HAL
open science

Représentativité du potentiel de base sur sols à humidité hétérogène

Thierry Ameglio, Philippe Archer

To cite this version:

Thierry Ameglio, Philippe Archer. Représentativité du potentiel de base sur sols à humidité hétérogène. Agronomie, 1996, 16 (8), pp.493-503. hal-02694932

HAL Id: hal-02694932

https://hal.inrae.fr/hal-02694932

Submitted on 1 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

agronomie (1996) 16, 493-503
© Elsevier/INRA

agronomie: agriculture and environment

Représentativité du potentiel de base sur sols à humidité hétérogène

T Améglio *, P Archer

Unité associée de bioclimatologie-Piaf (Inra-université Blaise-Pascal), centre Inra de Clermont-Theix, domaine de Crouelle, F-63039 Clermont-Ferrand cedex 02, France

(Reçu le 26 octobre 1995; accepté le 23 septembre 1996)

Summary — Significance of predawn water potential in heterogeneous soil water content distribution. *The development of practical field criteria for timing water application is required to improve crop productivity. The most simple physiological indicator of plant water status is the predawn leaf water potential. For several annual crops, this indicator is representative of relative evapotranspiration. The same correlation between relative evapotranspiration and predawn water potential is also found with young trees in containers. However, exceptions can occur for heterogeneous soil distributions of water content. To examine this condition, a split-root experiment was performed with two compartments (20 and 80% of the total available soil volume respectively). Predawn and minimal stem water potential, sap flow, variation in trunk diameter were measured for control trees (two compartments irrigated) and stessed trees (one small compartment irrigated; 20% of total volume). The experiment showed that the predawn water potentials of the control (two compartments irrigated) and of the treatment (one compartment irrigated) do not differ significantly, while sap flow and variation in diameter clearly indicate stress. This experiment has been compared with drought treatment in homogeneous soil. We conclude that under this particuliar condition of heterogeneous soil water content distribution the use of this indicator is very questionable.*

predawn water potential / walnut in containers / split-root / biosensor for irrigation / relative transpiration

Résumé — Les recherches pour caractériser l'état hydrique d'une culture portent de plus en plus sur la réponse du végétal à la contrainte hydrique. Pour cela nous disposons maintenant d'un certain nombre d'indicateurs dont le plus facilement accessible est le potentiel hydrique mesuré à la chambre à pression. Pour de nombreuses cultures annuelles, il a été montré que le potentiel de base (censé représenter le potentiel hydrique «moyen» du sol au voisinage des racines) mesuré juste avant le lever du soleil est bien corrélé au rapport entre l'évapotranspiration réelle et l'évapotranspiration maximale d'une culture. Cette corrélation se vérifie aussi sur de jeunes arbres fruitiers cultivés en conteneurs. Il existe cependant des exceptions en cas de forte hétérogénéité hydrique du sol. Pour simuler ces conditions particulières, une expérimentation a été réalisée sur de jeunes noyers en conteneurs à deux compartiments de tailles inégales (20 et 80 % du volume total). Sur ces noyers étaient effectuées des mesures de transpiration journalière par pesée, des mesures en continu de débits de sève et de variation de diamètre, des mesures du potentiel hydrique (de base et potentiel minimal en milieu de journée au niveau des rameaux). Ces mesures ont été faites pour des arbres témoins irrigués à la capacité au champ et des arbres dont seul le petit compartiment était maintenu à la capacité au champ. Le comportement de ces arbres a été comparé à celui obtenu dans une situation homogène de dessèchement du sol sans apport d'eau. L'expérience montre que malgré des conditions de sécheresse intense, attes-

* Correspondance et tirés à part

tées par les courbes de débit de sève et de variations de diamètre, de même que par la transpiration relative et le potentiel minimal, le potentiel de base remonte toujours à des valeurs relativement élevées (–0,02 à –0,4 MPa), valeurs qui seraient jugées peu critiques dans des conditions normales de sol homogène.

potentiel de base / noyer / système racinaire compartimenté / critère d'irrigation / transpiration relative

INTRODUCTION

Les recherches pour caractériser l'état hydrique d'une culture portent de plus en plus sur la réponse du végétal à la contrainte hydrique. Dans ce but, de nouveaux outils de recherche ont été mis au point, en particulier les mesures de débit de sève et les mesures de micro-variation de diamètre, mesures enregistrables sur systèmes d'acquisitions de données.

Néanmoins la mesure la plus facile à mettre en œuvre et qui représente le mieux l'état hydrique d'une plante à un instant donné est le potentiel hydrique foliaire que l'on mesure à la chambre à pression (Scholander et al, 1965). C'est aussi la grandeur qui représente le mieux l'état hydrique global d'une culture, si elle est mesurée en fin de nuit. En effet, pendant la nuit, s'il n'y a pas de transpiration, et si l'alimentation hydrique au niveau des racines est suffisante, les gradients de potentiel s'annulent dans la plante, et l'on peut penser que, juste avant le lever du jour, le potentiel de la plante, appelé alors potentiel de base, Ψ_b, est en équilibre avec le potentiel de l'eau du sol. Pour de nombreuses cultures annuelles, Itier et al (1990, 1992) ont trouvé que Ψ_b est bien corrélé avec l'évapotranspiration relative (rapport entre évapotranspiration réelle et évapotranspiration maximale en l'absence de contrainte hydrique) de la culture. Il en est de même pour certaines plantes pérennes comme le montrent Améglio et al (1994), sur de jeunes noisetiers cultivés en conteneurs.

Cependant dans un certain nombre de cas, on peut s'interroger sur la représentativité du Ψ_b vis-à-vis du potentiel «moyen» du sol prospecté par les racines. Les données de la littérature dans ce domaine semblent assez contradictoires.

