



HAL
open science

Analyse et suivi de la contrainte hydrique chez le soja: mesure et comparaison des indicateurs en vue d'une modélisation des transferts hydriques

E. Vanderchmitt

► To cite this version:

E. Vanderchmitt. Analyse et suivi de la contrainte hydrique chez le soja: mesure et comparaison des indicateurs en vue d'une modélisation des transferts hydriques. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National Agronomique Paris Grignon, 1993. Français. NNT: . tel-02852564

HAL Id: tel-02852564

<https://hal.inrae.fr/tel-02852564>

Submitted on 7 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.

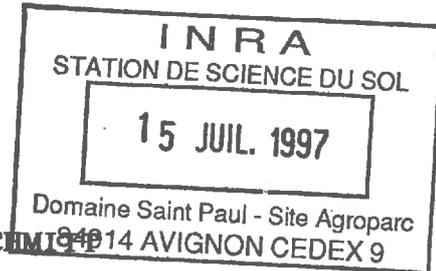
L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

TH-HC29

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS-GRIGNON

INSTITUT NATIONAL DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE
AVIGNON-MONTFAVET

THESE



présentée par **Eric VANDERCHIMPE**

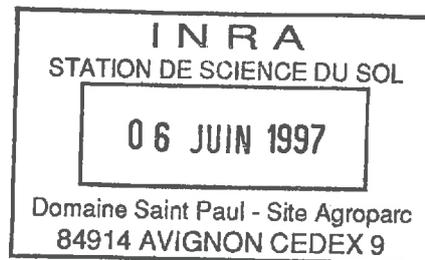
Ingénieur agronome de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de
Montpellier

pour l'obtention du titre de

DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

**ANALYSE ET SUIVI DE LA CONTRAINTE
HYDRIQUE CHEZ LE SOJA :**

***MESURE ET COMPARAISON DES INDICATEURS
EN VUE D'UNE MODELISATION DES TRANSFERTS HYDRIQUES***



Soutenue le 1^{er} Mars 1993 devant la commission d'examen composée de:

MM A. PERRIER, Professeur, INA Paris-Grignon,	président
H.G. JONES, Professor, University of Nottingham,	rapporteur
B. SAUGIER, Professeur, Université PARIS XI,	rapporteur
P. CRUIZIAT, directeur de recherches, INRA Clermont-Fd,	examineur
P. KOSUTH, ingénieur du GREF, CEMAGREF Montpellier,	examineur
B. SEGUIN, directeur de recherches, INRA Avignon-Montfavet,	examineur

Avant-Propos

Ce mémoire est l'aboutissement de trois années de recherches en collaboration avec diverses équipes et personnes que je tiens ici à remercier pour leur aide et leur soutien.

Mes premiers remerciements s'adressent à MM A.CONESA et A.PERRIER (maître de thèse), instigateurs de cette thèse, tant sur le plan de la définition du sujet qu'au niveau du financement global par la Région Languedoc - Roussillon et l'INRA, sans lequel il m'aurait été difficile d'entreprendre un tel travail.

Je tiens également à remercier tous les membres du jury qui ont accepté de juger le travail entrepris, en commençant par MM H.G.JONES et B.SAUGIER, rapporteurs, MM P.CRUIZIAT, B.SEGUIN et P.KOSUTH, examinateurs, et enfin M A. PERRIER, président du jury.

Cette thèse a été menée pour la moitié du temps à la station de Bioclimatologie INRA d'Avignon Montfavet et pour l'autre moitié au LECSA INRA de Montpellier.

Je suis très reconnaissant envers l'équipe de Bioclimatologie d'Avignon qui m'a toujours accueilli de manière chaleureuse et dont tous les membres sans exception m'ont aidé pour des raisons très diverses.

Je tiens à remercier en particulier A.BAILLE pour son accueil au laboratoire; B.SEGUIN (maître de thèse) pour ses conseils toujours judicieux dans tous les domaines, malgré le peu d'affinités qu'il a pu éprouver sur le sujet; N.BRISSON pour notre collaboration pendant et bien après l'expérimentation de 1990; et P.G.SCHOCH pour nos entrevues très instructives mais toujours trop courtes depuis que la fonction de président du centre d'Avignon lui a été confiée.

