A. and Dykmans J., 2000 - Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gaz exchange and water use efficiency in winter wheat. *Environnemental and Experimental Botany*, Vol. 44: 141-149.

Shiya S.K., 1991 - Evaluation of drought and salt resistance of several tomato varieties in terms of production, growth and ecophysiological characteristics. *Thèse de doctorat. Université Gent, Belgique. 207 pp.*

Stern R.A., Meron M., Naor A., Wallach R., Bravdo B. and Gazit S. 1998 - Effect of fall irrigation level in 'Mauritius' and 'Floridian' Lychee on soil and plant water status, flowering intensity, and yield. *Journal American Society for Horticultural Science, Vol. 123, N°1: 150-155.*

Stoll M., Loveys B. and Dry P., 2000 - Hormonal changes induced by partial rootzone drying of irrigated grapevine. *Journal of Experimental Botany, Vol. 51, N° 350: 1627-1634.*

Tardieu F. and Davies W.J., 1991 - Stomatal response to ABA is a function of current plant water status. *Plant Physiology, Vol. 98: 540-545.*

Torreallas A., Domingo R., Galego R. and Sanchez M.C.R., 2000 - Apricot tree response to withholding irrigation at different phenological periods. *Science Horticulture, Vol. 85: 201-215.*

Wilson B.K., Baldocchi D.D., Hanson P.J., 2000 - Spatial and seasonal variability of photosynthetic parameters and their relationship to leaf nitrogen in a deciduous forest, *Tree Physiology: 565 – 578.*

Zelitch I., 1963 - Stomata and water relations in plants. *Conn. Agri. Exp. Sta. Bull., Vol. 664, 116pp.*