



**HAL**  
open science

# Suivi de la transpiration et de la conductance stomatique chez le pommier sous trois régimes hydriques : irrigation, sécheresse et réhydratation

Marie Charreyron

## ► To cite this version:

Marie Charreyron. Suivi de la transpiration et de la conductance stomatique chez le pommier sous trois régimes hydriques : irrigation, sécheresse et réhydratation. [Stage] Université Blaise Pascal (Clermont Ferrand 2) (UBP), FRA. 2011, 17 p. hal-02811529

**HAL Id: hal-02811529**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02811529v1>**

Submitted on 6 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.



**Université Blaise Pascal – Clermont II – UFR Sciences Exactes et Naturelles**

Master 1 Biologie et Environnement  
Option Génomique Ecophysiologie et Production Végétale

Suivi de la transpiration et de la conductance stomatique  
chez le pommier sous trois régimes hydriques : irrigation,  
sécheresse et réhydratation.

**Charreyron Marie**

Soutenu le 30 août 2011

**Membres du jury :** Bouzidi Fouad

Gousset Aurélie

Julien Jean-Louis

**Maître de stage :**

Ngao Jérôme

Saudreau Marc





# Université Blaise Pascal – Clermont II – UFR Sciences Exactes et Naturelles

Master 1 Biologie et Environnement  
Option Génomique Ecophysiologie et Production Végétale



## Maître de stage :

Ngao Jérôme  
Saudreau Marc

## Département d'accueil :

UMR PIAF Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier  
Equipe AMi : Architecture et Microclimat

## Adresse :

INRA Site de Crouël  
234, Avenue du Brézet  
63100 Clermont- Ferrand – France  
Tél : 04.73.62.43.73  
Fax 04.73.62.44.54



## Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Jérôme Ngao, mon encadrant de m'avoir proposé ce stage. Je le remercie pour sa disponibilité, sa sympathie et son implication. Ses conseils m'ont été précieux tant sur le stage que sur mon orientation professionnelle. Je remercie également Marc Saudreau pour son aide durant mon stage et sa relecture.

Je tiens également à remercier Christian Bodet pour sa bonne humeur et son aide lors de la mise en place du dispositif expérimental, ainsi que Marc Vandame pour son aide et le temps qu'il a consacré à mon étude. Je remercie Tété Barigah ainsi que Frédéric Breysse pour leur aide lors des mesures de potentiels hydriques.

Je tiens aussi à remercier Dominique Tiziani pour son aide lors des recherches bibliographiques.

Je remercie également Aurélie Gousset, ma tutrice de stage à l'université pour sa visite et son suivi durant ce stage.

Enfin je remercie l'ensemble de l'UMR PIAF qui m'a permis d'effectuer mon stage au sein de son unité et plus particulièrement l'équipe AMi pour son accueil chaleureux.



## Abréviations

A : Taux d'assimilation photosynthétique ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

$C_a$  : Concentration en  $\text{CO}_2$  de l'air

CV : Coefficient de variation

DT1 : Thermocouple Différentiel 1 ( $^{\circ}\text{C}$ )

DT2 : Thermocouple Différentiel 2 ( $^{\circ}\text{C}$ )

FLX : Fluxmètre

$g_s$  : Conductance stomatique ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

$g_{smax}$  : Conductance stomatique maximale ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

HR : Humidité relative de l'air

LVDT : Linear Variable differential Transformator

PAR : Rayonnement Photosynthétique Actif ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

PS : Pommiers stressés

PT : Pommier témoin

$Q_c$  : Flux de chaleur par conduction (W)

$Q_{lat}$  : Flux de chaleur latéral (W)

$Q_{sto}$  : Terme de chaleur de stockage (W)

$T_{cent}$  : Thermocouple différentiel central ( $^{\circ}\text{C}$ )

$T_a$  : Température de l'air ( $^{\circ}\text{C}$ )

TR : Taux de transpiration ( $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )

$T_1$  : Température de surface de la feuille ( $^{\circ}\text{C}$ )

VPD : Vapor Pressure Deficit (kPa)

$\Psi_l$  : Potentiel hydrique foliaire (kPa)

$\Psi_s$  : Potentiel osmotique (kPa)

$\Psi_t$  : Potentiel de turgescence (kPa)

$\Psi_w$  : Potentiel hydrique (kPa)





# Sommaire

Remerciements

Abréviations

Liste des figures

Liste des tableaux

<b>I.</b>	<b>Laboratoire d'accueil.....</b>	<b>1</b>
<b>II.</b>	<b>Introduction bibliographique .....</b>	<b>1</b>
1.	La transpiration .....	2
2.	Les facteurs influençant la transpiration .....	3
a.	La conductance stomatique .....	3
b.	Les différents facteurs influençant la conductance stomatique .....	4
c.	Les paramètres influençant $g_s$ lors d'une sécheresse .....	5
3.	Objectifs de l'étude .....	6
<b>III.</b>	<b>Matériels et méthodes .....</b>	<b>6</b>
1.	Matériel végétal.....	6
2.	Expériences de sécheresse .....	6
3.	Mesure de la transpiration : méthode des flux de sève .....	6
4.	Mesure de la transpiration et de la conductance stomatique : poromètre .....	8
5.	Courbe de réponse à la conductance stomatique .....	9
6.	Mesures de variations de diamètre : le LVDT .....	9
7.	Analyse des données .....	10
<b>IV.</b>	<b>Résultats et discussion .....</b>	<b>10</b>
1.	Variables climatiques .....	10
2.	Transpiration mesurée par flux de sève .....	11
3.	Suivi de la conductance stomatique .....	12
4.	Evolution de la relation $TR/ g_s$ en fonction du VPD .....	13
5.	Réponse de $g_s$ aux différentes conditions climatiques.....	13
6.	Courbes de réponses.....	14
7.	Confrontation $g_s/ g_s$ max simulé et $g_s/ g_s$ max calculé .....	14
8.	Evolution de la température des feuilles en fonction de la contrainte hydrique .....	15
<b>V.</b>	<b>Conclusion et Perspectives .....</b>	<b>16</b>
<b>VI.</b>	<b>Réflexion personnelle.....</b>	<b>16</b>

Références bibliographiques

Annexes



## Liste des figures

**Figure 1** : Principales interactions environnementales impliquées dans le contrôle de la conductance stomatique

**Figure 2** : Relation entre la conductance stomatique et la température de l'air à trois niveaux de densité du flux de photon

**Figure 3** : Relation entre la conductance stomatique et la densité du flux de photon dont le PAR est une fraction, à trois niveaux de déficit de pression de vapeur.

**Figure 4** : Equipement des troncs de pommier pour les flux de sève.

**Figure 5** : Description du Licor LI-1600 (poromètre).

**Figure 6** : Photo d'un capteur LVDT

**Figure 7** : Données climatiques sur toute la période de mesure

**Figure 8** : Transpiration ( $\text{dm}^3$ ) cumulée sur la journée de PS3 et PS4 (sécheresse 1 et 2 respectivement) et de PT8 sur toute la période de mesure

**Figure 9** : Evolution de LVDT pour les pommiers PS3 et PS4 stressés et pour le P8 témoin durant toute la période de mesure

**Figure 10** : Zoom sur les variations intra journalières du diamètre des troncs de PS3, PS4 et PT8.

**Figure 11** : Evolution de la moyenne de la conductance stomatique des feuilles basses et hautes pour PT8, sur toute la période de mesure.

**Figure 12** : Evolution de la moyenne de la conductance stomatique des feuilles hautes pour PS4 et PS9 soumis à la sécheresse 1 et 2 respectivement, et pour PT8, sur toute la période de mesure.

**Figure 13** :  $\text{TR}/g_s$  en fonction du VPD pour le PT8 sur toute la période de mesure

**Figure 14** :  $\text{TR}/g_s$  en fonction du VPD pour de PS4 : **A** : sous les différents régimes d'irrigation pour les feuilles hautes, **B** : feuilles basses et hautes sur toute la période de mesure.

**Figure 15** :  $g_s$  exprimée en fonction des différents paramètres climatiques du modèle de Jarvis pour PS3, PS4, PT8 pour les trois conditions d'irrigation sur toute la période de mesure : **A** : en fonction du PAR, **B** : en fonction de la température, **C** : en fonction du VPD.

**Figure 16** : Réponse de  $g_s$  normalisé par  $g_{smax}$  (le maximum de conductance stomatique obtenue) : **A** : au PAR, **B** : à la température de la feuille et **C** : au VPD

**Figure 17** : Comparaison de la conductance stomatique mesurée sur la feuille haute 2 de PS9 et de la feuille haute 2 de PT8 et simulée par le modèle de Jarvis

**Figure 18** : Evolution de la température moyenne foliaire ( $^{\circ}\text{C}$ ) de PS4 et PT8 sur toute la période de mesure : **A** : feuilles basses, **B** : feuilles hautes.

## Liste des tableaux

**Tableau 1** : Récapitulatif des caractéristiques des pommiers et des traitements qu'ils ont suivis.



## I. Laboratoire d'accueil

Ce stage a été effectué au sein de l'unité mixte de recherche du PIAF (Physique et Physiologie Intégratives de l'Arbre Fruitier et Forestier) de l'INRA Crouël (Clermont-Ferrand). Cette unité s'attache à l'étude des arbres et de leurs réponses aux facteurs abiotiques. Ces études sont développées dans le but d'une biologie intégrative de l'arbre. Quatre équipes constituent cette UMR : AMi, BioDHiv, HYDRO, MECA.

L'équipe AMi (Architecture et Microclimat) animée par Philippe Balandier, au sein de laquelle mon stage a été réalisé, se concentre sur la modélisation de la structure des arbres et du microclimat qui en découle au sein de la couronne de feuilles. Une approche basée sur les plantes ou couverts virtuels en 3D est utilisée pour décrire la structure de la végétation et modéliser le fonctionnement microclimatique à partir des processus physiques de transfert de masse et d'énergie. Ce stage a été encadré par Jérôme Ngao dont le sujet de recherche est de développer des modèles de fonctionnement d'arbres sous différentes conditions climatiques, qui tiennent compte de la forme 3D du couvert et du microclimat.

## II. Introduction bibliographique

Actuellement, la tendance du changement global du climat est une hausse des températures de 1.8 à 4.0°C durant le 21<sup>ème</sup> siècle (Misson *et al.*, 2010), qui s'accompagnera d'une augmentation du nombre de sécheresses et de leurs intensités (IPCC, 2007). De plus, une variation de la fréquence des précipitations s'ajouterait à ces phénomènes. La diminution des précipitations aura des conséquences sur la balance hydrique de l'environnement des plantes, notamment par une diminution des disponibilités hydriques du sol (Ryan, 2011). Selon l'intensité des **sécheresses**, les réponses d'acclimatation des arbres diffèrent selon l'espèce (Ryan, 2011). Ces réponses ont pour but de maintenir l'intégrité hydrique de l'arbre (Levitt, 1980). Pour cela, les arbres auront plusieurs possibilités : soit ils développeront leur système racinaire afin d'améliorer l'absorption de l'eau, soit ils fermeront leurs stomates. Toutefois, une très forte sécheresse peut induire chez un grand nombre d'espèce de ligneux une diminution de la surface foliaire malgré les mécanismes de réponse précédents (Ryan, 2011). Dans cette situation, une défoliation permettrait l'arrêt de la **transpiration** (TR) mais entraînerait celle de la photosynthèse (Levitt, 1980; Ryan, 2011). Le carbone issu de la photosynthèse est un élément essentiel pour la production des cultures et pour leur croissance (Tsuchida *et al.*, 2010). Si la photosynthèse s'arrête, l'arbre ne pourra plus maintenir son métabolisme pour la synthèse de protéines, la formation de sucre (Mpelasoka *et al.*, 2001) par la diminution de l'activité enzymatique (Misson *et al.*, 2010) ou encore la formation de réserves.



Ces sécheresses répétées peuvent avoir des effets néfastes sur les arbres, comme une diminution de l'activité mitotique des cellules qui influence sa croissance (Hsaio, 1973), un affaiblissement général de l'arbre qui le rend plus sensible aux attaques parasitaires (McDowell *et al.*, 2008), pouvant parfois le conduire à la mort (Allen *et al.*, 2010). Pour les arbres fruitiers, cette diminution d'assimilation peut avoir des conséquences négatives sur la taille ou le poids des fruits, préjudiciable pour la production et leur vente (Mpelasoka *et al.*, 2001). Ainsi le manque d'eau pour un verger peut avoir des conséquences importantes sur la production.

Cependant les espèces n'ont pas toutes la même sensibilité à un stress hydrique (Denden *et al.*, 2008). Ceci viendrait du fait que la capacité à réguler les pertes en eau par transpiration est différente selon l'espèce considérée (Girona *et al.*, 2002). De plus, si l'arbre porte des fruits ou non, les réponses à la sécheresse seront différentes (Wibbe and Blanke, 1997). Parmi les espèces d'arbres d'intérêt commercial, le pommier (*Malus Prumila* Mill) représente 52 000 ha de surface de culture en France pour une production de 1 940 000 tonnes (2008). Ainsi, la France est la quatrième productrice de pommes en Europe derrière la Pologne, l'Italie et la Roumanie (sources EUROSTAT du site [www.fruits-et\\_légumes.net](http://www.fruits-et_légumes.net)). Avec plus de 20 % de part de marché en volume, la pomme s'affirme largement comme étant le premier de tous les fruits (métropolitains et exotiques) consommés en France en 2008, devant l'orange et la banane respectivement 11% et 15% de part de marché (source : Fédération Nationale des Producteurs de Fruits (FNPF) ; [www.fnpfruits.com](http://www.fnpfruits.com)).

Une étude de Denden *et al.*, (2008) suggère que le pommier (*Malus Prumila* Mill) est une espèce exigeante en eau de par ses caractéristiques anatomiques. La faible épaisseur entre les vaisseaux et la cuticule (7.4  $\mu\text{m}$ ), sa forte densité stomatique (330 stomates par  $\text{mm}^2$ ) ou encore sa faible longueur de diffusion stomatique de vapeur d'eau (longueur de l'ostiole : 1.3  $\mu\text{m}$ ) favorise une transpiration élevée.

## 1. La transpiration

La transpiration des végétaux est une émission d'eau à l'état vapeur principalement par les feuilles dans l'atmosphère. Ceci entraîne un déséquilibre de l'état hydrique au sein de la plante, caractérisé par le potentiel hydrique ( $\Psi_w$ ). Le potentiel hydrique est défini comme l'énergie potentielle de l'eau relative à l'eau pure en conditions standards<sup>1</sup>. La demande évaporative de l'air est liée à son potentiel hydrique, qui est généralement plus bas que celui de la feuille, entraînant un transfert d'eau de la feuille vers l'atmosphère (= transpiration). Cela crée de proche en proche un

<sup>1</sup> Le potentiel hydrique au niveau d'une feuille est la somme du potentiel osmotique ( $\Psi_s$ ) et du potentiel de turgescence ( $\Psi_t$ ). Le potentiel matriciel et le potentiel gravitationnel sont généralement négligés





gradient de potentiel hydrique entre la feuille, la tige, l'appareil racinaire et le sol, ayant comme conséquence un mouvement d'eau au sein de la plante, du potentiel le plus élevé (sol sans stress hydrique) vers le potentiel plus faible (feuille  $\Psi_l$ ) : c'est le moteur principal de la montée des sèves (Hopkins and Evrard, 2003). De ce fait le débit de la sève brute peut être un moyen de mesurer la transpiration. La transpiration joue donc un rôle direct dans l'absorption de l'eau et représente en terme d'énergie une déperdition de chaleur, entraînant un refroidissement de la feuille (Damour *et al.*, 2010).