Deux types de contradictions sont rencontrés :

– dans la quasi-généralité des études une différence existe entre le potentiel de base et le potentiel hydrique dans le milieu racinaire humide. Ψ_b reste très souvent significativement inférieur à zéro, même quand le sol est totalement à la capacité au champ (Sucoff, 1972 ; Klepper et al, 1973 ; Sala et al, 1981 ; Garnier et Berger, 1987). En revanche pour d'autres auteurs, Ψ_b voisine bien zéro (–0,05 MPa) dans ces mêmes conditions (Dwyer et Stewart, 1984 : pour du maïs en conteneurs ; Dardanelli et al, 1991 : pour du soja en plein champ ; Perniola et al, 1992 : pour du sorgho en lysimètres). On a par ailleurs souvent observé une grande insensibilité du Ψ_b à de larges gammes d'humidité du sol (Sucoff, 1972 : pour le pin ; Aussenac et al, 1984 : sur douglas ; Garnier et Berger, 1985 et 1987 : sur pêcher ; Tardieu et Katerji, 1991 : sur maïs). On observe alors souvent un pseudo-plateau puis une chute brutale de Ψ_b à partir d'une certaine humidité. La variation quasiment exponentielle du potentiel hydrique du sol en fonction de l'humidité ne suffit pas à l'expliquer. Or à cette gamme d'humidités, pour lesquelles Ψ_b varie peu, correspond une variation importante de la transpiration relative (Aussenac et al, 1984). Cette différence entre Ψ_b et le potentiel du sol dans le cas de fortes humidités, plus ou moins importante selon les espèces, se rencontre même lorsque les racines sont plongées directement dans l'eau (écart de 0,15 et 0,3 MPa chez le pêcher et l'oranger respectivement : Rieger et Motisi, 1990) mais disparaît lorsqu'on supprime le système racinaire. Cette différence paraît donc mettre en cause le processus du transfert de l'eau de l'extérieur vers l'intérieur de la racine ;

– ensuite, un certain nombre d'études posent le problème de savoir pourquoi dans certains cas le potentiel de base paraît bien représenter le potentiel hydrique «moyen» du sol dans la zone racinaire, au décalage signalé précédemment près, (étude de Maertens et Blanchet, 1981 : sur soja cultivé en solutions nutritives compartimentées de potentiels osmotiques différents) alors que dans d'autres expérimentations Ψ_b tend à s'aligner sur le potentiel hydrique de la zone de sol la plus humide accessible aux racines (Sala et al, 1981 : sur «short grass steppe» ; Aussenac et al, 1984 : sur douglas ; Dirksen et Raats, 1985 : sur luzerne). Enfin, ces dernières observations semblent contradictoires avec celles de Jordan et Ritchie (1971 : sur coton) qui obtenaient un Ψ_b de –1 MPa alors que le potentiel hydrique atteignait –0,02 MPa dans la zone d'absorption racinaire la plus active (mais aussi la moins dense).

L'équilibrage éventuel du Ψ_b avec les zones de sol les plus humides a particulièrement attiré

notre attention car il pourrait expliquer certains résultats obtenus :

– d'une part sur canne à sucre (Archer et Duhal, 1992) où les auteurs ont observé une absence totale de corrélation entre le potentiel de base et le déficit hydrique de la culture. Dans cette expérience, les mesures de Ψ_b semblaient indiquer un rééquilibrage nocturne de la plante avec les zones du sol les plus humides. En effet, sur les sols argileux gonflants de cette expérimentation, l'eau de pluie pénètre rapidement dans le sol par les fentes de retrait espacées de plusieurs dizaines de centimètres et ne diffuse que très lentement latéralement, ce qui conduit, même en cas de fort déficit hydrique, à des poches relativement humides (0,5 à 0,55 g/g), qui subsistent (Jaillard et Cabidoche, 1984) ;

– d'autre part, avec une culture de jeunes plants de noyer sur sol compartimenté, Améglio (1991) a montré que, lorsqu'on maintenait à la capacité au champ de faibles proportions de sol, le reste étant laissé en dessèchement, Ψ_b restait voisin de –0,3 MPa, alors que le potentiel minimal des feuilles (à 12h solaire) descendait à des valeurs très basses : –1,2 à –1,5 MPa semblant attester une forte contrainte hydrique pour cette espèce.

Dans des conditions d'hétérogénéité hydrique prononcée du sol, on peut donc se demander si Ψ_b reflète bien toujours le niveau des contraintes hydriques subies par la culture. Pour répondre à cette question, une expérimentation sur sol à humidité hétérogène a été menée avec de jeunes noyers en conteneurs, sur lesquels on a mesuré d'une part Ψ_b, d'autre part la transpiration relative, le flux de sève et les microvariations de diamètre. Les résultats ont été comparés à ceux obtenus en conteneurs sur sols non compartimentés (à humidité supposée relativement homogène).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Installation expérimentale

Les expérimentations se sont déroulées en conditions naturelles. Deux types d'expériences ont été réalisées :

– pour les mesures en conditions de bonne homogénéité hydrique, on a eu recours à des conteneurs non compartimentés de 200 L (substrat un tiers de tourbe et deux tiers de terre de limagne argilo-calcaire dans lesquels ont été élevés des noyers greffés de 3 ans (*Juglans regia*, variété Lara). Ces noyers ont été plantés à l'état de scions, 1 an au moins avant l'expérimentation. Cette dernière consistait à comparer à des témoins irrigués en excès en début de nuit, avec en plus, des saturations totales du conteneur deux fois par semaine, la transpiration d'arbres sans aucun apport d'eau pendant un minimum d'une semaine. Chaque pot était recouvert d'une bâche imperméable pour éviter la pluie ;

– pour reproduire schématiquement des conditions particulières de forte hétérogénéité hydrique, on a eu recours à des conteneurs compartimentés verticalement (fig 1) d'un volume total de 30 L de sol (profondeur 26 cm) dans lesquels ont été élevés des noyers greffés de 2 et 3 ans (*Juglans regia*, variété Lara). Au moment de la plantation, 6 mois au moins avant l'expérimentation, le système racinaire a été scindé en deux parties situées dans deux compartiments de terre de tailles inégales (20 et 80 % du volume total). Les compartiments ont été remplis d'un matériau à texture sableuse grossière, de forte perméabilité et de faible rétention en eau.

L'expérimentation consistait à comparer à des témoins dont tout le volume de sol était irrigué (humidité supérieure à la capacité au champ), des arbres dont seul le petit compartiment était maintenu dans cet état d'humidité, le gros compartiment étant laissé sans aucun apport d'eau pendant un minimum d'une semaine. Chaque pot était recouvert d'une bâche imperméable pour éviter la pluie. Afin de maintenir en permanence le ou les compartiments à une humidité supérieure à la capacité au champ (drainage quasi