Malgré la profonde transformation du laboratoire, j'ai pu m'intégrer au sein du LECSA à Montpellier grâce à la sympathie des diverses équipes et à la présence de C.BALDY, qui a toujours su me consacrer quelques instants de son temps précieux lorsque cela me paraissait nécessaire. Même si je ne leur ai pas toujours montré, je leur exprime ici ma plus grande sympathie.

Le CEMAGREF a permis de m'accueillir avec ma panoplie d'appareils pendant l'été 1991 pour une seconde expérimentation sur le soja et je tiens à remercier plus précisément MM P.RUELLE et P.KOSUTH de la division Irrigation pour la collaboration active qui s'est instaurée entre nous.

Mes travaux de recherche m'ont incité à prendre des contacts avec de nombreuses personnes d'horizons divers. Tous m'ont été d'un grand secours lors de ma thèse.

Je suis très reconnaissant envers C.VALANCOGNE (INRA, Bioclimatologie, Bordeaux) pour son apprentissage de la technique de mesure du débit de sève et J.HOROYAN (INRA, Science du Sol, Avignon Montfavet) pour la réalisation de tels capteurs; T.SIMONNEAU et J.G.HUGUET (INRA, Agronomie, Avignon Montfavet) pour leurs conseils tant scientifiques que pratiques sur la micromorphométrie et la micropsychométrie; L.TICHIT (INRA, Technologie, Avignon Montfavet) pour sa disponibilité toujours renouvelée à me donner les nombreux produits chimiques employés et ses conseils en la matière; A.BERGER (CEFE - CNRS, Montpellier) pour ses apports de connaissance en physiologie de la plante.

Et puis, je ne peux oublier le trio de chercheurs de Bioclimatologie du laboratoire de physiologie intégrée de l'arbre fruitier (PIAF) à Clermont-Ferrand: MM P.CRUIZIAT, F.A.DAUDET et T.AMEGLIO, dont les préoccupations scientifiques sur arbre sont très proches des miennes sur plante herbacée. La confrontation de nos idées sur tous les sujets m'a toujours été très fructueuse.

Enfin, ces trois années m'ont permis de nouer des liens particuliers avec quelques individus qui m'ont beaucoup aidé à surmonter certaines difficultés (parfois même sans qu'ils s'en aperçoivent). Ces personnes me sont très chères et je sais que je leur dois beaucoup pour la réussite de cette thèse. Merci mille fois à Line, Danièle, Eric et Pascale, Irène, Thierry S. et Thierry A., Pierre, Bernard, Pascal, Nadia et Stéphane, Béatrice, Loïc, Albert, Isabelle, Jacques-Eric, Ayo, Pascal, Christophe ... et les autres.

Mes dernières éloges vont droit à Muriel car elle a su me supporter pendant cette longue épreuve et m'offrir le plus beau des cadeaux: mon petit Bastien.

De gros BISOUX à vous deux.

TABLE DES MATIERES

	Pages
INTRODUCTION	1
1^{ère} PARTIE LES MOYENS D'ETUDE DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE ...	3
-CHAPITRE I- LES INDICATEURS HYDRIQUES DE LA PLANTE	4
1/ Les indicateurs connus	4
a/ L'humidité pondérale	4
a/ définitions	4
B/ mesure	5
Γ/ avantages et inconvénients	5
b/ Le potentiel hydrique par chambre de pression ...	5
a/ définitions	5
B/ mesure	7
Γ/ avantages et inconvénients	8
c/ La résistance stomatique par porométrie	8
a/ définition	8
B/ mesure	9
Γ/ avantages et inconvénients	9
d/ La micromorphométrie	10
a/ définition et historique.....	10
B/ mesure	10
Γ/ avantages et inconvénients	11
2/ Les indicateurs à mettre au point	12
a/ Le potentiel hydrique par micropsychromètre	12
a/ principe	12
B/ 2 modes de mesure	14
Γ/ l'étalonnage	15
δ/ mise au point d'une correction pour les effets des gradients de température	17
ε/ autres corrections	21
μ/ installation et mesure	22
σ/ avantages et inconvénients	24
b/ Le débit de sève brute par la méthode du bilan de chaleur	24
a/ principe	25
B/ les différents flux	25
Γ/ simplification de la méthode	28
δ/ réalisation pratique	28
ε/ résultats - comparaison à l'ETR	29
μ/ avantages et inconvénients	30