Les stomates et leur fonctionnement jouent un rôle clé dans les échanges gazeux de l'arbre. Les stomates sont des ouvertures réparties sur les épidermes inférieurs et supérieurs des feuilles. Chez les dicotylédones, ils se trouvent majoritairement répartis sur l'épiderme inférieur. Lorsque les pertes d'eau dépassent les gains au niveau des feuilles, leur potentiel hydrique diminue, entraînant une baisse de la turgescence des cellules de garde provoquant ainsi la fermeture des stomates. Le changement de turgescence peut être très rapide (inférieur à la minute), ce qui permet aux arbres par l'intermédiaire des feuilles de s'adapter rapidement à des changements climatiques et à des conditions de stress (Hopkins and Evrard, 2003). En faisant varier la transpiration en réponse à la demande évaporative ou au stress hydrique, les stomates influencent directement l'absorption de CO<sub>2</sub> pour la photosynthèse et ainsi la croissance des plantes (Damour *et al.*, 2010).

## 2. Les facteurs influençant la transpiration

### a. La conductance stomatique

La variation du degré d'ouverture des stomates influence directement l'un des paramètres les plus importants régulant la transpiration : c'est la **conductance stomatique** à la vapeur d'eau ( $g_s$ ). Plus les stomates seront ouverts, plus leur conductance sera élevée. Ce modèle conceptuel de régulation de la transpiration par  $g_s$  est basé sur une analogie électrique : loi d'Ohm, qui représente les résistances et les capacitances aux bornes des éléments d'un circuit schématisant le système sol-plante-atmosphère (Mignon and Do, 1999). Il a été montré que  $g_s$  répond à de nombreux facteurs environnementaux du continuum sol-plante-atmosphère, notamment par l'humidité du sol, la température et l'humidité relative de l'air (Bégué *et al.*, 1994; Buckley, 2005). La plante utilise ainsi des phénomènes de variation de turgescence des cellules de garde des stomates afin de faire varier la transpiration lorsque le sol ou l'air est trop sec (source : [www.cours-pharmacie.com](http://www.cours-pharmacie.com)).

Beaucoup d'études sur  $g_s$  ne prennent en compte que les facteurs climatiques du milieu, dans des conditions d'irrigations non limitantes. A ces études s'ajoute celles qui mettent en évidence le rôle des hormones (par exemple l'acide abscissique) sur la réponse des stomates au stress hydrique (Tardieu and Davies, 1993; Bégué *et al.*, 1994; Triboulot *et al.*, 1996; Whitehead, 1998).

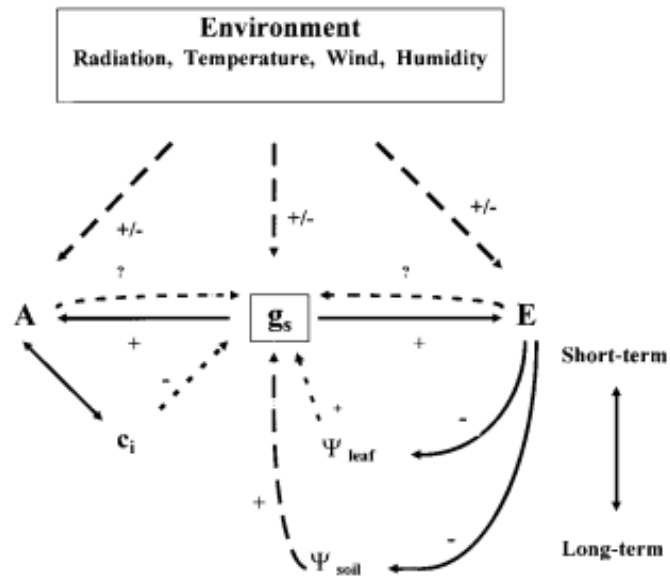


Figure 1 : Principales interactions environnementales impliquées dans le contrôle de la conductance stomatique ( $g_s$ ), elle-même impliquée dans le contrôle du taux d'assimilation photosynthétique ( $A$ ) et le taux de transpiration ( $E$ ), et dans différentes interactions avec d'autres paramètres (potentiels hydriques, concentrations en  $CO_2$ ,  $C_i$ ) (Tiré de Jones, 1998)

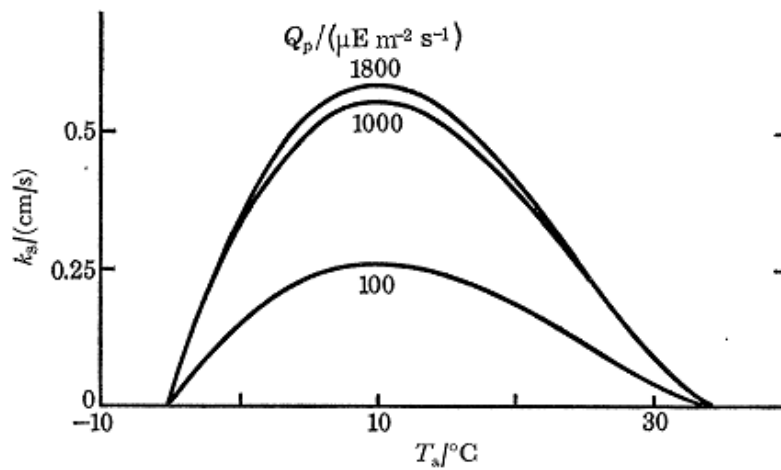


Figure 2 : Relation entre la conductance stomatique ( $k_s$ ) et la température de l'air ( $T_a$ ) à trois niveaux de densité du flux de photon ( $Q_p$ ). (Tiré de Jarvis, 1976)

Des recherches restent donc à faire sur la compréhension de l'évolution dans le temps de  $g_s$  lors d'une **contrainte hydrique** et lors de la **réhydratation** (Damour *et al.*, 2010).

*b. Les différents facteurs influençant la conductance stomatique*

La transpiration est influencée par des facteurs structuraux tels que la surface foliaire, la constitution foliaire (importante dans les climats arides avec un collenchyme épaissi par de la cellulose et une cuticule épaisse), la phénologie de la feuille (Endres, 2007) et la densité stomatique déjà évoquée précédemment (Denden *et al.*, 2008). Mais le principal facteur influençant la transpiration est  $g_s$ . Cette conductance est elle-même soumise à de nombreuses variables comme les **facteurs climatiques** (*figure 1*) (Jones, 1998). Parmi les facteurs climatiques qui semblent influencer  $g_s$ , le **rayonnement photosynthétiquement actif** (PAR), la **température de l'air et de la feuille** ( $T_a$  et  $T_l$  respectivement), le **déficit de pression de vapeur d'eau** de l'air (Vapour Pressure Deficit (VPD)<sup>2</sup> combinant la température et l'humidité relative de l'air), la concentration en CO<sub>2</sub> ( $C_a$ ), ainsi que le potentiel hydrique foliaire ( $\Psi_l$ ) ont été intégrés pour la première fois dans un modèle empirique multiplicatif proposé par Jarvis, (1976) selon :

$$g_s = f_1(Q) \cdot f_2(T_l) \cdot f_3(VPD) \cdot f_4(C_a) \cdot f_5(\Psi_l) \quad (1)$$

L'hypothèse de cette approche est que la réponse de l'un des facteurs environnementaux (fonction  $f_i$ ) est indépendante de celle des autres facteurs (Jarvis, 1976). La réponse stomatique en fonction de ces facteurs a été développée dans de nombreuses études chez des ligneux tels que le Pommier *Malus Prumila* Mill., le Chêne *Quercus ilex* L., le Pêcher *Prunus persica* (L.) Batsch, le Poirier *Pyrus communis* L., les pommes cannelles *Annona squamosa* L. (Jarvis, 1976; Jones, 1998; Endres, 2007; Massonnet *et al.*, 2007; Sircelj *et al.*, 2007). Lorsque la plante n'est pas sous contrainte hydrique, les facteurs climatiques semblent avoir un impact prépondérant sur  $g_s$  (on néglige les fonctions  $f_4(C_a)$  et  $f_5(\Psi_l)$ ). De ces différentes études ressort le fait que les relations entre  $g_s$  et le PAR, le VPD et l'humidité relative (HR) du sol (souvent utilisé comme une approximation du  $\Psi_l$ ) sont facilement établies. Le VPD est souvent utilisé comme facteur alternatif à l'humidité relative de l'air qui varie avec la température de l'air.

Pour chacune de ces variables climatiques, les réponses de  $g_s$  sont différentes et ne sont pas caractérisées par les mêmes équations. En ce qui concerne la réponse de  $g_s$  à la température les relations sont variables, caractérisées par une fonction plus ou moins linéaire ou en cloche passant par un optimum (*figure 2*) (Jarvis, 1976; Jones, 1998). Le PAR est un des facteurs les plus variables entraînant une modification de l'ouverture des stomates (Jarvis, 1976). La fonction associée à cette variable avec  $g_s$  est généralement une relation asymptotique non linéaire.

<sup>2</sup> Le VPD est la différence entre la pression de vapeur d'eau à une température donnée et la pression de vapeur d'eau saturante à la même température

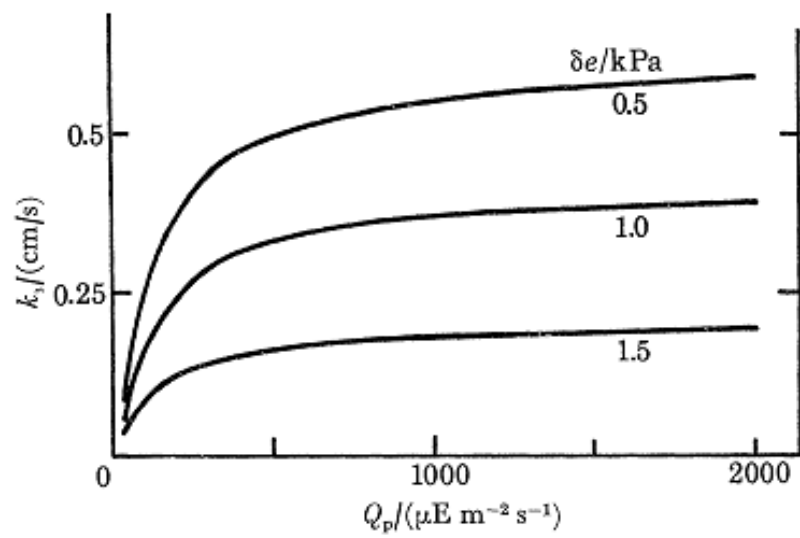


Figure 3 : Relation entre la conductance stomatique ( $k_s$ ) et la densité du flux de photon ( $Q_p$ ) dont le PAR est une fraction, à trois niveaux de déficit de pression de vapeur ( $\delta e$ ) .(Tiré de Jarvis, 1976)

Ces fonctions ont été obtenues à trois niveaux de VPD différents (*figure 3*) (Jarvis, 1976). Plus le VPD est faible plus  $g_s$  est élevée. En réponse au VPD, la fonction est linéaire négative (Massonnet *et al.*, 2007). Les réponses à ces paramètres climatiques diffèrent en fonction des espèces. Une étude de Massonnet *et al.* (2007) montre en particulier que la réponse de  $g_s$  au VPD est différente entre les deux variétés de pommiers étudiées : « Braeburn » et « Fuji ». L'étude de Bégué *et al.*, (1992) a permis de montrer les réponses de  $g_s$  aux différents facteurs mais pour des graminées. Jones (1998) propose l'équation suivante sans contrainte hydrique :  $E = g_s * VPD$  (2). Cette équation insuffit qu'à l'échelle de l'arbre,  $g_s$  est indépendante du VPD et qu'elle est proportionnelle à la transpiration.

Le modèle de Jarvis explique 95% des variations de  $g_s$  observées sous irrigation en prenant en compte le  $\Psi_l$  et la concentration en  $CO_2$  (Jarvis, 1976). Cependant, les faibles performances des modèles sont dues au fait qu'ils ne prennent pas en compte l'état hydrique de la plante lorsqu'une contrainte hydrique apparaît (Damour *et al.*, 2010).

#### *c. Les paramètres influençant $g_s$ lors d'une sécheresse*

D'après une étude d'Endres (2007) sur les pommes cannelles (*Annona squamosa*. L), en condition d'irrigation, le VPD semble avoir une influence sur la fermeture stomatique. Sous contrainte hydrique une diminution de  $g_s$  et de TR est généralement observée (Yoon, 1995; Endres, 2007; Rodrigues *et al.*, 2010; Patane, 2011).

Pour prendre en compte les effets d'une contrainte hydrique sur  $g_s$ , le potentiel hydrique foliaire a été utilisé, mais sa mesure est destructive. Pour intégrer ce changement hydrique, différents auteurs ont introduit une fonction de réponse au statut hydrique du sol dans les modèles multiplicatifs (Damour *et al.*, 2010). Comme la plupart de ces derniers dérivent du modèle de Jarvis, l'effet de la sécheresse pourrait être simulé en remplaçant le potentiel hydrique foliaire par celui du sol. On sait que lorsque les pommiers sont bien irrigués, le modèle de Jarvis simule correctement  $g_s$  au niveau foliaire (Massonnet *et al.*, 2007). Mais on peut se demander dans quelle mesure ces facteurs climatiques régissent toujours  $g_s$  durant une contrainte hydrique et la phase de réhydratation. Il existe en effet peu de données de  $g_s$  et de ses relations avec les variables micro-météorologiques en conditions post-stress hydrique.

N° de pommier	Diamètre (cm)	Sécheresse		Corps chauffant			Mesure		Exploités
		Début	Fin	Largeur (cm)	Hauteur (cm)	Resistance (Ohms)	Suivi g <sub>s</sub>	LVDT	
PT8	1.85	Témoin	Témoin	11.62	6.3	75.1	oui	oui	oui
PS3	1.81	07/06/2011	21/07/2011	11.37	6.15	73.7	oui	oui	oui
PS9	1.8	07/06/2011	21/07/2011	11.3	6.12	71.7	oui	oui	oui
PS10	1.82	07/06/2011	21/07/2011	11.42	6.2	66	oui	oui	non
PS4	1.91	24/06/2011	01/07/2011	12	6.5	75.4	oui	oui	oui
PS7	1.79	24/06/2011	01/07/2011	11.24	6	67.2	oui	oui	non

Tableau 1 : Récapitulatif des caractéristiques des pommiers et des traitements qu'ils ont suivis

### 3. Objectifs de l'étude

L'objectif général de cette étude est de mieux comprendre les variations dans le temps de la transpiration et de la conductance stomatique du pommier (variété Delbard Jubilé<sup>®</sup>) sous trois périodes hydriques : sous irrigation, sous contrainte hydrique et en période de réhydratation. En particulier, nous nous sommes focalisés sur les effets du PAR, de la température foliaire et du VPD sur  $g_s$  au cours de ces trois périodes. L'hypothèse testée est que leurs effets sont différents entre ces trois périodes. Dans ce but, il a été nécessaire de : (i) suivre  $g_s$  en conditions naturelles durant 11 semaines, couvrant les trois périodes hydriques, et (ii) obtenir des courbes de réponses de  $g_s$  afin de paramétrer le modèle de Jarvis combinant les effets du PAR, de la température des feuilles et du VPD.

## III. Matériels et méthodes

### 1. Matériel végétal

Pour cette étude, le matériel végétal utilisé est le pommier (*Malus pumila* Mill.), variété Delbard Jubilé<sup>®</sup>. Ces pommiers âgés de 5 ans sont plantés en pot d'une contenance de 100 L, dans un substrat drainant composé de deux tiers de terre de Limagne et d'un tiers de tourbe. Ils ont été placés sous serre le 23/02/2011 et sortis le 22/04/2011. Six pommiers ont suivi cette procédure : PS3, PS4, PS7, PT8, PS9, PS10. Ils ont été irrigués automatiquement une fois par nuit à minuit pendant 90 min par quatre capillaires délivrant l'eau chacun à un débit de 4 L h<sup>-1</sup>. Cette irrigation nocturne permet d'éviter les perturbations des mesures de flux de sève en journée.