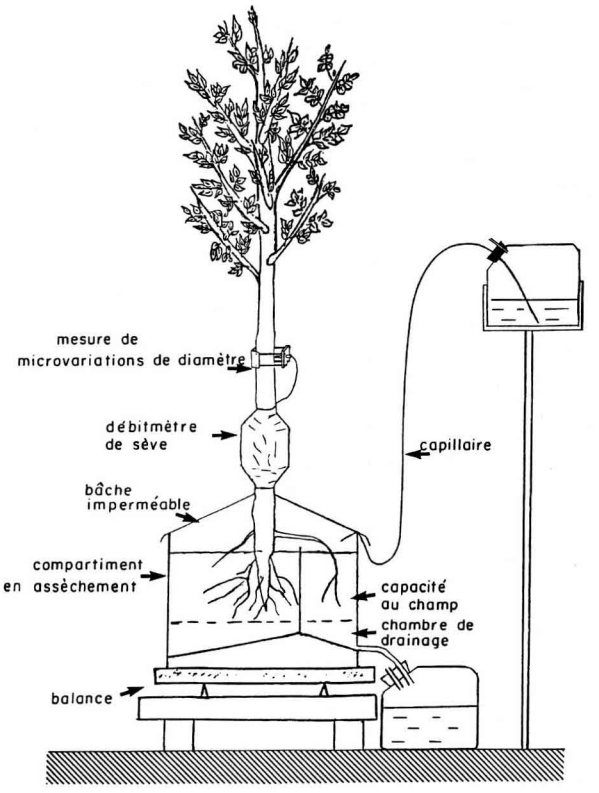

Fig 1. Dispositif expérimental d'un jeune noyer avec ses capteurs, dans un conteneur compartimenté, avec pesée de l'ensemble, irrigation par capillaire et drainage du petit compartiment (le même système d'alimentation en eau et de drainage est réalisé pour les arbres témoins dans les deux compartiments avec deux goutteurs dans le gros compartiment).

permanent), on a eu recours au goutte à goutte tout au long de la journée (réservoir d'apport surélevé et tube capillaire, fig 1) en utilisant deux goutteurs dans le gros compartiment, sur une surface de sol de 956 cm^2, contre un seul dans le petit compartiment (surface = 232 cm^2).

Mesures

Quatre campagnes de mesures ont été effectuées. Les deux premières portent sur des conditions de bonne homogénéité hydrique : la première en juillet 1990 avec quatre noyers greffés de 3 ans (plantés 1 an auparavant : deux témoins et deux traités), d'environ 2 m de hauteur et 2 m^2 de surface foliaire ; la seconde en septembre 1990 avec les deux mêmes témoins et deux autres arbres traités d'environ 2 m de hauteur et 2,5 à 3 m^2 de surface foliaire.

Dans ces deux campagnes, la transpiration journalière était déterminée à partir des mesures de flux de sève (voir plus loin). D'autre part sur deux arbres (un témoin, N1, et un traité, N2) en juillet, on a fait des mesures en continu de variations de diamètre (cf plus loin).

Dans les deux campagnes suivantes, les mesures ont été faites dans des conditions de forte hétérogénéité hydrique : en fin de printemps 1993 avec quatre noyers greffés de 3 ans (plantés 1 an auparavant : deux témoins, deux traités), d'environ 1,5 m de hauteur et 1,4 m^2 de surface foliaire ; en début d'automne 1993, avec les quatre noyers précédents plus six noyers greffés de 2 ans (plantés au début du printemps 1993 : deux témoins, quatre traités), d'environ 1 m de haut et 0,6 à 1 m^2 de surface foliaire.

Dans cette deuxième modalité (forte hétérogénéité hydrique), les mesures de transpiration journalière de chaque arbre (dix arbres) ont été réalisées par pesée et bilan hydrique. La détermination in fine de la transpiration relative a été obtenue à l'aide du rapport individuel de la transpiration de chaque arbre traité (rapportée à la surface foliaire) et de la transpiration moyenne des témoins. Pour deux des arbres de 3 ans notés N3 et N4 dans le texte et les figures, on a aussi effectué au printemps et en automne des mesures de débit de sève et de microvariations de diamètre du tronc.

Mesures de transpiration par pesée et bilan hydrique

Ces mesures étaient effectuées tous les matins, au lever du soleil, pour la veille, après détermination du poids, P_j, des arbres (Balance Mettler, précision 50 g) et du poids d'eau ayant drainé depuis la veille D_{j-1} (balance Precia type BM82, précision 10 g) :

$$D_{j-1} = DGC_{j-1} + DPC_{j-1} \qquad [1]$$

avec DGC_{j-1}, poids d'eau ayant drainé depuis la veille dans le gros compartiment (différence de poids entre le flacon pesé le jour *j* et le flacon vide) ; DPC_{j-1}, quantité d'eau ayant drainé depuis la veille dans le petit compartiment, et, connaissant les apports d'eau de la veille A_{j-1} (mesurés la veille au matin par pesée du contenu des réservoirs d'apport) :

$$A_{j-1} = AGC_{j-1} + APC_{j-1} \qquad [2]$$

avec AGC_{j-1} , apport d'eau dans le grand compartiment (différence de poids du flacon d'apport entre le jour *j*-1 et le jour *j*) ; APC_{j-1}, apport d'eau dans le petit compartiment.

On peut alors, en faisant l'hypothèse que le volume d'eau d'un compartiment irrigué en excès n'évolue pas entre 2 jours successifs (ce que l'on peut vérifier sur les témoins par la pesée : $P_j - P_{j-1} = 0$), mesurer l'absorption d'eau par les racines dans les compartiments irrigués :

$$AbPC_{j-1} = APC_{j-1} - DPC_j \qquad [3]$$

avec $AbPC_{j-1}$, quantité d'eau absorbée par les racines dans le petit compartiment au jour *j*-1 ; la valeur de la transpiration journalière de la veille, T_{j-1}, est donnée par :

$$T_{j-1} = A_{j-1} - D_{j-1} + P_{j-1} - P_j \qquad [4]$$

Le gain de poids dû à la photosynthèse nette est de l'ordre de grandeur des erreurs de mesure, donc négligeable.

Mesures en continu de débit de sève

Au niveau du tronc par la méthode du bilan de chaleur (Sakuratani, 1981 ; Valancogne et Nasr, 1989), sur tous les arbres en conditions homogènes et sur N3 et N4 en conditions hétérogènes. Pour cela, un manchon chauffant (hauteur = 7 cm) est disposé autour d'un segment de tronc (≈ 4 cm de diamètre) et délivre une puissance de chaleur constante (1 W) qui contribue à élever la température du segment. Il en résulte, au niveau des surfaces externes de ce volume, des flux de chaleur par conduction selon l'axe du bois vers l'amont, et l'aval et par convection associée au débit de sève. Des sondes comportant un thermocouple cuivre-constantan sont insérées radialement dans le tronc pour déterminer ces flux. Nous avons utilisé le dernier développement de cette méthode qui tient compte des flux de chaleur latéraux à l'aide d'un fluxmètre thermique, et du stockage de chaleur dans le bois (Valancogne et Nasr, 1993 ; Améglio et al, 1993).

Mesures en continu de microvariations de diamètre du tronc (Huguet, 1985)

On utilise un capteur de déplacement linéaire Solartron DFG2.5 (± 2,5 mm à 0,3 % de précision) monté sur un porte capteur type Pepista (Copa Informatique) dont les tiges sont en invar, alliage fer-nickel à coefficient de dilatation presque nul.