-CHAPITRE II-	PRESENTATION DES EXPERIMENTATIONS SUR LE SOJA	31
1/	Le climat	31
2/	Le sol	32
3/	La plante	32
2^{ème}	PARTIE ANALYSE DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE SUR LE SOJA	34
-CHAPITRE I-	CARACTERISATION DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE	35
1/	Le climat	35
a/	Apports d'eau et demande évaporative	35
b/	Autres données climatiques	35
2/	Le sol	36
a/	Le stock d'eau du sol	36
b/	La tension de l'eau dans le sol	37
3/	La plante	38
a/	Développement végétatif	39
a/	<i>hauteur totale</i>	39
B/	<i>indice foliaire</i>	39
Γ/	<i>stades phénologiques</i>	40
b/	Développement reproducteur	40
c/	Rendement	41
-CHAPITRE II-	LES INDICATEURS DE STRESS	42
1/	Qu'est-ce-qu'un indicateur de stress ?	42
a/	Définition	42
b/	Utilisations d'un paramètre mesurable en tant qu'indicateur de stress	43
a/	<i>utilisation du paramètre seul à un instant donné de la journée</i>	43
B/	<i>utilisation d'une différence entre deux instants donné du même paramètre</i>	43
Γ/	<i>utilisation d'un cumul de paramètre sur la journée</i>	44
2/	Validité des indicateurs de stress sur le soja	45
a/	Humidité pondérale	45
b/	Potentiel hydrique	45
a/	<i>potentiel de base</i>	45

<i>B/ potentiel au midi solaire</i>	46
<i>Γ/ intégration du potentiel hydrique sur la</i> <i> journée</i>	46
/	
<i>c/ Diamètre de tige</i>	47
<i>a/ diamètre de tige au lever du soleil</i>	47
<i>B/ amplitude de contraction diurne</i>	48
<i>Γ/ intégration du diamètre de tige sur la</i> <i> journée</i>	48
3/ Comparaison des indicateurs de stress sur le soja ...	50
<i>a/ Comparaison des indicateurs de stress reconnus</i> .	50
<i>a/ humidité pondérale et diamètre de tige</i>	50
<i>B/ résistance stomatique</i>	50
<i>Γ/ potentiel hydrique de base</i>	51
<i>δ/ les indicateurs de stress les plus pertinents</i> <i> sur le soja</i>	52
<i>b/ Comparaison des intégrales journalières</i> <i>d'indicateurs hydriques</i>	53
3^{ème} PARTIE LES INTERACTIONS ENTRE INDICATEURS HYDRIQUES ..	55
-CHAPITRE I- FONCTIONNEMENT HYDRIQUE JOURNALIER DU SOJA ..	56
1/ Revue bibliographique des relations entre indicateurs hydriques	56
2/ Caractérisation des relations entre indicateurs hydriques	58
<i>a/ Relation entre potentiel hydrique foliaire et</i> <i>transpiration</i>	58
<i>b/ Relation entre le potentiel hydrique foliaire et</i> <i>le débit de sève</i>	59
<i>c/ Relation entre le potentiel hydrique foliaire et</i> <i>le diamètre de tige</i>	59
<i>d/ Relation entre le diamètre de tige et le débit de</i> <i>sève</i>	60
<i>e/ Interprétation synthétique des mécanismes</i> <i>hydriques au cours de la journée</i>	61
<i>a/ remarque sur la période de croissance</i>	61
<i>B/ situation hydrique satisfaisante</i>	62
<i>Γ/ situation de déficit hydrique</i>	62
3/ Signification physiologique des mécanismes hydriques mis en jeu lors d'une journée de stress	64
<i>a/ Remarques préliminaires</i>	65
<i>b/ Fonctionnement hydrique de la plante au cours</i> <i>d'une journée de stress</i>	66