### 2. Expériences de sécheresse

Trois pommiers choisis arbitrairement (notés PS3, PS9, PS10) ont été mis en condition de sécheresse à partir du 07/06/2011. Pour cela, des bâches noires ont été placées sur les pots de manière à ce que le substrat ne puisse pas recevoir d'eau lors des précipitations et les tuyaux d'irrigations ont été enlevés. La sécheresse a été interrompue le 21/06/2011. Les arbres soumis à cette sécheresse ont subi une défoliation sévère et le suivi de  $g_s$  devenait impossible. Une deuxième sécheresse a donc été lancée sur les PS4 et PS7 le 24/06/2011, PT8 devenant alors l'unique témoin de l'expérience. La deuxième sécheresse a été stoppée le 01/07/2011. Pour la suite du mémoire, seuls les résultats des pommiers PS3, PS4, PS9 et PT8 seront présentés. (*Tableau 1*).

### 3. Mesure de la transpiration : méthode des flux de sève

Pour quantifier la transpiration totale de l'arbre (TR), la méthode des flux de sève selon (Valancogne and Nasr, 1989) a été utilisée (*Annexe I*). Ce dispositif permet de déterminer la vitesse



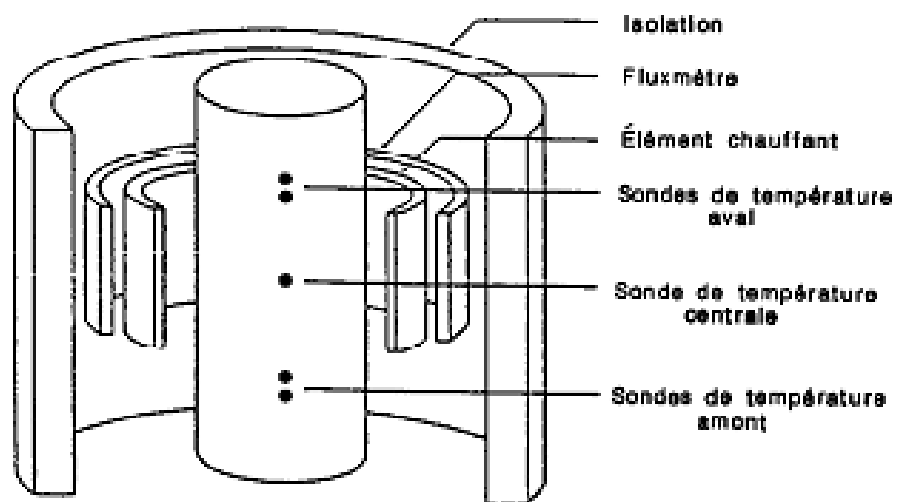


Figure 4 : Equipement des troncs de pommier pour les flux de sève. (Tiré de Dayau et al., 1992)

de circulation de la sève brute qui traverse le tronc, et qu'on assimile équivalente à la transpiration de l'arbre. Cette méthode comprend plusieurs composantes outre le corps chauffant : un thermocouple cuivre–constantan central, deux paires de thermocouples différentiels et un fluxmètre :

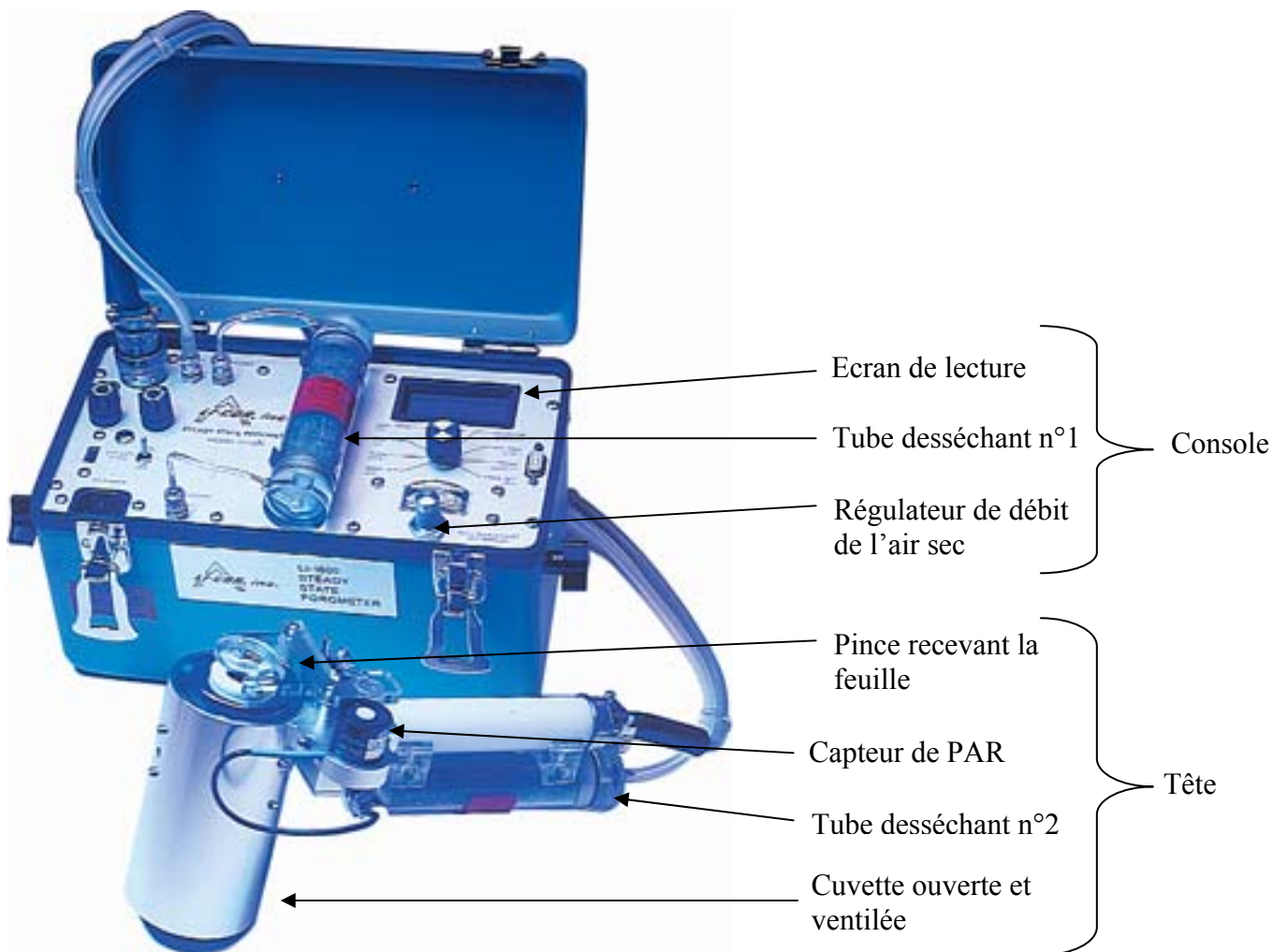
- Le corps chauffant consiste en une feuille de silicone souple, dans lequel est noyée une résistance en constantan. Le corps chauffant délivre une chaleur constante, dépendante du diamètre du tronc (*Tableau 1*).

- Les deux thermocouples différentiels (notés DT1 et DT2) consistent chacun en une succession cuivre–constantan–cuivre. Les soudures sont placées en amont et en aval du corps chauffant. Un thermocouple simple cuivre–constantan est inséré sous le corps chauffant en son milieu (noté TC) qui permettra de mesurer la chaleur stockée dans la section de tronc. L'ensemble des thermocouples est positionné côté nord, pour éviter une exposition au soleil.

- Le fluxmètre est constitué d'une suite de 12 thermocouples différentiels, dont les soudures (respectivement cuivre–constantan et constantan–cuivre) sont positionnées de part et d'autre d'une feuille de silicone. Ainsi, cet élément mesure une différence moyenne de température entre chaque face de la feuille de silicone, et l'intègre à l'ensemble de sa surface.

Le flux de chaleur emporté par la sève xylémienne est proportionnel au débit de la sève. Ce flux de chaleur est le complémentaire des autres composantes du bilan de chaleur, c'est-à-dire : (i) le flux de chaleur par conduction axial du bois ( $Q_C$ ) à partir des mesures de DT<sub>1</sub>, DT<sub>2</sub>, et de la conductivité thermique du bois (fixée à  $0.5 \text{ W m}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ ), (ii) le flux de chaleur latéral par conduction vers l'air extérieure ( $Q_{\text{Lat}}$ ) calculé à partir des données du fluxmètre et du coefficient de conduction thermique du dispositif entier ( $\text{W }^\circ\text{C}^{-1}$ ), et (iii) le flux de chaleur associé à la variation du stock de chaleur interne ( $Q_{\text{Sto}}$ ) calculé à partir des mesures de T<sub>C</sub> ( $^\circ\text{C}$ ) et de la chaleur volumique du tronc (fixée à  $2.6 \text{ MJ m}^{-3} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ ). Les équations figurent en *Annexe II*.

Le dispositif est ainsi positionné dans l'ordre suivant : thermocouples dans le tronc, corps chauffant, fluxmètre. Une protection en mousse isolante en nitrile est installée par-dessus l'ensemble pour limiter les pertes de chaleur (*figure 4*). Une pâte isolante (Terostat, Teroson, Ludwisburg, Germany) est installée pour éviter l'entrée d'insectes ou d'eau le long des éléments du dispositif. Enfin, une feuille d'isolant thermique polystyrène/aluminium est posée à l'aide d'un scotch aluminium afin d'éviter une surchauffe du montage due au rayonnement du soleil. Les dispositifs ont été placés sur tous les pommiers le 4 et 5 Mai 2011. Les données de températures de l'ensemble des arbres sont mesurées toutes les minutes, et une moyenne est enregistrée toutes les 10 min par une centrale d'acquisition (Deltalogger, Delta-T Device, Cambridge, UK).



*Figure 5 : Description du pomètre Licor LI-1600 pour la mesure de la conductance stomatique et la transpiration au niveau foliaire (Tiré de <http://envsupport.licor.com/index.jsp?m=Discontinued&spec=LI-1600,Manuals&menu=Porometers>, 2011).*

#### **4. Mesure de la transpiration et de la conductance stomatique : poromètre**

Le poromètre LI-1600 (Licor, Lincoln, USA) est composé d'une console de lecture et de contrôle et d'une tête, elle-même composée d'une pince (emplacement de la feuille) disposée sur une cuvette ouverte et ventilée (*Figure 5*). Un capteur d'humidité relative est placé au fond de la cuvette, alors que deux thermocouples sont placés au milieu de la pince (mesurant la température de la feuille) et au milieu de la cuvette (mesurant la température de l'air). La console du LI-1600 contient une pompe, un régulateur de débit, un débitmètre et un tube desséchant rempli de silicagel. Un second tube desséchant est placé sous le manche de la tête. Enfin, un capteur de PAR est placé à côté de la pince pour mesurer le rayonnement à proximité de la feuille. Le LI-1600 fonctionne sur un principe « d'équilibre nul ». Au début de la mesure, l'humidité relative proche de la feuille est prise comme point de référence. Lorsque la feuille est insérée dans la pince, une augmentation de l'humidité relative due à la transpiration de la feuille dans la cuvette est observée. Le régulateur de débit permet d'injecter plus ou moins d'air sec passant par les dessiccants afin de compenser la vapeur d'eau transpirée par la feuille, jusqu'à ce que l'humidité relative de la cuvette revienne au point de référence. La température de l'air ( $\pm 0.5$  °C), l'humidité relative ( $\pm 3$  %), la température de la feuille ( $\pm 0.7$  °C) et le débit d'air sec ( $\pm 3$  %) sont mesurés lorsque l'équilibre est atteint.  $g_s$  ( $\pm 10$  %) et la transpiration ( $\pm 6$  %) de la feuille sont calculées selon les équations figurant en *annexe III*.

Ces mesures ont été effectuées sur 6 pommiers (PS3, PS4, PS7, PT8, PS9 et PS10), environ trois fois par semaine (selon les conditions climatiques et la disponibilité du LI-1600). Dix feuilles ont été sélectionnées pour chaque arbre. Ces dix feuilles se répartissent en deux groupes : cinq feuilles hautes (considérées comme feuilles de lumière) et cinq feuilles basses (considérées plus à l'ombre). La sélection de ces feuilles a été basée sur différents critères : les feuilles devaient être suffisamment grandes pour accueillir la pince du poromètre et elles devaient être portées par des pousses végétatives longues (10-15cm). Les feuilles étaient positionnées sur approximativement le troisième rang en partant de la base (cette règle a été plus ou moins respectée en fonction de l'état des feuilles). Si au cours de l'étude, des feuilles étaient trop abimées (grêle, dessèchement, insectes) pour poursuivre les mesures, elles ont été changées. La succession des mesures au cours d'une journée n'a pas suivi un patron déterminé : les mesures aléatoires intra et inter journalières permettent de mieux couvrir la gamme de conditions climatiques pouvant survenir au cours de la journée et ainsi éviter un biais dû à une similitude horaire de ces facteurs.



*Figure 6 : Photo d'un capteur LVDT (Source INRA, 2011).*

## 5. *Courbes de réponse à la conductance stomatique*

Les réponses de  $g_s$  au PAR ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), à  $T_l$  ( $^{\circ}\text{C}$ ) et au VPD (kPa) ont été mesurées en utilisant un analyseur de gaz à infrarouge portable (Li-6400 ; Li-Cor, Lincoln, NE, USA). Ainsi,  $g_s$  a été mesurée sur 1 à 3 feuilles de lumières des arbres PS4, PT8 et PS9 au début de la période de suivi.

Les feuilles choisies pour faire les mesures sont les mêmes que celles suivies avec le poromètre. Pour chaque feuille, une courbe de réponse de  $g_s$  à la variable X a été obtenue en ne faisant varier que cette variable X, les autres ayant été fixées à des valeurs standards ci-après : PAR  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $T=25^{\circ}\text{C}$ , VPD = 1.5 kPa. La concentration en  $\text{CO}_2$  de l'air au niveau de la feuille est maintenue constante à une valeur de 380 ppm pendant ces mesures. A chaque palier de la variable X, lorsque toutes les variables et paramètres ont atteint l'équilibre, trois valeurs séparées de 10 secondes sont enregistrées pour obtenir une moyenne. La réponse de  $g_s$  au PAR (de 0 à  $1700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ont été obtenues en faisant varier l'intensité de la source de lumière (source bleue-rouge). La réponse de  $g_s$  à la température a été mesurée en faisant varier la température de la chambre, mais dans une certaine gamme (de  $20^{\circ}\text{C}$  à  $31^{\circ}\text{C}$ ) car les éléments Peletiers (refroidissant) et chauffants n'ont qu'un effet limité ( $\pm 5^{\circ}\text{C}$  à  $6^{\circ}\text{C}$  par rapport à la température extérieure). La réponse de  $g_s$  au VPD (de 1 à 3 kPa) a été obtenue en régulant l'humidité relative de l'air dans la chambre du LI-6400, en faisant passer l'air dans un gel de dessiccation. La réponse stomatique aux différents facteurs environnementaux est normalisée par la valeur de conductance stomatique maximale prise pour chaque feuille.

## 6. *Mesures de variations de diamètre : le LVDT*

Les variations du diamètre des troncs ont été détectées grâce à un capteur « Linear Variable Differential Transformer » (LVDT). Le principe de fonctionnement d'un LVDT est le suivant : une tige en acier, possédant un noyau magnétique en son extrémité est mise en contact avec le tronc de l'arbre, par l'intermédiaire d'une goutte de silicone. Un ressort est ajouté pour exercer une légère pression afin d'optimiser le contact entre la tige et le tronc (*Figure 6*). Cette extrémité entre dans un cylindre métallique, faisant varier le champ magnétique qui est converti en une variation de tension (signal, mV). Ce signal est converti en positionnement (P) calculé grâce à :

$$P (\mu\text{m}) = \text{signal} / (\text{Alimentation} \times \text{Coeff}) \quad (3)$$

avec l'alimentation du capteur fixée à 10 V, et Coeff qui est le coefficient d'étalonnage propre à chaque capteur ( $\text{mV V}^{-1} \text{mm}^{-1}$ ). Les données de signal ont été mesurées toutes les minutes et une moyenne a été enregistrée toutes les 10 minutes par la centrale d'acquisition.