Mesures de rayonnement solaire

Rayonnement photosynthétique actif, Par, en 1990, à l'aide d'un quantum sensor (Delta-T), et rayonnement global solaire avec un pyranomètre thermoélectrique de Moll en 1993, qui nous permettent de visualiser le type de journée et de comparer les variations du flux de sève aux passages nuageux.

L'ensemble de ces mesures sont enregistrées sur une centrale d'acquisition (DL2, Delta-T Devices) au pas de temps de 10 minutes (scrutation : 30 secondes, moyenne : 10 minutes).

Mesures de potentiel hydrique

Enfin, pour l'ensemble des arbres des deux modalités (16 arbres au total), nous avons mesuré jour par jour pendant les quatre campagnes le potentiel hydrique foliaire à l'aide d'une chambre de pression (Scholander et al, 1965 ; Ritchie et Hinckley, 1975). Notre chambre de pression (type PMS) dispose d'un régulateur de débit permettant une montée en pression très lente et régulière et d'un manomètre électronique (précision 0,01 MPa). La mesure est faite sur des feuilles ensachées dans un film imperméable.

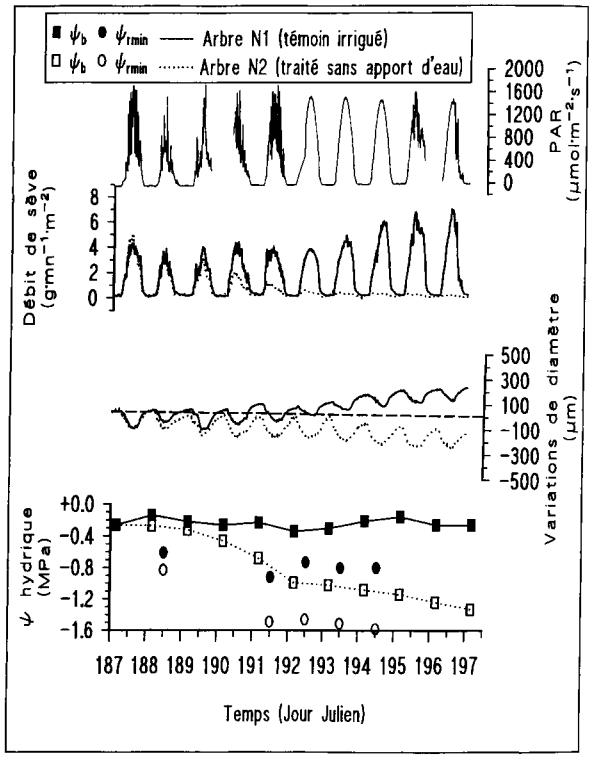

Fig 2. Évolutions entre le 6 juillet (jour 187) et le 16 juillet (jour 197) du rayonnement photosynthétiquement actif, Par, du débit de sève, du diamètre du tronc, du potentiel hydrique de base Ψ_b (points reliés), du potentiel hydrique du xylème à midi solaire, Ψ_{min} (points non reliés) pour un arbre témoin (N2) irrigué de façon homogène (trait continu, symbole plein) et un arbre (N3) en dessèchement sans aucun apport d'eau (trait pointillé, symbole vide). Pour le débit de sève, les variations de diamètre et le PAR les mesures sont enregistrées en continu (moyenne toutes les 10 minutes).

Potentiel de base, Ψ_b, ou potentiel hydrique foliaire en fin de nuit

Les feuilles sur lesquelles étaient faites les mesures étaient, dès la veille au soir, ensachées en place sur l'arbre dans un sac de polyéthylène pour éviter leur transpiration nocturne et le dépôt de rosée à la surface de la feuille, source d'erreur dans la détermination du potentiel (pénétration d'eau à la surface de la feuille sous pression).

Potentiel hydrique minimal du xylème des rameaux, Ψ_{min} à la chambre à pression

Ces mesures ont été réalisées pour suivre en cours de journée la contrainte hydrique de l'arbre suivant les traitements. Nous avons préféré mesurer le potentiel des rameaux plutôt que celui des feuilles, afin d'atténuer la variabilité entre feuilles selon l'exposition au soleil et d'avoir une vue plus intégrée à l'ensemble de l'arbre (McCutchan et Shackel, 1992 : sur prunier). Cette mesure était effectuée en milieu de journée (midi solaire) sur des feuilles dont on avait stoppé la transpiration et qui étaient donc en équilibre de potentiel avec le xylème de leur rameau. Pour arrêter leur transpiration, on enfermait les feuilles pendant environ deux heures avant leur prélèvement dans un sac étanche et opaque, avec parois extérieures réfléchissantes (Begg et Turner, 1970 ; Powell, 1974 ; Berger, 1978 ; Liu et al, 1978).

RÉSULTATS

La figure 2 montre les résultats de dix journées d'expérimentations en juillet 1990 pour deux noyers de 3 ans sur sol homogène. Pour le noyer N2, non irrigué, le débit de sève décroît fortement et régulièrement durant toute cette période, contrairement au noyer N1, irrigué chaque soir. Au quatrième jour de sécheresse, le débit de sève diminue avant la fin de la matinée puis décroche fortement dans l'après-midi, traduisant une forte régulation stomatique.

Ce fait est en accord avec la comparaison des variations de diamètre du tronc : l'arbre N2 a très vite recours aux réserves hydriques de son tronc dont le diamètre diminue fortement pendant la journée (on observe même une décroissance du tronc). Les réserves hydriques du témoin N1 sont moins mises à contribution (amplitude de contraction plus faible) et on observe une croissance radiale.

Ces différentes mesures attestent donc l'intensité du stress hydrique subi par N2 pendant la journée, ce que nous pouvons constater en suivant l'évolution du potentiel hydrique du xylème et en particulier Ψ_b qui atteint –1,4 MPa contre –0,25 MPa pour N1.

La figure 3 montre les résultats de dix journées d'expérimentation en juin 1993 sur deux noyers de 3 ans sur sol compartimenté. Pour le témoin N3 dont l'intégralité du sol est irriguée en permanence à une humidité supérieure à la capacité au champ (eau très mobile), le débit de sève par unité de surface de feuille suit le rayonnement global solaire. Pour l'arbre N4 n'ayant à cette humidité supérieure à la capacité au champ que 20 % du volume total de son sol, le débit de sève «décroche» par rapport au rayonnement global dès le premier jour d'expérimentation, indiquant déjà une régulation stomatique hydrique prononcée. Dès le troisième jour de sécheresse, la réserve hydrique utilisable du gros compartiment est épuisée comme on peut le voir sur la figure 4. L'irrigation constante du petit compartiment (6 dm^3) ne suffit pas à assurer un débit d'alimentation hydrique de l'arbre compatible avec sa transpiration maximale.