c/ Evolution du fonctionnement tout au long du dessèchement	70
4/ Les réservoirs d'eau dans la plante	70
a/ Le réservoir "feuilles": unicité	70
b/ Le réservoir "tige": duplicité	71
a/ mise en évidence	71
B/ à quoi correspondent ces réservoirs dans la tige ?	72
c/ Fonctionnement des réservoirs dans la plante ...	74
 -CHAPITRE II- MODELISATION DES TRANSFERTS HYDRIQUES	77
1/ Image du système "plante" utilisée pour la modélisation	77
a/ Récapitulatif des enseignements apportés sur le fonctionnement hydrique du soja	77
b/ Equivalence électrique du schéma - plante	77
2/ Caractéristiques du modèle	78
a/ Variables d'entrée	78
a/ la transpiration	78
B/ le diamètre de tige	79
Γ/ le potentiel du sol	79
b/ Variables de sortie	81
c/ Paramètres	81
3/ Résolution du système	82
a/ L'équation différentielle du système	82
b/ Résolution	84
a/ détermination du courant d'absorption I_{abs}	85
B/ détermination des autres inconnues	86
c/ Etude des cas particuliers	87
d/ Détermination des paramètres et constantes dans le cas général	88
a/ détermination des constantes λ et μ	88
B/ détermination des paramètres du modèle	89
4/ Les sorties du modèle	91
a/ Etude des flux de circulation d'eau et des gradients de potentiel dans la plante	91

b/ Etude de la relation potentiel foliaire /
absorption 92

c/ Validation du modèle sur des données acquises
en 1991 92

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES 94

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANNEXES

INTRODUCTION

Le milieu méditerranéen est soumis à de forts contrastes climatiques. S'il est caractérisé par de fortes pluies en automne et au printemps, il présente aussi une période sèche estivale prononcée qui correspond à la campagne de production pour la plupart des végétaux. L'eau devient alors un facteur limitant de culture.

L'eau joue un rôle fondamental dans la formation des organes végétatifs et reproducteurs mais aussi dans le grossissement des fruits. Les premiers stades reproducteurs sont les plus sensibles à la raréfaction de l'eau. En effet, la récolte ne concerne alors que peu de fruits et ceux-ci sont de faibles dimensions et poids. Qu'il s'agisse de cultures fruitières, légumières ou même de grandes cultures, le manque d'eau pose un problème incompatible avec l'intensification.

Actuellement, la solution à ce problème la plus fréquemment retenue est l'utilisation d'apports d'eau de complément par irrigation lorsqu'une ressource en eau le permet. Elle est même encouragée par l'Etat qui subventionne des projets d'installation hydraulique dans certaines zones défavorisées (les Cévennes dans le département du Gard par exemple pour maintenir une agriculture dans ces zones difficiles) ou même les grands réseaux comme la Compagnie Nationale du BAS RHONE LANGUEDOC ou la Société Nationale du CANAL de PROVENCE).

Toutefois, avec le développement de l'irrigation, le gaspillage de l'eau est apparu. Les premières installations (type gravitaire) présentaient des pertes d'eau très importantes. De même, l'arrosage était réalisé de façon relativement fréquente afin de maintenir le sol humide en surface. Les critères de décision d'irrigation n'existaient pas, si ce n'est le seul critère visuel.

Récemment, une prise de conscience générale a eu lieu en raison de l'augmentation du prix de l'eau mais aussi parce qu'elle constitue un bien précieux qu'il ne faut pas gâcher. Les économies d'eau, tout comme les économies d'énergie, sont devenues une obligation. Elles se sont traduites par:

* une réduction des apports d'eau sur le terrain. Les réseaux d'irrigation sont devenus plus performants mais aussi plus économes. Les techniques ont évolué: l'irrigation gravitaire a été remplacée progressivement par l'aspersion (respectivement 10% et 85% actuellement des surfaces irriguées); l'irrigation localisée (goutte à goutte), plus récente et encore plus économe en eau que l'aspersion, est en pleine expansion puisqu'elle a triplé en 10 ans (5% des surfaces irriguées actuellement)(RIEUL, 1990).

* une étude sérieuse des besoins en eau des cultures afin de n'apporter en complément que ce qui est nécessaire à la plante pour produire de façon suffisante un fruit de qualité (ces deux critères n'étant pas équivalents en terme d'apport d'eau).