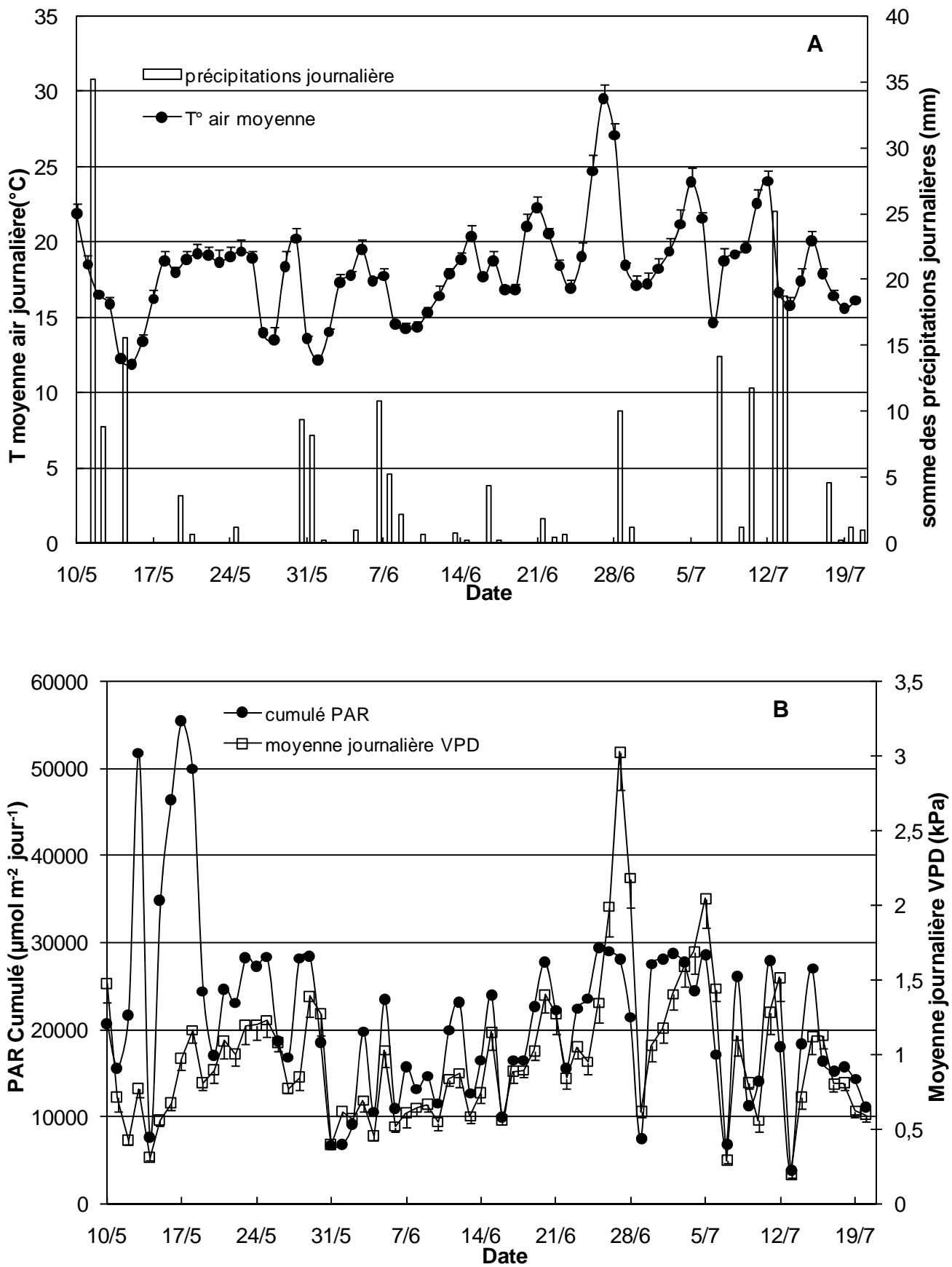


Figure 7 : Données climatiques sur toute la période de mesure du 10/05/11 au 21/07/11 **A** : température moyenne journalière de l'air et somme des précipitations en fonction du temps, **B** : PAR journalier cumulé et VPD moyen journalier en fonction du temps. Les barres d'erreur représentent l'erreur standard sur la moyenne des mesures.

## 7. Analyse des données

Les variations intra-journalière des différentes variables climatiques ont été caractérisées à travers le coefficient de variation (CV) défini comme le rapport entre l'écart-type et la valeur moyenne de la variable, calculé au pas de temps journalier.

Les données de  $g_s$  issues du poromètre ont été mises en relation avec les variables PAR, VPD et  $T_l$  par des analyses de régressions linéaires sous Excel 2007, de même que les rapports  $T_R/g_s$  en fonction du VPD. Les analyses de régressions pour les rapports  $T_R/g_s$  ont été faites sur l'ensemble des mesures, ou par populations de mesures correspondant à chaque période (irriguée, contrainte hydrique, ré-hydratation).

Les  $g_s$  mesurées au LI-6400 et au poromètre ont été normalisées avec le  $g_{smax}$  des feuilles afin d'avoir des valeurs de conductances comparables d'un arbre à l'autre.

Les données de  $g_s/g_{smax}$  mesurées au LI-6400 ont été mises en relation avec chacun des paramètres climatiques (PAR, VPD,  $T_l$ ) correspondant à la courbe de réponse considérée. Les fonctions de réponses retenues pour implémenter le modèle de Jarvis sont :

$$f_{gs} = a \text{ PAR}^2 + b \text{ PAR} + c \quad (4)$$

$$g_{gs} = d \text{ VPD} + e \quad (5)$$

$$h_{gs} = f T_l^2 + g T_l + h \quad (6)$$

avec  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$ ,  $e$ ,  $f$ ,  $g$  et  $h$  les constantes ajustées par régression non linéaire par la méthode des moindres carrés (Statgraphics Centurion XVI). D'autres formules mathématiques ont été testées (hyperboliques notamment), mais leurs ajustements se sont révélés moins satisfaisants ( $R^2$  moins élevés tout en requérant plus de paramètres à ajuster, données non montrées). Une fois les paramètres du modèle de Jarvis ajustés, les valeurs de  $g_s/g_{smax}$  ont été recalculées avec les données de PAR, VPD et  $T_l$  mesurées par le poromètre d'après cette équation :

$$g_s / g_{smax} = f_{gs} * g_{gs} * h_{gs} \quad (7)$$

et comparées avec les valeurs de  $g_s/g_{smax}$  issues des valeurs mesurées au poromètre.

## IV. Résultats et discussion

### 1. Variables climatiques

D'après la *figure 7*, les conditions climatiques durant la période de mesure subissent de grandes variations. Le PAR cumulé montre une grande amplitude pouvant aller de 55455  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$  à 3893  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ . Le VPD montre aussi des variations avec un coefficient de variation (CV) de 58%, alors que la température de l'air ( $T_a$ ) avec un CV=22% montre une certaine stabilité. La quantité de précipitations durant cette période a été très variable. Les précipitations ont la plupart du temps fait suite à des journées de forte chaleur, donc les plus grands pics étaient des pluies d'orage.



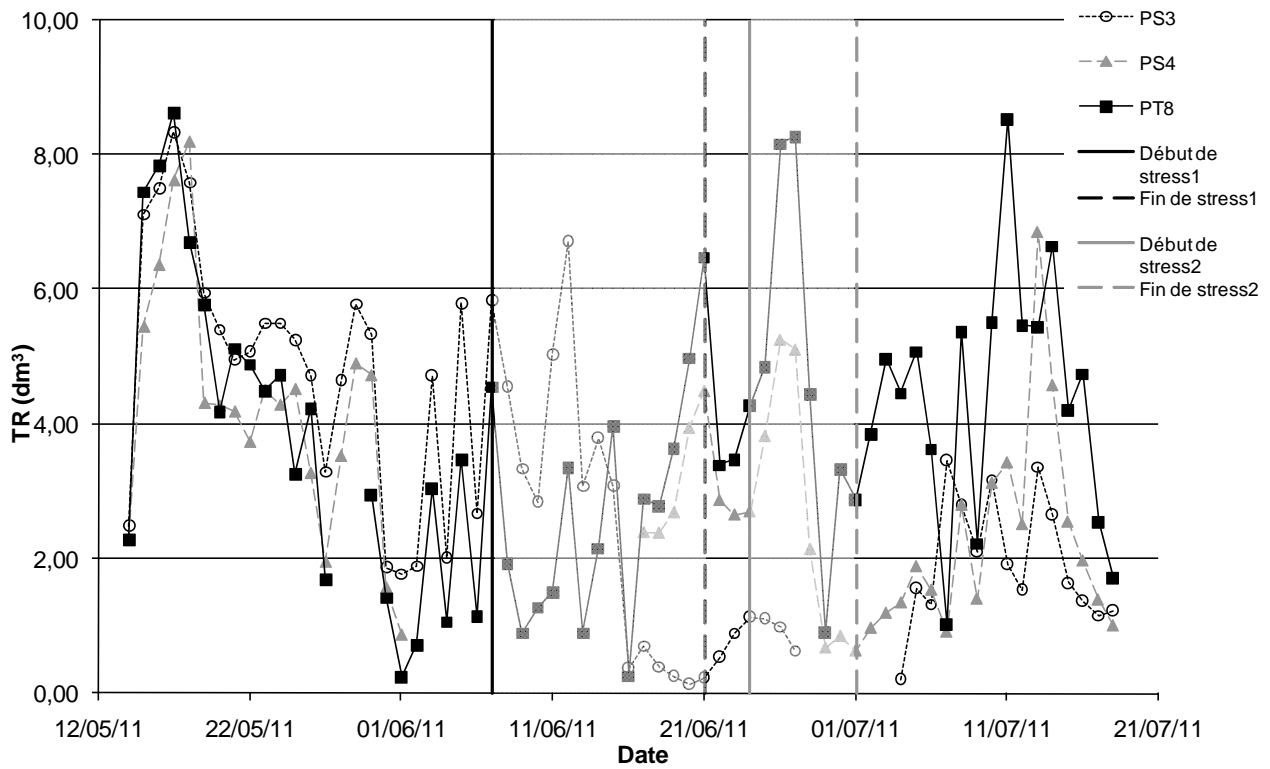


Figure 8 : Transpiration ( $\text{dm}^3$ ) cumulée sur la journée de PS3 et PS4 (stress 1 et stress 2 respectivement) et de PT8 sur toute la période de mesure. Estimation par flux de sève (bilan de chaleur). La notation des sécheresses sera la même pour toutes les figures.

Il est à noter que le PAR et le VPD montrent une dynamique similaire.

## 2. *Transpiration mesurée par flux de sève*

La transpiration journalière cumulée (*figure 8*) du pommier témoin PT8 a varié dans une gamme de  $0.26 \text{ dm}^3$  (16/06) à  $8.27 \text{ dm}^3$  (27/06). Ces variations peuvent être expliquées par les changements de conditions climatiques. Pour le 27/06, le taux de transpiration élevé peut être lié aux fortes valeurs de PAR ( $28153 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ ), de VPD (3.023 kPa) ainsi que de température de l'air ( $29^\circ\text{C}$ ). A l'inverse, le 16/06 les faibles valeurs de PAR ( $10021 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ jour}^{-1}$ ), de VPD (0.56 kPa) et de température de l'air ( $17^\circ\text{C}$ ) peuvent expliquer ce faible taux de TR. L'arbre PT8, qui est irrigué à mesure de 24 L par nuit, montre une augmentation de TR un ou deux jours après les pics de précipitations, visible dans la *figure 7A*. L'augmentation de l'évapotranspiration après des précipitations a été mise en évidence dans une étude d'Endres (2007) sur les pommes cannelles (*Annona squamosa* L.). Cependant, lors de son étude, l'évapotranspiration prenait en compte l'évaporation du sol en plus de la transpiration. Ces observations montrent qu'un apport en eau supplémentaire en plus d'une bonne irrigation, permettrait une augmentation de la transpiration.

Pour les pommiers stressés PS3 et PS4, les valeurs de TR journalières cumulées diminuent progressivement durant sept jours (PS3) et trois jours (PS4) après l'arrêt de l'irrigation, puis brutalement jusqu'au rétablissement de l'irrigation (*figure 8*). Huit jours après l'arrêt de l'irrigation, TR a diminué de 93% pour PS3 par rapport au niveau pré-sécheresse. L'arrêt quasi complet de TR de PS3 s'est opéré en l'espace de 24h. Pour PS4, quatre jours de contrainte hydrique ont suffi à faire diminuer brutalement sa transpiration de 75%, cette valeur ayant été atteinte par PS3 au cours de la huitième journée de contrainte hydrique. Cette diminution de TR sous contrainte hydrique est conforme à ce qui est communément observé sur pommiers (Yoon, 1995), *Annona squamosa* L. (Endres, 2007) ou tomates (Patane, 2011). Le fait que PS4 arrive plus vite à ces valeurs basses de TR peut venir d'un rapport entre surface foliaire transpirante et réserve utile en eau du substrat différent de celui du PS3. Cependant l'arrêt brutal de TR pour PS4 n'a pas été mis en évidence. Les pommiers semblent permettre un flux de transpiration jusqu'à épuisement des réserves hydriques du sol et de l'arbre : pour PS3,  $\Psi_l$  minimum mesuré ponctuellement à la fin de sa période de contrainte hydrique était de  $-40$  bars, alors que l'équivalent pour l'arbre PS4 était d'environ  $-25$  bars (les potentiels minimums de l'arbre PT8 étaient d'environ  $-11$  bars durant les mêmes périodes de fin de contrainte hydrique), pour des valeurs d'HR en eau du substrat similaires (9%). La valeur de PS3 est encore plus faible que celles observées dans l'étude de Sircelj *et al.* (2007)  $-35$  bars ou de  $-32$  bars (Tsuchida *et al.*, 2010) qui étaient déjà descendues assez bas. Les valeurs de  $\Psi_l$  habituelles des arbres à feuilles caduques des régions tempérées sont d'environ  $-5$  à  $-25$  bars (Tyree and Sperry, 1989).

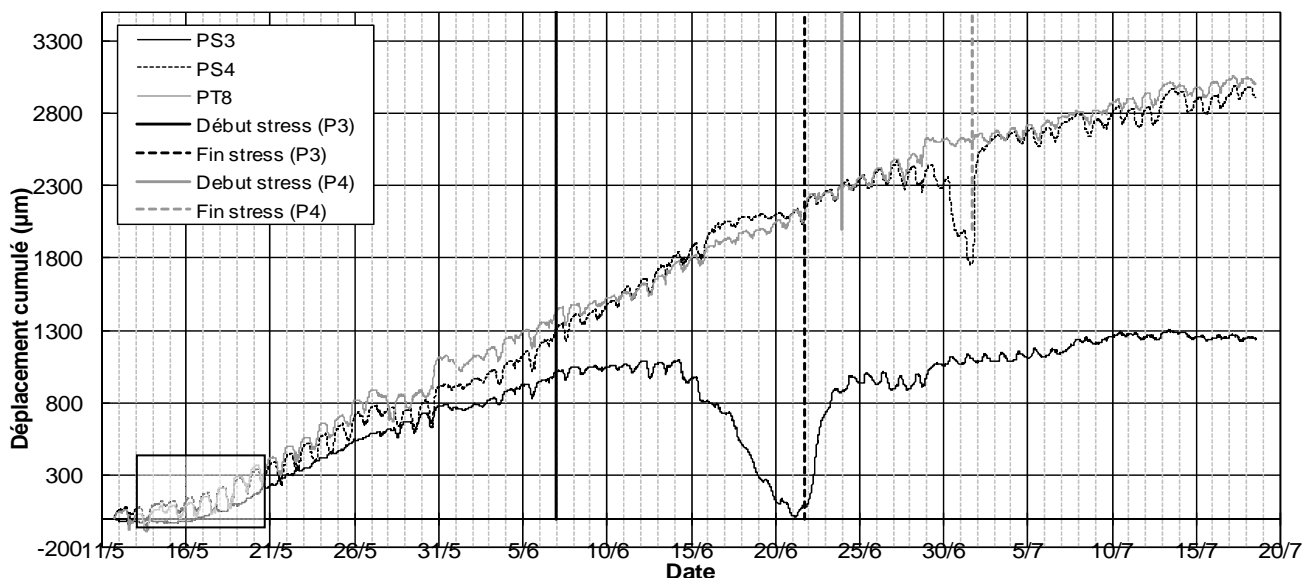


Figure 9: Evolution de LVDT pour les pommiers PS3 et PS4 stressés et pour le P8 témoin durant toute la période de mesure. Le cadre de données est détaillé dans la figure 9 ci-dessous.