Ce fait est en accord avec la comparaison des variations de diamètre du tronc (fig 3) : l'arbre N4 a très vite recours aux réserves hydriques de son tronc dont le diamètre diminue fortement pendant la journée, alors que les réserves hydriques du témoin sont moins mises à contribution. Ceci est dû au fait que le potentiel hydrique au niveau des rameaux du noyer N4 descend, au milieu de la journée, à des valeurs beaucoup plus négatives que le potentiel des rameaux du témoin N3.

Ces différentes mesures attestent donc l'intensité du stress hydrique subi par N4 pendant la journée. Or nous pouvons constater (fig 3) que le potentiel de base de cet arbre reste toujours à des valeurs voisines de celui du témoin bien irrigué (écart de 0,2 MPa environ).

Pour les journées d'automne (fig 5), on observe les mêmes comportements chez ces deux arbres, mais le potentiel de base de l'arbre stressé rejoint ici parfaitement celui du témoin bien irrigué.

Le comportement de tous les autres arbres du dispositif de 1993 (modalité de forte hétérogénéité hydrique) montre une évolution similaire du Ψ_b. Chacun des six arbres traités a un Ψ_{min} qui indique une contrainte hydrique sévère par rapport aux témoins alors que le Ψ_b de l'ensemble reste très voisin de celui des témoins. Cette évolution divergente des Ψ_b sur sols homogènes et

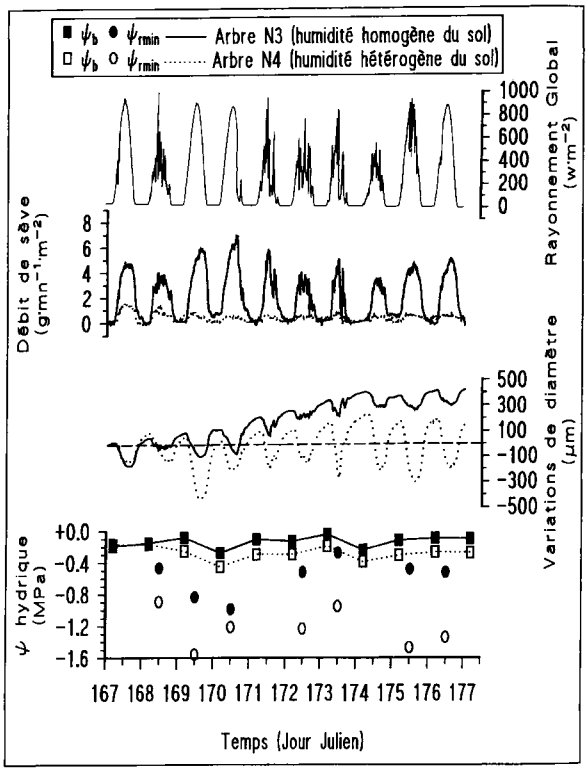

Fig 3. Évolutions entre le 16 juin (jour 167) et le 26 juin (jour 177) du rayonnement global, du débit de sève, du diamètre du tronc, du potentiel hydrique de base Ψ_b (points reliés), du potentiel hydrique du xylème à midi solaire, Ψ_{min} (points non reliés) pour un arbre témoin (N3) irrigué de façon homogène (trait continu, symbole plein) et un arbre (N4) dont seul le petit compartiment est maintenu aux environs de la capacité au champ par une irrigation continue (trait pointillé, symbole vide). Pour le débit de sève, les variations de diamètre et le rayonnement global les mesures sont enregistrées en continu (moyenne toutes les 10 minutes).

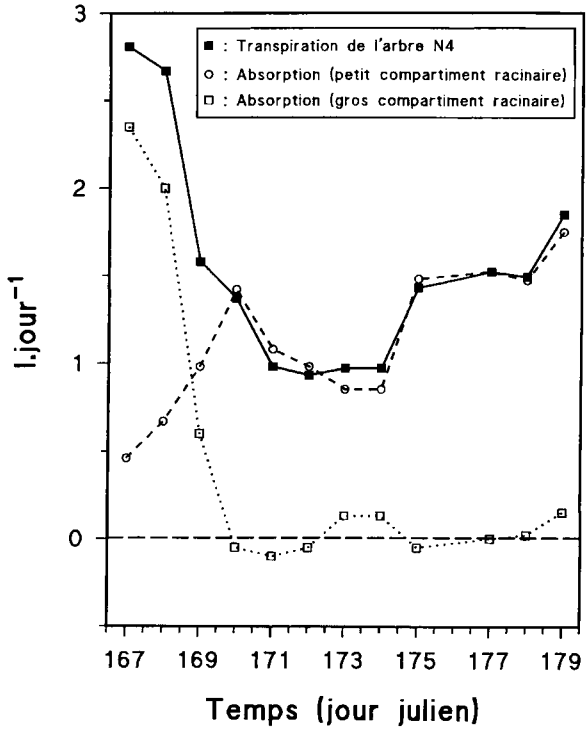

Fig 4. Évolution entre le 16 juin (jour 167) et le 26 juin (jour 179) de la transpiration de l'arbre N4, ainsi que des absorptions d'eau dans les deux compartiments, valeurs journalières calculées par bilan hydrique (apport–drainage).

sur sols à forte hétérogénéité hydrique a été comparée aux transpirations correspondantes journalières. Pour chaque journée d'expérimentation, en juin et en septembre, sur sol homogène et sur sol hétérogène, nous avons calculé le rapport de transpiration par unité de surface de feuilles, des arbres rationnés et des témoins. Les transpirations relatives obtenues ont été comparées aux potentiels de base. La figure 6 montre une bonne corrélation entre transpiration relative et potentiel de base dans le cas de sols à dessèchement homogène et l'absence de corrélation dans le cas du sol à dessèchement hétérogène (où l'on maintient un petit compartiment avec de l'eau très disponible au contact des racines, le reste étant en dessèchement).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Notre expérimentation montre que, de nuit, la plante a tendance à équilibrer son potentiel avec les zones les plus humides du sol prospectées par les racines. Ce résultat contredit ceux obtenus notamment par Maertens et Blanchet (1981), pour lesquels Ψ_b s'établit à un niveau intermédiaire entre les potentiels hydriques des deux compartiments en fonction de la quantité de racines dans chaque compartiment. Il contredit également les travaux de Jordan et Ritchie (1971) où, au contraire Ψ_b s'aligne sur le potentiel hydrique de zones plus sèches.

Si on reprend l'analogie ohmique, hypothèse selon laquelle les flux d'eau dans la plante obéissent à des lois analogues à la loi d'Ohm (Van den Honert, 1948), on peut écrire d'après le schéma suivant (fig 7), en comptant positivement les flux d'eau dirigés vers le collet C :

$$I_C + I_H + I_S = 0 \qquad [5]$$

avec I_C, flux de sève au collet (transpiration et/ou réhydratation : < 0, I_C étant soit négatif soit nul, on a toujours $I_H \geq -I_S$) ; I_H, flux d'absorption (> 0) dans le compartiment humide ; I_S, flux d'absorption (> 0) ou de réexportation (< 0) d'eau dans le compartiment sec.

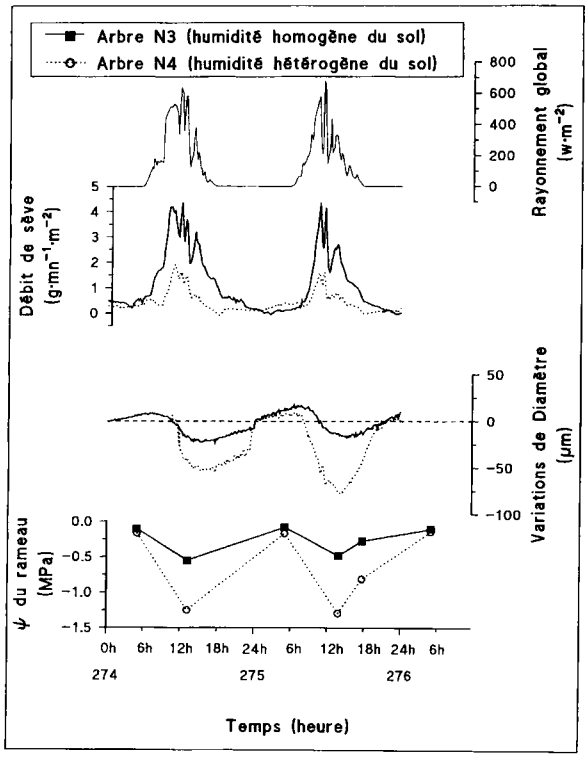

Fig 5. Variations horaires, au cours de deux journées d'automne (jours 274 et 275 : 1er et 2 octobre), parallèlement au rayonnement global, du débit de sève, du diamètre du tronc et des valeurs de potentiel hydrique du xylème pour un arbre témoin (N3) irrigué de façon homogène (trait continu, carré plein) et un arbre (N4) dont seul le petit compartiment est maintenu aux environs de la capacité au champ par une irrigation continue (trait pointillé, rond vide). Pour le débit de sève, les variations de diamètre et le rayonnement global les mesures sont enregistrées en continu (moyenne toutes les 10 minutes).

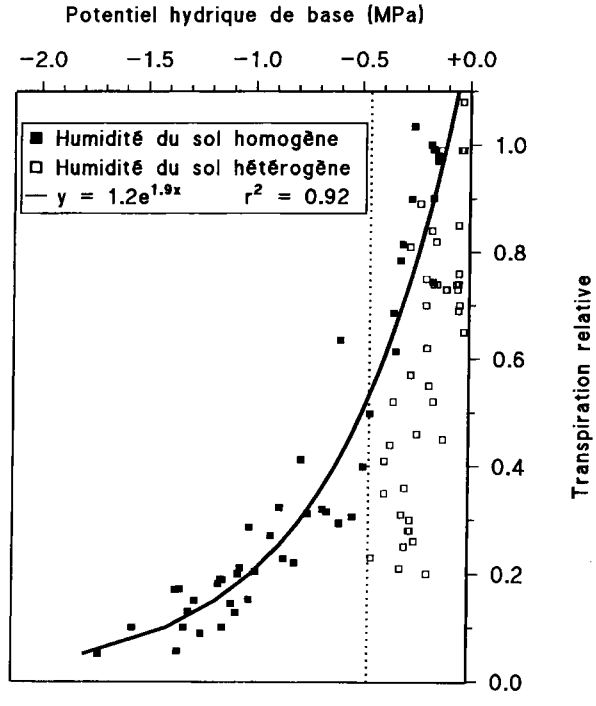

Fig 6. Transpiration relative de jeunes noyers en conteneur par rapport aux arbres témoins irrigués, en fonction du potentiel de base, Ψ_b, pour deux situations au niveau de l'enracinement : un sol non compartimenté à l'humidité supposée homogène (carré plein), d'après la première modalité (cf *Matériel et méthodes*) ; un sol séparé en deux compartiments, un gros non arrosé et un petit (20 % du volume total) maintenu par une irrigation permanente à une humidité voisine de la capacité au champ (carré vide).

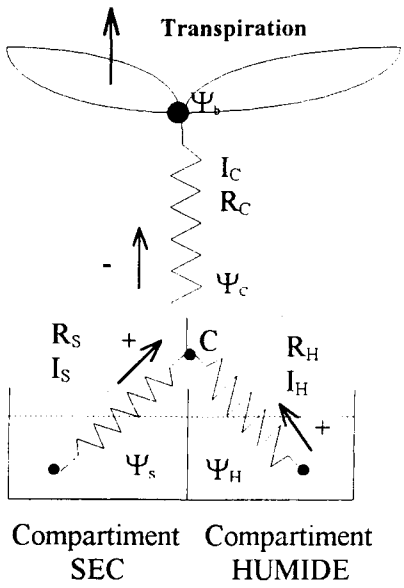

Fig 7. Représentation schématique, selon un formalisme ohmique, d'un végétal dont le système racinaire est réparti dans deux compartiments différents au niveau hydrique. Les flux allant vers le collet sont comptés positifs. Les différents symboles sont décrits dans le texte en détail (R : résistance, I : Flux d'eau, Ψ : potentiel hydrique).

$$(\Psi_H - \Psi_C) = R_H \times I_H \qquad [6]$$

$$(\Psi_S - \Psi_C) = R_S \times I_S \qquad [7]$$

avec Ψ_C, potentiel hydrique du xylème au collet (= au Ψ_b, en fin de nuit) ; Ψ_H, potentiel hydrique moyen du compartiment humide ; Ψ_S, potentiel hydrique moyen du compartiment sec ; R_H, résistance sol–racine dans le compartiment humide ; R_S, résistance sol–racine dans le compartiment sec.

D'où on peut tirer que :

$$I_H \geq -I_S \longrightarrow \Psi_C \leq \frac{\Psi_H + \frac{R_H}{R_S} \times \Psi_S}{1 + \frac{R_H}{R_S}} \qquad [8]$$

Pendant la nuit, si le potentiel hydrique de chaque compartiment ne varie que très peu – cas d'un volume de solution grand par rapport au transfert d'eau du compartiment humide vers le compartiment sec, Ψ_C s'établit alors nécessairement à un niveau fonction des résistances de passage sol–racine dans chaque compartiment. Dans le cas où $I_C = 0$, on peut résumer les différentes possibilités dans le tableau suivant (tableau I).