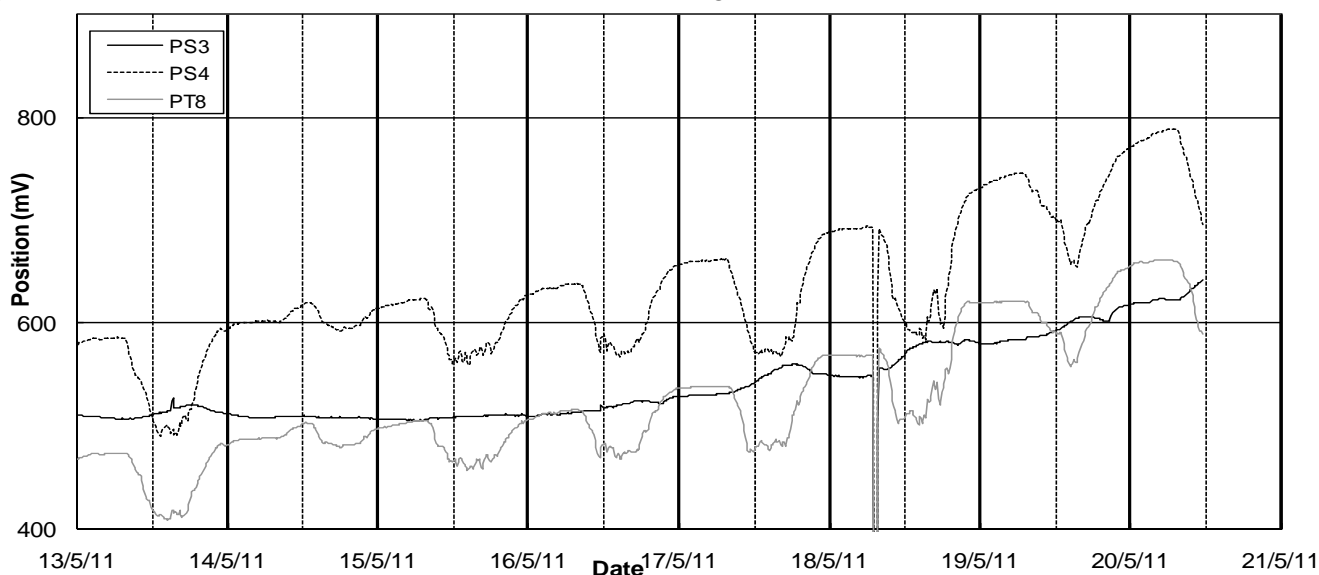


Figure 10 : Zoom sur les variations intra journalière du diamètre des troncs de PS3, PS4 et PT8.

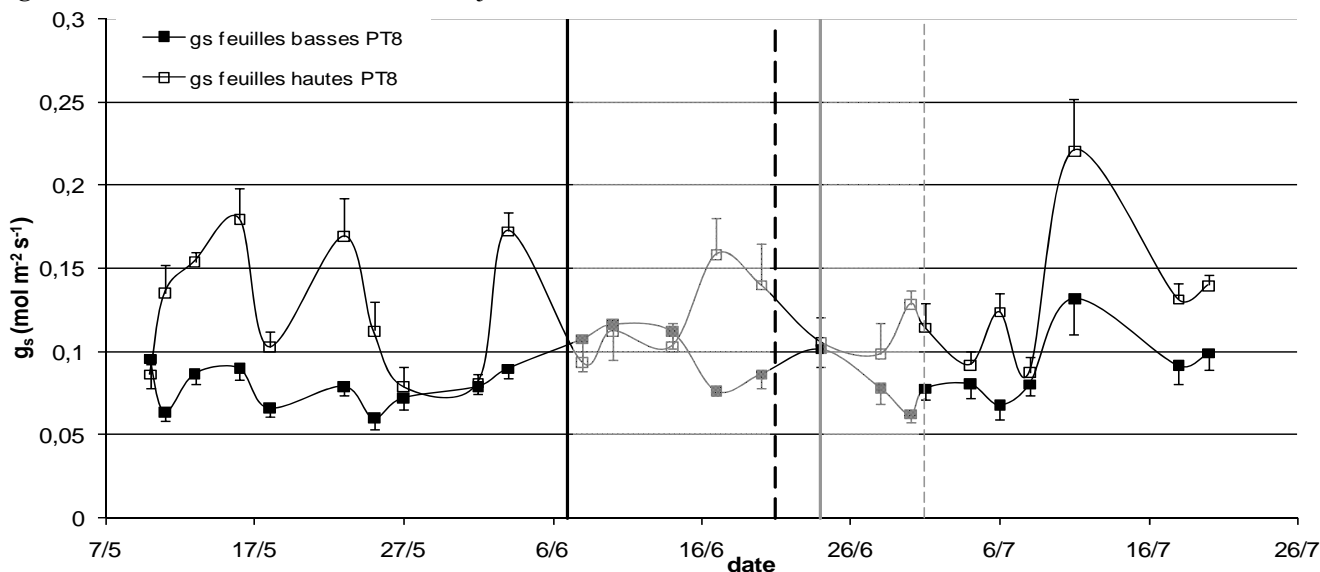


Figure 11 : Evolution de la moyenne de la conductance stomatique des feuilles basses et hautes pour PT8, sur toute la période de mesure. La barre d'erreur représente l'erreur standard (n=5).

Dans son étude sur l'influence d'une contrainte hydrique sur la fermeture stomatique, Rejeb *et al.*, (1991) a mis en évidence que  $g_s$  diminue linéairement avec l'abaissement du potentiel hydrique. Ceci prouve que la baisse du potentiel hydrique va dans le sens d'une fermeture stomatique chez le pommier. La contrainte hydrique poussée de PS3 a mené à un arrêt net de TR, qui ne s'est pas produit pour PS4. Ceci pourrait être en partie dû au  $\Psi_l$  plus élevé chez PS4 et donc à une ouverture partielle des stomates.

Les valeurs de LVDT (*figure 9*) permettent de suivre l'évolution du diamètre du tronc. A l'échelle intra journalière (*figure 10*), le tronc subit des variations de diamètre. Ces variations sont dues à des changements de tension des vaisseaux du xylème et à la quantité d'eau présente dans les parties vivantes du tronc (phloème, cambium, etc.) (Daudet *et al.*, 2005). Le diamètre du tronc est maximal du milieu de la nuit à la fin de matinée et il tend à diminuer au midi solaire. Ces résultats sont en accord avec l'évolution des flux de sève brute en fonction du PAR à l'échelle de la journée (Nasr *et al.*, 1999). Cette relation montre qu'il y a un lien entre le statut hydrique de l'arbre et le flux de sève. Si l'arbre ne possède plus d'eau, il ne pourra plus transpirer, la sève arrêtera alors son ascension. A l'échelle de l'étude (*figure 9*), au début de la contrainte hydrique, le diamètre du tronc se stabilise durant sept jours (PS3), six jours (PS4) puis diminue progressivement encore six jours (PS3), et deux jours (PS4), alors que PT8 continue de croître. Cela montre un épuisement des réserves hydriques de l'arbre puisque l'arrêt de la croissance du tronc s'opère bien avant l'arrêt de TR. A l'échelle de l'étude, la contrainte hydrique a provoqué une forte rétractation (jusqu'à l'équivalent de la croissance depuis le début des mesures PS3) réversible, mettant en jeu essentiellement les réserves hydriques de l'arbre (Daudet *et al.*, 2005).

### **3. Suivi de la conductance stomatique**

Ce suivi montre que la moyenne de  $g_s$  des feuilles hautes est plus élevée que celle des feuilles basses (exemple PT8, *Figure 11*). De plus, les feuilles hautes montrent plus de variabilités de  $g_s$  que les feuilles basses (Massonnet *et al.*, 2007), cela pourrait venir du fait qu'elles sont plus exposées à des conditions variables (PAR, HR, VPD) que les basses.

La *figure 12* montre l'évolution de  $g_s$  sur toute la période de mesure. Pour PT8,  $g_s$  varie entre  $0.07 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  et  $0.22 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Pour les pommiers stressés,  $g_s$  diminue progressivement pendant les périodes de containte hydrique. Ce résultat est en accord avec ceux observés par de nombreux auteurs sur différentes espèces (Yoon, 1995; Endres, 2007; Sircelj *et al.*, 2007; Rodrigues *et al.*, 2010; Patane, 2011). Dès le début de la contrainte hydrique, la diminution de  $g_s$  est visible, mais n'est pas aussi marquée que pour les données de TR et de LVDT. On a donc une diminution de  $g_s$  sans forcément avoir de baisse de TR au début de la contrainte hydrique. Lors de son étude sur

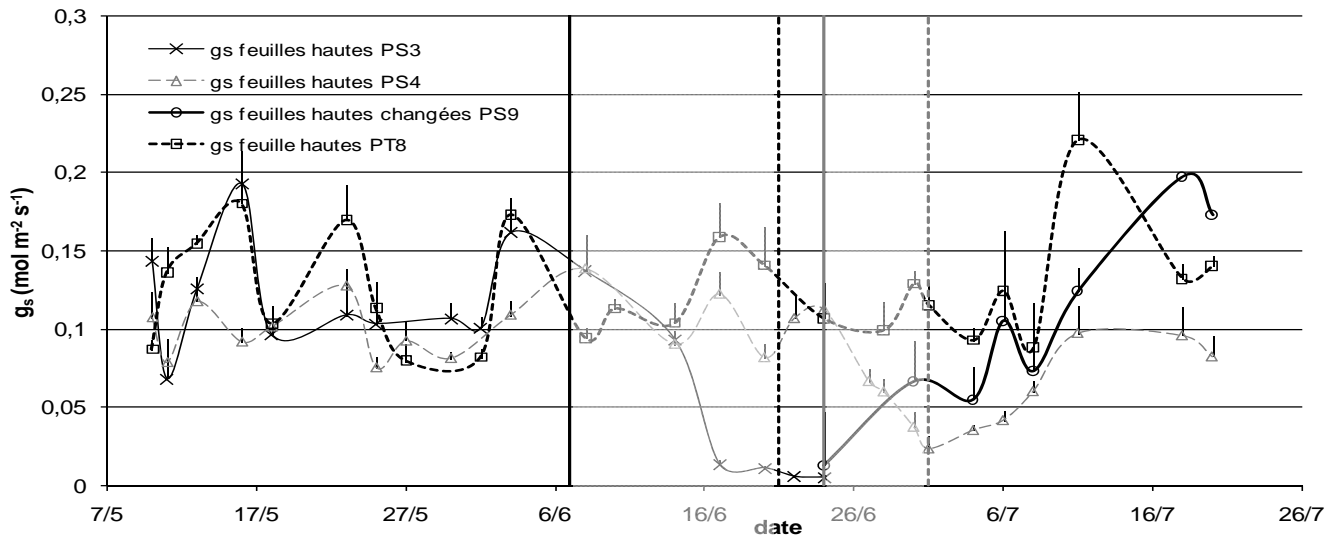


Figure 12 : Evolution de la moyenne de la conductance stomatique des feuilles hautes pour PS4 et PS9 soumis à la sécheresse 1 et 2 respectivement, et pour PT8, sur toute la période de mesure. La barre d'erreur représente l'erreur standard sur la moyenne (n=5)

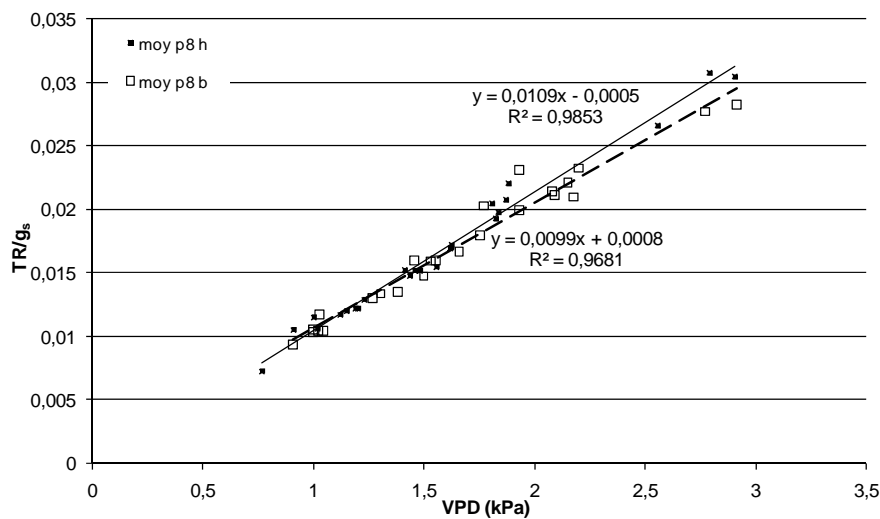


Figure 13 :  $TR/g_s$  en fonction du VPD pour le PT8 : feuilles basses (pointillés) ( $R^2=0.96$ ) et hautes (ligne pleine) ( $R^2=0.98$ ) sur toute la période de mesure.

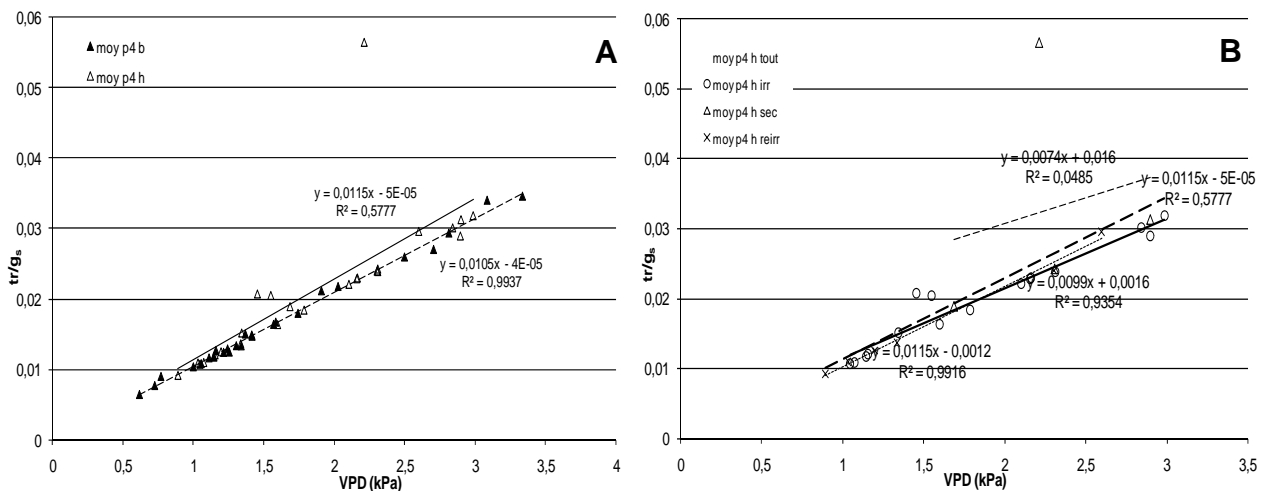


Figure 14 :  $TR/g_s$  en fonction du VPD pour PS4 : **A** : feuilles basses ( $R^2=0.99$ ) et hautes ( $R^2=0.57$ ). **B** : sous les différents régimes d'irrigation pour les feuilles hautes (la courbe de tendance en tirés épais représente l'ensemble des feuilles hautes, trait plein : irrigué, tirés fins : sécheresse, pointillés : réhydraté) sur toute la période de mesure.

les pommes cannelles, Endres (2007) a montré que sans contrainte hydrique, la diminution de  $g_s$  n'entraînait pas forcément la diminution de TR. Lors de cette étude, la diminution de TR des pommiers stressés (PS3, PS4) prend effet seulement quelques jours après l'arrêt de l'irrigation, alors que  $g_s$  diminue dès le premier jour de contrainte hydrique. Ceci amène à penser que le contrôle stomatique sur TR prend effet à partir d'une certaine sévérité de contrainte hydrique. Celle de PS3, PS9 et PS10 a conduit à une quasi complète défoliation (*Annexe IV*). Par la suite, deux feuilles de lumière ayant été maintenues sur PS9 ont été suivies lors de la réhydratation. Leurs valeurs de  $g_s$  sont revenues au niveau de celles de PT8 après deux semaines de réhydratation. Deux idées peuvent ressortir de ce suivi : (i) pour se protéger de la sécheresse à partir d'un seuil, les pommiers subissent une défoliation quasi totale. C'est un des mécanismes d'acclimatation que McDowell (2011) a mis en évidence chez les arbres suite à une sécheresse ; (ii) même après cette défoliation, une colonne d'eau a été rétablie au sein de l'arbre puisque les feuilles ayant échappées à la défoliation montrent des valeurs de  $g_s$  équivalentes à celles de PT8 (*figure 12*). De plus, le fait que seulement deux feuilles hautes arrivent au même niveau de conductance que cinq chez PT8 montre un ratio inégale entre la quantité de racines et la quantité de feuilles.

A la fin de la période d'étude, l'ensemble des arbres ayant subi la défoliation (PS3, PS9 et PS10) ont de nouveau débouffé et fleuri (*Annexe V*).

#### **4. Evolution de la relation TR/ $g_s$ en fonction du VPD**

La relation TR/ $g_s$  en fonction du VPD pour le PT8 (*figure 13*) montre une corrélation élevée avec un  $R^2 = 0.96$  pour les feuilles basses et  $R^2 = 0.98$  pour les feuilles hautes. Cette relation montre que le rapport TR/ $g_s$  varie dans le temps de la même manière que le VPD. D'après cette relation seule, TR et  $g_s$  semblent être uniquement conduites par le VPD lorsque les pommiers sont bien irrigués. (Jones, 1998). En revanche, pour PS4 le coefficient de corrélation est beaucoup plus faible pour les feuilles hautes ( $R^2 = 0.57$ ) (*figure 14.A*) Lorsque ces mesures sont découpées en fonction de chaque période d'irrigation pour les feuilles hautes, la relation TR/ $g_s$  en fonction du VPD n'est plus significative ( $R^2 = 0.045$  ;  $p > 0.05$  ;  $n = 4$ ) durant la période de contrainte hydrique (*figure 14 B*). Sur l'ensemble de la période d'étude, la relation TR/ $g_s$  en fonction du VPD des feuilles hautes est dégradée par rapport à celle des feuilles basses durant cette période de contrainte hydrique. Lorsque les arbres sont soumis à la sécheresse, les feuilles hautes semblent moins bien répondre au VPD, confirmant que le VPD ne semble pas être le seul paramètre à influencer TR et  $g_s$ . La contrainte hydrique a donc un impact sur TR et  $g_s$ . Cependant cette relation est basée sur quatre points de mesure, ce qui est relativement limité statistiquement, mais la poursuite de la contrainte hydrique aurait été trop dangereuse pour les pommiers (*annexe IV*).

#### **5. Réponse de $g_s$ aux différentes conditions climatiques**

Dans le but d'une comparaison équivalente, la période de mesure de  $g_s$  a été découpée en fonction des périodes d'irrigation, que ce soit pour PS4, PS3 ou PT8, malgré que ce dernier n'ait pas subi de contrainte.

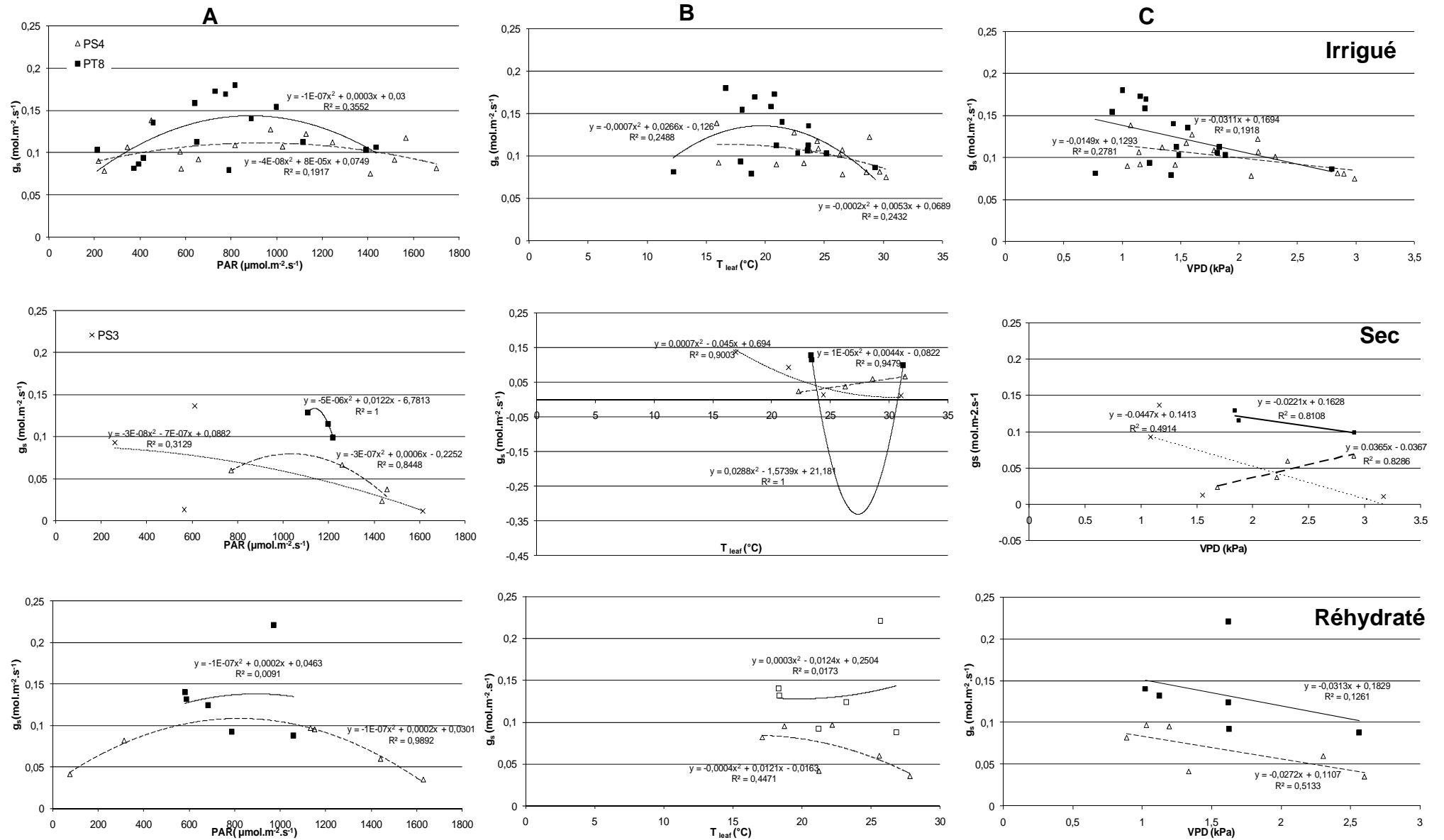


Figure 15:  $g_s$  exprimée en fonction des différents paramètres climatiques du modèle de Jarvis pour PS3, PS4, PT8 pour les trois conditions d'irrigation sur toute la période de mesure : **A** : en fonction du PAR, **B** : en fonction de la température, **C** : en fonction du VPD. Pour PS3 seules les données pour la période de stress sont présentées. Les courbes de tendance en petits pointillés : PS3, en pointillés PS4, en trait plein PT8.

hydrique (*figure 15*). Pour PS4 et PT8, les relations pour la période de contrainte hydrique ont un  $R^2$  plus élevé que celui des périodes irriguées. Le PAR semble avoir une influence sur  $g_s$  pour ces deux arbres durant la contrainte hydrique. Le VPD lui aussi semble influencer  $g_s$  mais avec une relation linéaire négative pour PT8 et positive pour PS4. La contrainte hydrique semble donc intervenir négativement sur la réponse de  $g_s$  en fonction du VPD. Cependant sur cette période de traitement, le nombre de mesures est assez réduit (3–4 jours de mesure), ce qui peut limiter la validité statistique de ces relations. Dans les conditions d'irrigation, le coefficient de corrélation ne montre aucune relation pour l'ensemble des paramètres climatiques. Lors de la réhydratation les meilleures relations sont obtenues pour PS4. Les relations de la *figure 15* ne permettent finalement pas de caractériser l'influence des différentes variables climatiques du modèle de Jarvis sur  $g_s$ . Les variables climatiques mesurées avec le poromètre varient en même temps, confondant ainsi leurs effets respectifs. Cette remarque a été mise en avant dans une étude de Bégué *et al.* (1994) qui montre que les mesures expérimentales de  $g_s$  de différentes espèces de Poacées sont sous-estimées par rapport aux courbes de réponses, car elles prennent en compte l'effet séparé de chacune des variables. Afin de surmonter cette confusion, des courbes de réponse ont été réalisées avec le Licor LI-6400 dans le but d'obtenir l'effet séparé de chaque variable sur  $g_s$ .

## 6. Courbes de réponses

La réponse au PAR est de forme polynomiale du second ordre avec un optimum vers  $1400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , pour la réponse à la température de la feuille, la courbe est de la même forme avec un optimal à  $26^\circ\text{C}$  (*figure 16*). En réponse au VPD, la courbe obtenue est linéaire négative. La relation pour le PAR est différente de celle obtenue par Massonnet *et al.* (2007) sur deux variétés de pommiers, qui est de forme hyperbolique. Pour les deux autres variables (VPD et  $T_l$ ), les relations avec  $g_s$  sont de même forme que celles de Massonnet *et al.* (2007). Cette différence de forme de courbe de réponse pourrait être liée à une variabilité inter-variétés. Dans son étude sur les Poacées, Bégué *et al.* (1994) trouvent la même courbe de réponse au VPD que dans notre étude.

## 7. Confrontation $g_s/g_{s\text{max}}$ mesurées et $g_s/g_{s\text{max}}$ simulées et $g_s/g_{s\text{max}}$ calculé

La confrontation des  $g_s/g_{s\text{max}}$  mesurées et  $g_s/g_{s\text{max}}$  simulées par le modèle de Jarvis (*figure 17*) montre chez PS9 et PT8 d'une manière générale, que la simulation de  $g_s/g_{s\text{max}}$  sous-estime  $g_s/g_{s\text{max}}$  mesurée. Cette sous-estimation devient encore plus forte lorsque  $g_s/g_{s\text{max}}$  s'approche de 1, ce qui a déjà été observé dans l'étude de Massonnet (2007). Les  $g_{s\text{max}}$  sont différents en fonction de nos arbres. Pour PS9,  $g_{s\text{max}} = 0.362$  alors que pour PT8  $g_{s\text{max}} = 0.266$ . Le suivi de  $g_{s\text{max}}$  sur la période d'étude aurait été bénéfique car il est possible que  $g_{s\text{max}}$  évolue au cours du temps en fonction des saisons ou des carences de l'arbre. D'après la *figure 17*, la confrontation des  $g_s/g_{s\text{max}}$  mesurées et simulées ne donne pas la même réponse selon l'état d'irrigation.



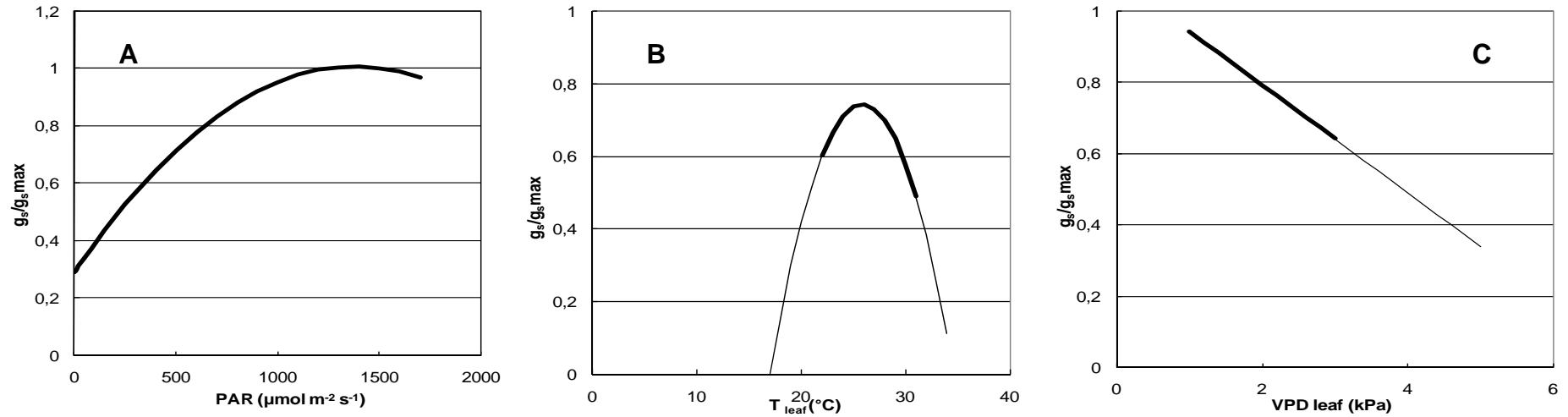


Figure 16 : Réponse de  $g_s$  normalisé par  $g_s$  max (le maximum de conductance stomatique obtenue) **A** : au PAR, **B** : à la température de la feuille et **C** : au VPD. En **A** :  $g_s/g_{Smax} = -3.78^E.07*PAR^2+0.00104275*PAR+0.28882$  ( $R^2 = 98.75$ ). En **B** :  $g_s/g_{Smax} = -0.00947159*T^2+0.489527*T^0-5.5821$ . En **C**  $g_s/g_{Smax} = -0.150937*VPD+1.09421$