L'expérimentation de Maertens et Blanchet (1981) illustre l'ensemble des cas possibles.

Pour les travaux de Jordan et Ritchie (1971), les zones du sol les plus humides sont aussi les plus profondes, et dans ces zones les racines sont peu nombreuses. La longueur moyenne de parcours sol–racines est donc relativement élevée. Ceci entraîne des résistances sol–plante très importantes à ce niveau (Tardieu et al, 1992) et peut expliquer (tableau I) un Ψ_C en fin de nuit (= Ψ_b) plus proche de Ψ_S (potentiel des zones les plus sèches) que de Ψ_H (potentiel des zones humides).

Dans notre expérimentation, pour que le Ψ_b soit voisin de Ψ_H, il faut que le rapport des résistances R_H/R_S tende vers zéro. L'humidité du sol du petit compartiment et donc R_H ne changeant pas, il faut donc considérer que R_S augmente fortement pendant la période de non irrigation du gros compartiment. Cette forte résistance dans le sens racines–sol sec peut être expliquée par plusieurs raisons dont les deux principales sont : d'une part la diminution de la conductance hydraulique racinaire, d'autre part la faible conductivité hydraulique du sol du compartiment «sec».

Conductance hydraulique racinaire

Des travaux récents de Sperry et Saliendra (1994) montrent qu'en conditions de sécheresse

Tableau I. Valeur de Ψ_b en fonction du rapport R_H/R_S.

	$R_H/R_S = 0$	$R_H/R_S = 1$	$R_H/R_S = \infty$
Potentiel de base	$\Psi_b = \Psi_H$	Ψ_b $(\Psi_H + \Psi_S)/2$	$\Psi_b = \Psi_s$
Bibliographie	Maertens et Blanchet (1981) Améglio et Archer (1996)	Maertens et Blanchet (1981)	Maertens et Blanchet (1981) Jordan et Richtie (1971)

La valeur du potentiel de base (Ψ_b) dépend du rapport des résistances de passage sol–racine dans chaque compartiment. Lorsque ce rapport tend vers zéro, Ψ_b s'aligne sur le potentiel hydrique moyen du compartiment humide. Lorsque ce rapport tend vers l'infini, Ψ_b s'aligne sur le potentiel hydrique moyen du compartiment sec. On retrouve dans la bibliographie une illustration de ces différents cas.

la partie d'un bouleau la plus sensible à la cavitation est la racine (50 % de perte de conductivité hydraulique, $\%PCH_{50}$, pour un potentiel hydrique de –0,5 MPa) par rapport aux branches où on atteint ce pourcentage à –1,5 MPa. Notre propre expérience sur racines de noyer (Améglio, résultats non publiés) situe ce pourcentage pour les racines à un potentiel hydrique de –0,7 MPa contre –1,5 MPa pour les pétioles des feuilles et –2,5 MPa pour les branches (Tyree et al, 1993). Cette évolution de la conductivité hydraulique de la racine pourrait expliquer pourquoi les réexportations, I_S, sont considérées comme très faibles dans de nombreuses études (Baker et Van Bavel, 1988 ; Caldwell et Richards, 1989).

Conductance hydraulique du sol

Dans le cas du flux nocturne racine–sol dans le compartiment sec, le potentiel hydrique au contact des racines peut varier rapidement dans cette zone et se rapprocher de Ψ_C. Dès lors, une partie importante de la résistance racine–sol sera située dans le sol, sur le trajet de l'eau entre la surface des racines et le sol. À ce niveau on sait que la résistance augmente de façon exponentielle avec le dessèchement. Or, pour un sol sableux, cette résistance est déjà élevée dans la gamme des potentiels de base mesurés (0,2 à 0,4 MPa). Ceci constitue donc une limitation très importante du flux d'eau des racines vers le sol.

La tendance de Ψ_b à s'équilibrer avec le potentiel des zones de sol les plus humides (cas de R_H/R_S faible) peut expliquer son insensibilité à de larges variations d'humidité du sol notée dans de nombreux cas (Sucoff, 1972 ; Aussenac et al, 1984 ; Garnier et Berger, 1985, 1987 ; Tardieu et Katerji, 1991). En effet, tant que subsistent certaines zones très humides du sol en contact avec les racines, Ψ_b influencé par ces zones variera peu. Ce n'est que lorsque ces dernières seront à leur tour dessèchées que Ψ_b va baisser de manière significative.

S'il existe un flux nocturne I_C dans la plante ($I_C < 0$) dû à la réhumectation et à une éventuelle transpiration nocturne, Ψ_b sera inférieur aux limites du tableau I. Cela pourrait se présenter en période de nuits courtes. Dans ce cas, surtout s'il y a eu une forte déshydratation diurne de l'arbre (jours longs), la réhumectation de ce dernier peut n'être pas terminée en fin de nuit. Ceci expliquerait pourquoi dans notre expérimentation de juin 1993 (fig 3), Ψ_b ne rejoint pas tout à fait celui du témoin irrigué, alors qu'en septembre la durée de la nuit semble suffisante pour permettre au Ψ_b de rejoindre le Ψ_b de l'arbre témoin. Ce fait peut être accentué par l'existence éventuelle d'une transpiration cuticulaire nocturne.

Ainsi, l'utilisation du Ψ_b comme critère de déclenchement d'irrigation n'est pas toujours aisée. Les relations entre la transpiration relative et le Ψ_b sont néanmoins utilisables dans de nombreux cas, comme pour des cultures annuelles à enracinement peu profond, de même que pour des arbres en vergers sur sol relativement «homogène», ou pour des cultures en conteneurs (cf fig 2). Dans tous ces cas, Ψ_b est très représentatif de la contrainte hydrique subie par la plante.

Il n'en demeure pas moins que, sur sols à humidité très hétérogène avec en particulier une petite partie du sol présentant de l'eau très disponible (sols argileux gonflants, irrigations localisées, interception de la pluie par le feuillage, hétérogénéité de l'enracinement,...), Ψ_b peut ne pas être un bon indicateur de l'état hydrique de la culture.

Il n'en est pas de même des autres indicateurs de «stress» utilisés dans notre expérience où les courbes de débit de sève et de variations de diamètre, de même que la transpiration relative ou le potentiel minimal au niveau des rameaux, attestent de conditions de sécheresse intense.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme européen 8001-CT-91-0301. Nous remercions particulièrement nos deux lecteurs anonymes dont les suggestions et critiques sur la première version ont été précieuses pour la correction de cet article. Merci également à M Crocombette et C Bodet pour l'aide technique qu'ils nous ont apportée.