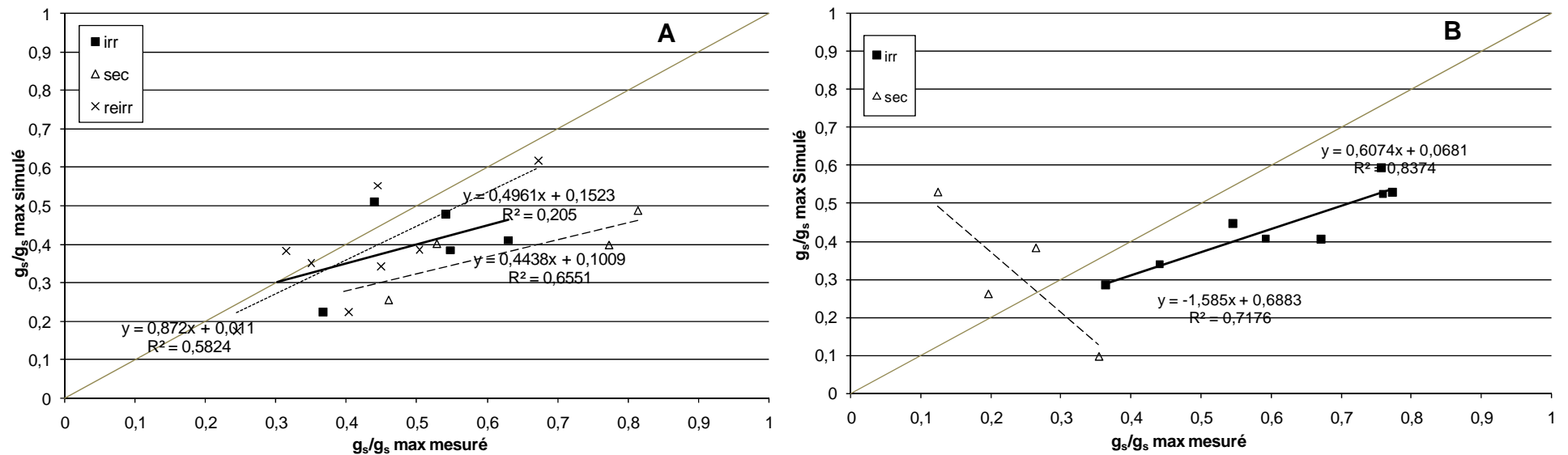


Figure 17 : Comparaison de la conductance max stomatique mesurée **A** : de la feuille haute 2 de PT8, **B** : de la feuille haute 2 de PS9 et simulée par le modèle de Jarvis (légende des courbes de tendance : irrigué : trait plein ; sec : tiré, réhydraté : pointillés)

Pour le PT8 dans les conditions d'irrigation optimale, le coefficient de corrélation n'est pas élevé ( $R^2 = 0.20$ ), à l'inverse de PS9, pour lequel  $R^2 = 0.83$ . La conductance simulée par l'équation de Jarvis semble assez bien correspondre à  $g_s$  mesurée au niveau de la feuille chez PS9. Lors de la contrainte hydrique, la confrontation montre que le modèle ne simule pas correctement  $g_s$  au niveau de la feuille. Alors que pour PT8, durant la même période que la contrainte hydrique de PS9, les valeurs simulées de  $g_s/g_{smax}$  correspondent relativement bien à celles mesurées ( $R^2 = 0.65$ ). Au vu de ces résultats, la sécheresse semble donc avoir un effet significatif sur  $g_s$  et peut être considérée comme un paramètre important à prendre en compte lors de la modélisation de  $g_s$ . Les données mesurées pour PS9 lors de la réhydratation n'ont pas été modélisées, car les feuilles suivies ont été changées au cours de la période de mesure, à la suite de la défoliation.

Lors de cette contrainte hydrique, le modèle semble sous estimer la conductance au niveau de la feuille. Cette sous estimation peut être expliquée de différentes manières : (i) Le  $g_{smax}$  mesuré avec le LI-6400 a pu être sous-estimée, en fonction du choix de la feuille ; (ii) les mesures des conditions climatiques au poromètre ont pu être erronées, (iii) le fait que le modèle de Jarvis pour cette étude soit simplifié, en négligeant les réponses de  $Ca$  et  $\Psi_l$  (Massonnet *et al.*, 2007). Pour rendre réellement compte de ce qui se passe au niveau de la feuille, il semble donc nécessaire de prendre d'autres facteurs en compte. Le Roux *et al.* (2001) et Shangguan *et al.* (2000) préconisent de prendre en compte l'évolution de l'azote de la feuille en fonction des différentes périodes d'irrigation. Cependant, la mesure de cette valeur implique la destruction des feuilles. C'est pour la même raison que le suivi du  $\Psi_l$  est difficile.

## **8. Evolution de la température des feuilles en fonction de la contrainte hydrique**

En comparant la température des feuilles de PS4 et PT8 lors de la contrainte hydrique, la température foliaire est plus élevée pour PS4 que pour PT8, mais uniquement pour les feuilles basses à la date du 28/06/11 (*Figure 18*). Durant les autres jours, la température foliaire moyenne de PS4 est très proche de celle de PT8. La différence de température durant la période de contrainte hydrique peut être due au stress hydrique, qui entraîne une diminution de la transpiration et donc une diminution du flux de chaleur apporté par le rayonnement. Cependant cette hausse des températures n'est visible que pour les feuilles basses. La *figure 11* montre en effet que les feuilles hautes sont plus soumises à des conditions climatiques variables, mais en lien direct avec les variations de rayonnement. Ainsi, le stress hydrique n'entraînerait pas forcément une augmentation de la température foliaire des feuilles hautes. Pour les valeurs qui ne sont pas entourées, les différences de température peuvent être dues simplement au décalage horaire, et donc à la variation de la température au cours de la journée.

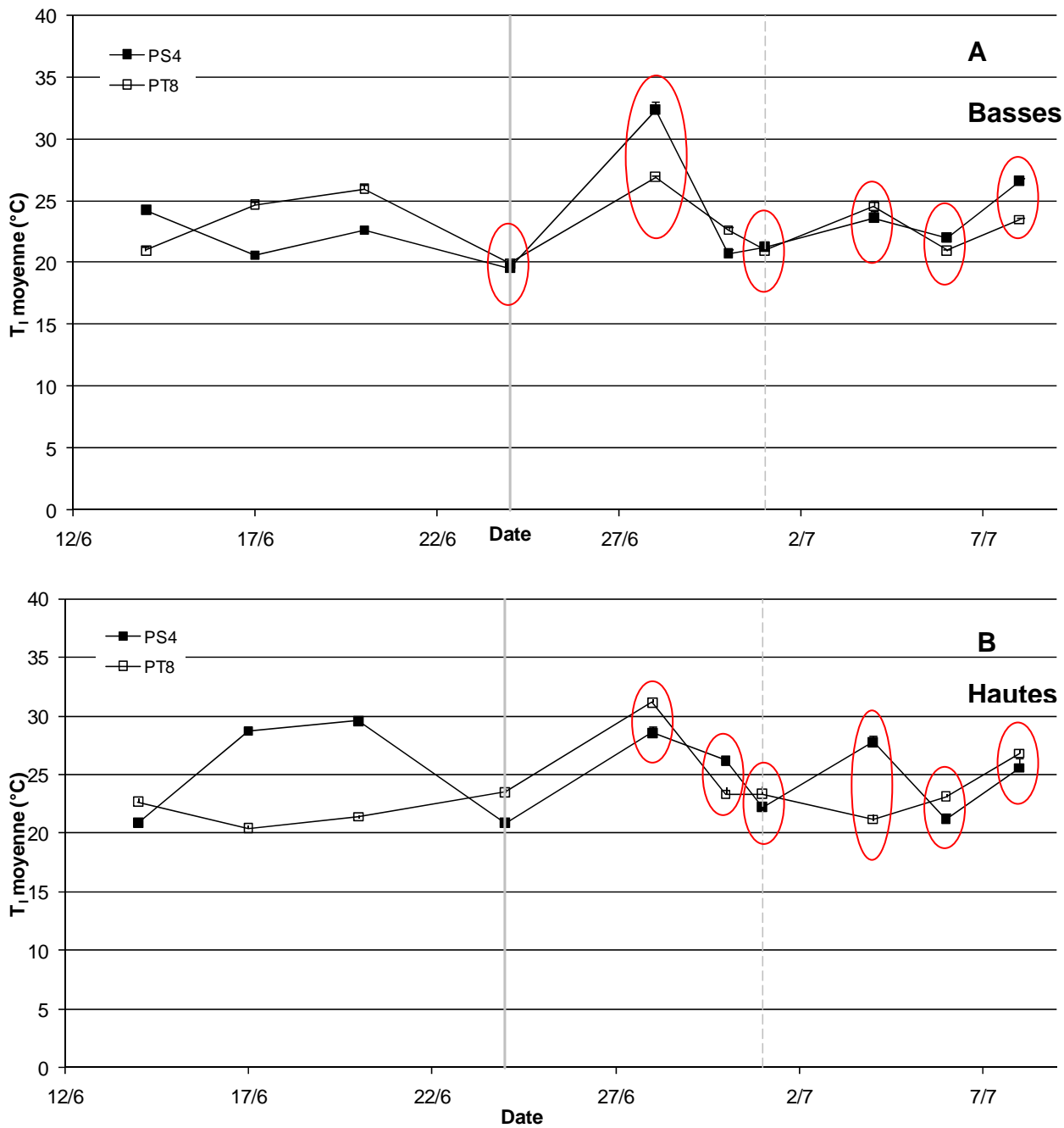


Figure 18 : Evolution de la température moyenne foliaire (°C) de PS4 et PT8 sur toute la période de mesure : **A** : feuilles basses, **B** : feuilles haute. Les barres d'erreur (lorsqu'elles sont visibles) représentent l'erreur standard ( $n = 5$ ). Les valeurs entourées correspondent aux jours où les mesures ont été faites à 2h d'intervalle maximum.

## V. Conclusion et Perspectives

Cette étude a permis de suivre l'évolution de la transpiration et de la conductance stomatique sur des pommiers soumis à trois périodes d'irrigation. Elle montre que  $g_s$  diminue progressivement dès le début de la contrainte hydrique. TR diminue très fortement lorsque la totalité des réserves hydriques disponibles (réserves du sol et de l'arbre) sont épuisées. Le pommier semble donc attendre qu'il n'ait plus d'eau pour que sa transpiration s'interrompe, malgré une diminution de  $g_s$ . Cette dernière répond aux paramètres climatiques (PAR, VPD et  $T_1$ ) durant la période d'irrigation, comme le montrent nos courbes de réponses. Nos mesures au poromètre ne permettent pas quant à elles de séparer l'effet de chacune des variables climatiques. Ceci viendrait du fait que leurs effets sont couplés lors du suivi. Les valeurs simulées de  $g_s$  selon le modèle de Jarvis montrent que ce dernier sous-estime les mesures. Ceci peut venir du fait que le modèle de Jarvis a été réduit à l'exploitation de trois variables climatiques. Un des résultats mis en avant est que la température des feuilles basses augmente lorsqu'elles sont soumises à une contrainte hydrique. L'ensemble de ces résultats montre que le modèle de conductance stomatique ne simule pas correctement  $g_s$  dans les conditions d'irrigations et de contrainte hydrique.

Pour les prochaines études,  $g_{Smax}$  devrait être mieux estimé (plus de mesures au sein de la couronne) mais également suivi dans le temps. Cela permettrait de modéliser la variabilité temporelle et spatiale de  $g_{Smax}$ , comme par exemple en prenant en compte le taux d'azote foliaire. Cela permettrait au final de mieux normaliser la valeur de  $g_s$ . Parallèlement, il semble nécessaire de compléter ces données par des variables permettant de tenir compte du stress hydrique sans pour autant que la mesure soit destructive. Par exemple, nous pouvons envisager le suivi en continu de l'humidité relative du sol, ou bien de développer un index à partir des valeurs de LVDT (Daudet *et al.*, 2005). Une fois que les modèles de conductance stomatique relieront correctement le comportement hydrique des arbres, sous les différentes périodes d'irrigation, une irrigation suffisante pourra être apportée aux arbres dans le but de palier l'effet des sécheresses dues au changement climatique.

## VI. Réflexion personnelle

Ce stage réalisé à l'INRA Crouël m'a agréablement surpris. Il m'a permis de découvrir le milieu de la recherche qui m'était alors inconnu. Il a été très enrichissant d'intégrer une équipe de recherche tant sur les méthodes de travail que sur la réflexion à apporter sur la mise en place d'une étude. L'analyse de données à la fin de la période de mesures, m'est apparue comme une phase délicate. En effet, étant stagiaire je n'avais sans doute pas assez de recul sur l'axe de recherche.



Ce stage m'a beaucoup appris notamment sur le travail en équipe, les modalités d'expérience à mettre en place avant l'étude et la communication sont des points essentiels permettant le bon déroulement d'une expérimentation. Après ce stage je pense avoir acquis une certaine autonomie et un regard critique qui m'aideront à mener à bien un projet.

Les discussions avec mon maître de stage m'ont permis d'éclaircir mes idées sur la suite de mes études et mon avenir professionnel. En effet au début de ce stage, le milieu de la recherche m'a tellement intéressé que j'ai pensé en faire mon métier. Mais après moult réflexions, je pense tout de même intégrer un Master professionnel l'an prochain. Mais pourquoi pas dans quelques années, intégrer une équipe en tant qu'ingénieur de recherche.

Durant ce stage, l'aspect écophysiological m'a beaucoup intéressé, décrire des interactions à l'échelle de la plante entière en fonction des conditions climatiques est très intéressant, pour comprendre par la suite les interactions à l'échelle moléculaire. C'est pour cela que je pense que ce stage a bien complété ma formation de Master 1 GEPV, où les aspects génétiques et moléculaires sont privilégiés



## Références bibliographiques

- Allen C. D., Macalady A. K., Chenchouni H., et al.,** (2010). A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*. **259**: 660-684.
- Ameglio T., Daudet F. A., Archer P., et al.,** (1993). Comparaison de trois méthodes de mesure de la transpiration de jeunes arbres. *Agronomie*. **13**: 751-759.
- Bégué A., Hanan N. P. and Prince N. D.** (1994). Modélisation de la conductance stomatique de couverts végétaux Sahéliens site central-ouest, Hapex-Sahel 1992. Xème journées hydrologiques, ORSTOM.
- Buckley T. N.** (2005). The control of stomata by water balance. *New Phytologist*. **168**: 275-291.
- Damour G., Simonneau T., Cochard H., et al.,** (2010). An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant Cell and Environment*. **33**: 1419-1438.
- Daudet F. A., Ameglio T., Cochard H., et al.,** (2005). Experimental analysis of the role of water and carbon in tree stem diameter variations. *Journal of Experimental Botany*. **56**: 135-144.
- Dayau S., Valancogne C., Morand D., et al.,** (1992). Measuring of sap flow in lysimeter-grown kiwi stem using the heat balance method. *Cahiers ORSTOM, Serie Pedologie*. **27**: 373-379.
- Denden M., Ben Tiba B. and Hlaoua W.** (2008). Morphological, anatomical and physiological characteristics of tolerance to drought for peach, pear and apple trees. *Cahiers Agricultures*. **17**: 445-449.
- Endres L.** (2007). Daily and seasonal variation of water relationship in sugar apple (*Annona squamosa* L.) under different irrigation regimes at semi-arid Brazil. *Scientia Horticulturae*. **113**: 149-154.
- Girona J., Mata M., Fereres E., et al.,** (2002). Evapotranspiration and soil water dynamics of peach trees under water deficits. *Agricultural Water Management*. **54**: 107-122.
- Granier A.** (1985). Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Annales des Sciences forestières*. **42**: 193-200.
- Granier A.** (1987). Mesure du flux de sève brute dans le tronc du Douglas par une nouvelle méthode thermique. *Annales des Sciences forestières*. **44**: 1-14.
- Hopkins W. G. and Evrard C.-M.** (2003). Physiologie Végétale in De Boeck Supérieur Bruxelles, 532 p.
- Hsaio T. C.** (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*. **24**: 519-570.
- Hubert B. and Schmidt E.** (1937). Eine kompensations-methode zur thermoelktrischen Messung langsamer Salftströme. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* **55**: 514-529.





**IPCC (2007).** Climate change 2007: synthesis report. Contribution of working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of Intergovernmental Panel on Climate Change. Pauchauri R.K. and Reisinger A. (eds), Geneva (Switzerland), IPCC: 104 p.