RÉFÉRENCES

Améglio T (1991) Relations hydriques chez le jeune noyer, de l'échelle de la journée à celle de l'année, en liaison avec quelques aspects de la physiologie de l'arbre. Thèse, université Blaise-Pascal Clermont-Ferrand-II, 99 p + ann

Améglio T, Daudet FA, Archer P, Ferreira I (1993) Comparaison de trois méthodes de mesure de la transpiration de jeunes arbres. *agronomie* 13, 751-759

Améglio T, Mingeau M, Archer P, Pons B (1994) Water relations in hazelnut: sap flow, predawn water potential and micromorphometric variations of stem

diameter. In : *"Hazelnut III", Symposium*, ISHS, *Acta Hortic* 351, 323-328

Archer P, Duhal L (1992) Vitesse de croissance et potentiel de base de la canne à sucre comparés au bilan hydrique sur sols vertiques (Guadeloupe). In : *Fonctionnement hydrique des plantes. Relations avec la physiologie* (FA Daudet, ed), Inra, 1990/10/24-25, Clermont Ferrand, 115-118

Aussenac G, Granier A, Ibrahim M (1984) Influence du desséchement du sol sur le fonctionnement hydrique et la croissance du douglas (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco). *Acta Oecol, Oecol Plant* 5, 241-253

Baker JM, Van Bavel CHM (1988) Water transfer through cotton plants connecting soil regions of differing water potential. *Agron J* 80, 993

Begg JE, Turner NC (1970) Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiol* 46, 343-346

Berger A (1978) La circulation de l'eau à travers la plante. In : *Mécanique des fluides et milieux vivants,* session Société hydrotechnique de France, 1977/11/16-17. Houille blanche 3/4, 227-233

Caldwell MM, Richards JH (1989) Hydraulic lift: water efflux from upper roots improves effectiveness of water uptake by deep roots. *Oecologia* 79, 1

Dardanelli JL, Suero EE, Andrade FH, Andriani JM (1991) Water deficits during reproductive growth of soybeans. II. Water use and water deficiency indicators. *agronomie* 11, 747-756

Dirksen C, Raats PAC (1985) Water uptake and release by alfalfa roots. *Agron J* 77, 621-626

Dwyer LM, Stewart DW (1984) Indicators of water stress in corn (*Zea mays* L). *Can J Plant Sci* 64, 537-546

Garnier E, Berger A (1985) Testing water potential in peach trees as an indicator of water stress. *J Hortic Sci* 60, 47-56

Garnier E, Berger A (1987) The influence of drought on stomatal conductance and water potential of peach trees growing in the field. *Scientia Hortic* 32, 249-263

Huguet JG (1985) Appréciation de l'état hydrique d'une plante à partir des variations micrométriques de la dimension des fruits ou des tiges au cours de la journée. *agronomie* 5, 733-741

Itier B, Flura D, Belabbes K, Kosuth P, Rana G, Figueiredo L (1992) Relations between relative evapotranspiration and predawn leaf water potential in soybean grown in several locations. *Irrig Sci* 13, 109-114

Itier B, Katerji N, Flura D, Ferreira I (1990) Relative evapotranspiration in relation to soil water deficit and predawn leaf water potential. Application to tomato crop. In : *Scheduling of irrigation for vegetable crops under field condition*, Symposium, ISHS, Acta Hortic 278, 101-111

Jaillard B, Cabidoche Y M (1984) Étude de la dynamique de l'eau dans un sol argileux gonflant. I. Dynamique hydrique. *Science du sol* 3, 239-251

Jordan WR, Ritchie JT (1971) Influence of soil water stress on evaporation, root absorption, and internal water status of cotton. *Plant Physiol* 48, 783-788

Klepper B, Taylor HM, Huck MG, Fiscus EL (1973) Water relations and growth of cotton in drying soil. *Agron J* 65, 307-310

Liu WT, Wenkert W, Allen L Jr, Lemon ER (1978) Soil-plant water relations in a New York vineyard: resistances to water movement. *J Am Soc Hortic Sci* 103, 226-230

Maertens C, Blanchet R (1981) Influence des caractères hydriques du milieu racinaire et aérien sur le potentiel de l'eau dans les feuilles de quelques types variétaux de soja et confrontation à leur comportement agronomique. *agronomie* 1, 199-206

McCutchan H, Shackel KA (1992) Stem-water potential as a sensitive indicator of water stress in prune trees (*Prunus domestica* L cv French). *J Am Soc Hortic Sci* 117, 607-611

Perniola M, Rivelli AR, Alvino A, Tarantino E (1992) Relative evapotranspiration in relation to plant water status of sweet sorghum. In : *Proceedings Second Congress of the European Society for Agronomy* (A Scaife, ed), Warwick University, 23–28 August 1992, 4, 118-119

Powell DBB (1974) Some effects of water stress in late spring on apple trees. *J Hortic Sci* 49, 257-272

Rieger M, Motisi A (1990) Estimation of root hydraulic conductivity on intact peach and citrus rootstocks. *Hort Science* 25, 1631-1634

Ritchie GA, Hinckley TM (1975) The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Adv Ecol Res* 9, 165-254

Sakuratani T (1981) A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *J Agric Meteorol* 37, 9-17

Sala OE, Lauenroth WK, Parton WJ, Trlica MJ (1981) Water status of soil and vegetation in a short grass steppe. *Oecologia (Berl)* 48, 327-331

Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346

Sperry JS, Saliendra NZ (1994) Intra- and interplant variation in xylem cavitation in *Betula occidentalis*. *Plant Cell Env* 17, 1233-1241

Sucoff E (1972) Water potential in red pine: soil moisture, evapotranspiration, crown position. *Ecology* 53, 681-686

Tardieu F, Katerji N (1991) Plant response to the soil water reserve. Consequences of the root system environment. *Irrig Sci* 12, 145-152

Tardieu F, Bruckler L, Lafolie F (1992) Root clumping may affect the root water potential and the resistance to soil-root water transport. *Plant Soil* 140, 291-301

Tyree MT, Cochard H, Cruiziat P, Sinclair B, Améglio T (1993) Drought induced leaf shedding in walnut: evidence for vulnerability segmentation. *Plant Cell Environ* 16, 879-882

Valancogne C, Nasr Z (1989) Une méthode de mesure du débit de sève brute dans de petits arbres par bilan de chaleur. *agronomie* 9, 609-617

Valancogne C, Nasr Z (1993) A heat balance method for measuring sap flow in small trees. In : *Water Transport in Plants under Climatic Stress* (M Borghetti, J Grace, A Rachi, eds), Cambridge University Press, 166-173

Van Den Honert T H (1948) Water transport in plants as a catenary process. In : *Interaction of Water and Porous Materials. Faraday Soc* 3, 146-153