**Jarvis P. G.** (1976). Interpretation of Variations in Leaf Water Potential and Stomatal Conductance Found in Canopies in Field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*. **273**: 593-610.

**Jones H. G.** (1998). Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of experimental Botany*. **49**: 387-398.

**Le Roux X., Walcroft A. S., Daudet F. A., et al.,** (2001). Photosynthetic light acclimation in peach leaves: importance of changes in mass : area ratio, nitrogen concentration, and leaf nitrogen partitioning. *Tree Physiology*. **21**: 377-386.

**Levitt J.** (1980). Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses. New-York, Academic. Press. Inc. **Volume II**: 607p

**Marshall D. C.** (1958). Measurement of sap flow in conifers by heat pulse transport. *Plant Physiology*. **33**: 385-396.

**Massonnet C., Costes E., Rambal S., et al.,** (2007). Stomatal regulation of photosynthesis in apple leaves: Evidence for different water-use strategies between two cultivars. *Annals of Botany*. **100**: 1347-1356.

**McDowell N., Pockman W. T., Allen C. D., et al.,** (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*. **178**: 719-739.

**Mignon A. and Do F.** (1999). ACFLOW - Un modèle d'analyse des transferts hydrique chez un acacia phréatophyte. Note technique n°3. O. Acacia. Dakar (Senegal), Institut de Recherche pour le Développement (IRD): 25 p.

**Misson L., Limousin J.-M., Rodriguez R., et al.,** (2010). Leaf physiological responses to extreme droughts in Mediterranean Quercus ilex forest. *Plant Cell and Environment*. **33**: 1898-1910.

**Mpelasoka B. S., Behboudian M. H. and Mills T. M.** (2001). Water relations, photosynthesis, growth, yield and fruit size of 'Braeburn' apple: Responses to deficit irrigation and to crop load. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*. **76**: 150-156.

**Nasr Z., Ben Aissa I. and Ben Mechlia N.** (1999). Estimation de la transpiration de pommiers sous climat semi-aride, par la mesure du flux de sève brute. *Fruits*. **54**: 271-276.

**Patane C.** (2011). Leaf Area Index, Leaf Transpiration and Stomatal Conductance as Affected by Soil Water Deficit and VPD in Processing Tomato in Semi Arid Mediterranean Climate. *Journal of Agronomy and Crop Science*. **197**: 165-176.

**Rejeb M. N., Laffray D. and Louguet P.** (1991). Modification de la conductance stomatique de diverses origines tunisiennes de caroubier (*Ceratonia siliqua* L.) soumises à une contrainte hydrique



prolongée. L'amélioration des plantes pour l'adaptation aux milieux arides. E. AUPELF-UREF. Paris, John Libbey Eurotext.: 149-158.

**Rodrigues B. M., Souza B. D., Nogueira R. M., et al.,** (2010). Tolerance to water deficit in young trees of jackfruit and sugar apple. *Revista Ciencia Agronomica*. **41**: 245-252.

**Ryan M. G.** (2011). Tree responses to drought. *Tree Physiology*. **31**: 237-239.

**Shangguan Z. P., Shao M. A. and Dyckmans J.** (2000). Nitrogen nutrition and water stress effects on leaf photosynthetic gas exchange and water use efficiency in winter wheat. *Environmental and Experimental Botany*. **44**: 141-149.

**Sircelj H., Tausz M., Grill D., et al.,** (2007). Detecting different levels of drought stress in apple trees (*Malus domestica* Borkh.) with selected biochemical and physiological parameters. *Scientia Horticulturae*. **113**: 362-369.

**Tardieu F. and Davies W. J.** (1993). Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*. **16**: 341-349.

**Triboulot M. B., Fauveau M. L., Bréda N., et al.,** (1996). Stomatal conductance and xylem-sap abscisic acid (ABA) in adult oak trees during a gradually imposed drought. *Ann. For. Sci.* **53**: 207-220.

**Tsuchida Y., Negoro K. and Hishiike M.** (2010). Effect of Initiation Timing of Drought Stress on Carbohydrate Content and Vegetative Growth in Japanese Apricot (*Prunus mume* Sieb. et Zucc.) 'Nanko'. *Journal of the Japanese Society for Horticultural Science*. **80**: 19-25.

**Tyree M. T. and Sperry J. S.** (1989). Vulnerability of Xylem to Cavitation and Embolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. **40**: 19-38.

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

**Whitehead D.** (1998). Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. *Tree Physiology*. **18**: 633-644.

**Wibbe M. L. and Blanke M. M.** (1997). Effect of fruiting and drought or flooding on carbon balance of apple trees. *Photosynthetica*. **33**: 269-275.

**Yoon T. M.** (1995). Effects of Water-Stress on Water Relation Parameters and Stomatal Conductance of Fuji Apple-Trees. *Gartenbauwissenschaft*. **60**: 16-21.



## Site Web

[www.fruits-et-légumes.net](http://www.fruits-et-légumes.net)

[www.fnppruits.com](http://www.fnppruits.com)

[www.cours-pharmacie.com](http://www.cours-pharmacie.com)

<http://envsupport.licor.com/index.jsp?m=Discontinued&spec=LI-1600,Manuals&menu=Porometers>



# **Annexes**

**Annexe I** : Historique de la méthode d'estimation de la transpiration

**Annexe II** : Equations du bilan de chaleur

**Annexe III** : Equations pour le calcul de TR et  $g_s$

**Annexe IV** : Photos de PS3 avant et après sécheresse

**Annexe V** : Photos de bourgeons en débourrement de PS3 et PS9





# Annexe I

## Historique de la méthode d'estimation de la transpiration

De nombreuses méthodes permettent d'estimer l'évapotranspiration d'une culture à des pas de temps variés de l'ordre de l'heure, de la journée ou de la semaine. Cependant toutes ne sont pas applicables au même couvert végétal. Pour les cultures couvrant bien le sol, de nombreuses méthodes sont utilisées, en revanche lorsqu'il s'agit d'un couvert discontinu, le choix est plus restreint par soucis de représentativité. Certaines de ces méthodes ne permettent pas de distinguer l'évaporation des plantes cultivées de celle du sol ou de la végétation secondaire qui le recouvre (Valancogne and Nasr, 1989).

Pour cette étude de la transpiration sur le pommier, plusieurs méthodes auraient pu être choisies : la mesure par pesée (difficilement applicable à des arbres), la mesure de transpiration par échange gazeux et la mesure par flux de sève dans le tronc par bilan thermique. Cette dernière a une très bonne sensibilité de l'ordre de 3%, alors que la méthode par échange gazeux a systématiquement tendance à sous-estimer les mesures de transpiration (dues à des variations de pressions entre autre) Pour une meilleure adaptation au type de couvert, ici l'arbre et pour une meilleure sensibilité, la méthode utilisée au cours de cette étude pour mesurer la transpiration sera la mesure par flux de sève par bilan thermique (Ameglio *et al.*, 1993). Cette méthode thermique consiste à appliquer une source de chaleur sur le tronc dans le but de mesurer les différences de températures de part et d'autre du corps chauffant dû au débit de sève brute. Le champ de température sera plus ou moins perturbé selon l'importance du flux de sève.

Historiquement, ces méthodes thermiques sont étudiées depuis de nombreuses années. L'une des premières études qui a été réalisée, consistait à faire passer une onde de chaleur dans la sève brute et de suivre sa vitesse de déplacement en assimilant la vitesse de déplacement de la sève brute à celle de l'onde de chaleur (Hubert and Schmidt, 1937). La relation qui lie en fait ces deux vitesses sera trouvée plus tard par Marshall, (1958). Par la suite, une autre méthode a été utilisée : la méthode (Granier, 1985; Granier, 1987), une aiguille émettant une puissance calorifique constante est implantée dans le courant de sève brute. Une relation est établie entre la température de l'aiguille et la vitesse de la sève. Mais ces méthodes ne donnent que la vitesse moyenne de la sève brute, pour obtenir un débit, il faudrait établir l'aire du xylème actif. Mais ce n'est pas évident de donner ces valeurs pour des arbres qui ont de faibles diamètres.

## Annexe II

### Equations du bilan de chaleur

$$F = (W - Q_c - Q_{Lat} - Q_{st}) / (\rho_e c_e \delta T) \quad (\mathbf{A})$$

Avec :

F : Flux de sève brute totale qui circule dans l'arbre ( $\text{dm}^3 \text{h}^{-1}$ )

W : Quantité de chaleur apporté par unité de temps connue (W)

$Q_c$  : Flux de chaleur par conduction (W)

$Q_{Lat}$  : Flux de chaleur latéral (W)

$Q_{st}$  : Terme de stockage de chaleur (W)

$\rho_e$  : Masse volumique de la sève brute

$c_e$  : Chaleur massique de la sève brute

} Assimilable à l'eau pure  $\rho_e c_e = 4.18 \cdot 10^6 \text{ J m}^{-3} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$

$\delta T$  : Echauffement de la sève ( $^\circ\text{C}$ )

Avec :

$$Q_c = -C_{therm} (A/dx) (DT_1 - DT_2) \quad (\mathbf{B})$$

$C_{therm}$  : Conductivité thermique du bois (fixé à  $0.5 \text{ W m}^{-1} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$ )

A : l'aire de la section transversale du tronc ( $\text{m}^2$ )

dx : la distance entre deux sondes (0.5 cm)

$$Q_{Lat} = -K_1 \delta T_1 \quad (\mathbf{C})$$

$K_1$  = coefficient de conduction ( $\text{W}^\circ\text{C}^{-1}$ )

$$Q_{st} = \rho_{bh} c_{bh} \cdot V \cdot dT_c/dt \quad (\mathbf{D})$$

$\rho_{bh}$  : masse volumique du tronc

$c_{bh}$  : Chaleur massique du tronc

}  $\rho_{bh} c_{bh} \approx 2.6 \text{ à } 3.0 \cdot 10^6 \text{ J m}^{-3} \text{ }^\circ\text{C}^{-1}$

## Annexe III

### Equations de calcul de TR et $g_s$

Le taux de transpiration peut-être calculé de deux façons : soit en prenant en compte le débit volumique (1), soit en termes de vapeur de gradient de densité de vapeur entre la feuille et l'air, divisée par la somme des résistances stomatiques plus la couche limite diffuse (2) :

$$(1). TR = (\rho_c - \rho_a) \frac{F}{A}$$

$$(2). TR = \frac{\rho_l - \rho_c}{r_s + r_b}$$

$\rho_c$  : densité de vapeur de l'eau dans la cuvette ( $\mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ )

$\rho_a$  : densité de vapeur de l'air sec entrant dans la cuvette

F : le débit d'air sec

A : surface de la feuille ( $\text{cm}^2$ )

$\rho_l$  : densité de vapeur de l'eau dans la feuille

$r_s$  : résistance stomatique

$r_b$  : résistance de la couche limite diffuse ( $r_b=0.15 \text{ s cm}^{-1}$ )

Les deux équations réunis permettent de mesurer la résistance stomatique (3).

$$(3). r_s = \frac{A}{F} \left( \frac{\rho_l - \rho_c}{\rho_c - \rho_a} \right) - r_b \text{ cm s}^{-1}$$

Un tableau donnant la densité de vapeur saturante en fonction de la température est stockée dans la mémoire du LI-1600. L'atmosphère interne de la feuille est supposée être saturée, de ce fait la densité de vapeur de la feuille correspond à la densité de vapeur saturante à la température de la feuille. La densité de vapeur de la cuvette est la densité de vapeur saturante à la température de la cuvette

Grâce à cette équation, la conductance stomatique est calculée par l'équation (4) ci-dessous:

$$(4). g_s = \frac{1}{r_s} \text{ cm s}^{-1}$$

## Annexe IV



Photo de PS3 avant et après la sécheresse. (Source INRA, 2011).

## Annexe V



**A**



**B**

Photo de bourgeon en débourrement **A** : PS3, **B** : PS9. (Source INRA, 2011)







## Résumé

Avec l'augmentation du nombre de sécheresses les arbres seront plus souvent soumis à des contraintes hydriques. Pour maintenir une activité hydrique au sein de l'arbre, une régulation des pertes en eau par transpiration durant les périodes de stress s'imposera à l'arbre. La conductance stomatique ( $g_s$ ) est l'un des paramètres majeurs régulant la transpiration (TR).

L'objectif principal de cette étude est de mieux comprendre les variations dans le temps de TR et de  $g_s$  du pommier (variété Delbard Jubilé®) sous trois régimes hydriques : sous irrigation, sous contrainte hydrique et en période de réhydratation. Et plus précisément comprendre l'influence de trois variables climatiques : le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), la température foliaire et le déficit de pression de vapeur saturante (VPD) sur  $g_s$  au cours de ces trois périodes. Pour ce faire, la méthode du bilan de chaleur permettra de suivre l'évolution de la TR durant les différents régimes hydriques. Le suivi de  $g_s$  a été réalisé au poromètre Licor LI-1600, qui renseigne sur les principales variables climatiques. Les courbes de réponses aux différentes variables climatiques ont été réalisées avec le système Licor LI-6400.

Le  $g_s$  des feuilles hautes est plus sensible aux variables climatiques que celui des basses. Sous contrainte hydrique,  $g_s$  diminue tout de suite alors que la transpiration continue encore durant un temps variable avant de s'interrompre. Durant les trois périodes d'irrigation, les mesures de  $g_s$  n'ont pas pu être mises en relation avec aucune des trois variables climatiques. Lors de la sécheresse, des relations entre les mesures de  $g_s$  et le PAR et le VPD ont été trouvées. Le rapport  $g_s/g_{Smax}$  simulée selon le modèle de Jarvis montre que ce dernier modèle tend à sous estimer le rapport  $g_s/g_{Smax}$  mesuré.

Les modèles établis ne permettent pas encore de simuler correctement  $g_s$  lors de contraintes hydriques. Lors de cette étude, l'influence des trois variables étant mélangée, une relation entre  $g_s$  et l'un de ces facteurs a été difficile à obtenir. Pour éviter une sous estimation de  $g_s$ , il sera nécessaire de prendre en compte d'autres variables.

**Mot clés** : conductance stomatique, contrainte hydrique, PAR, pommier (*Malus Prumila Mill*), température, transpiration, VPD

## Abstract

With the increase of drought events, the trees will be more often subject to water stress. To maintain a non-limiting water status in the tree, a strong regulation of water loss by transpiration during periods of stress would be experienced by the tree. Stomatal conductance ( $g_s$ ) is one of the major parameters regulating transpiration (TR).

The main objective of this study is to better understand the variations in time of TR and  $g_s$  of apple tree (Delbard Jubilee® variety) under three water regimes: under irrigation, under water stress, and a rehydration period. And more precisely, to understand the influence of three climatic variables: the photosynthetically active radiation (PAR), leaf temperature and vapor pressure deficit (VPD) on  $g_s$  during the three periods. To do this, the heat balance method tracked the evolution of TR during the different water regimes.  $g_s$  was monitored with a porometer Licor LI-1600, which provides also data of climatic key variables. The response curves to different climatic variables were performed with the Licor LI-6400 system.

The higher leaves are more sensitive than the lower to climatic variables. Under water stress,  $g_s$  decrease immediately while TR is maintained for a variable time before stopping. During the three periods of irrigation,  $g_s$  was not related to any of the three climatic variables. During the water stress relationships between  $g_s$  and the PAR and VPD were found. The  $g_s/g_{Smax}$  ratio simulated according to the Jarvis model showed that the latter tends to underestimate the measured  $g_s/g_{Smax}$  ratio.

The models developed do not simulate correctly  $g_s$  during water stress. In this study the influences of the three climatic variables being mixed, a relationship between  $g_s$  and one of these factors has been difficult to obtain. To avoid an underestimation of  $g_s$ , it is necessary to take into account other variables.

**Key words**: stomatal conductance, water stress, PAR, apple tree (*Malus Prumila Mill*), temperature, transpiration, VPD