L'étude des besoins en eau se traduit concrètement lors de la campagne par la réponse à donner à deux questions:

* quand apporter le complément d'eau sur la parcelle ?

* combien apporter (suivant la disponibilité de l'eau et le type de technique employée) ?

La quantité d'eau apportée à chaque irrigation est le plus souvent déterminée de façon arbitraire (BERDOU, 1991). Le plus important devient alors la connaissance précise du moment où les plantes sont sensibles au déficit hydrique. Cette sensibilité est déterminée expérimentalement par la différence entre un traitement qui subit le dessèchement et un témoin qui est maintenu bien irrigué.

Cependant, les indicateurs hydriques permettant de déceler un stress n'ont parfois pas de signification physiologique précise et sont alors uniquement considérés comme des "boîtes noires" (cas du diamètre de tige par exemple). Le comportement de chaque indicateur n'est que peu souvent associé au fonctionnement hydrique général de la plante ou à son développement (croissance, ontogénèse, photosynthèse, ...). Dans le cadre de ce mémoire, les indicateurs hydriques ont été analysés uniquement en fonction de l'état hydrique de la plante mais malheureusement pas également en fonction du rendement quantitatif et qualitatif final. Le thème général de l'étude est ainsi plutôt orienté vers la compréhension du fonctionnement hydrique de la plante que vers la production finale, même si toutefois les conséquences de l'étude ne sont pas sans répercussion directe.

L'objectif de cette thèse est de montrer que tous les indicateurs hydriques liés à la plante ont chacun leur signification propre dans la caractérisation de l'état hydrique de la plante lors d'un dessèchement naturel mais qu'ils sont cependant bien liés entre eux par des mécanismes hydriques particuliers.

Pour atteindre cet objectif, des moyens importants ont été employés car l'étude nécessite:

* de nombreux indicateurs hydriques afin de les comparer entre eux,

et * une référence "bien irriguée" vis à vis du traitement "stress" subissant la contrainte hydrique.

Tous ces moyens sont présentés dans une première partie. Certains indicateurs hydriques de la plante font l'objet d'un approfondissement méthodologique sur le soja car leur utilisation est encore récente (cas du potentiel hydrique de tige par micropsychromètre et du débit de sève dans la tige).

Nous étudierons en seconde partie la réaction différentielle de tous les indicateurs présentés avec, auparavant, une caractérisation générale du dessèchement.

Enfin, grâce à une interprétation relativement poussée des relations journalières obtenues entre les indicateurs hydriques, un schéma électrique sera associé à la plante, permettant ainsi de lier toutes les mesures par un modèle.

1^{ère} PARTIE

LES MOYENS D'ETUDE DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE

Une meilleure gestion de l'eau sur la parcelle signifie, mis à part l'amélioration des techniques d'irrigation, une meilleure connaissance des gains et pertes en eau. C'est le bilan hydrique. Il consiste à établir les apports et les pertes d'eau au niveau d'un volume de sol supposé contenir le système racinaire de la plante. Les apports sont les pluies (P) et les irrigations (I) tandis que les pertes sont l'évaporation du sol et la transpiration de la plante (soit cumulées égales à l'ETR) ainsi que les excès d'eau que le volume de sol ne peut absorber (ruissellement R) ou retenir (drainage D). Ce bilan a pour conséquence la variation de stock d'eau contenue dans le volume de sol considéré.

$$\Delta \text{Stock}_{\text{eau sol}} = P + I - \text{ETR} - R - D$$

Cette équation permet, à partir de mesures d'apport d'eau, d'humidité volumique du sol, et en négligeant le ruissellement et le drainage sous certaines conditions, d'estimer la consommation du couvert végétal et du sol dans la zone de mesure. Néanmoins, malgré sa simplicité, ce bilan hydrique est lourd à mettre en oeuvre et sujet à de nombreuses incertitudes. L'apparition de la tensiométrie (mesure de potentiel hydrique du sol) a permis de détecter directement le dessèchement du sol de manière nettement plus aisée mais il n'est alors plus question de déterminer quantitativement les besoins en eau. Le potentiel du sol n'est qu'un indicateur lié au dessèchement du sol.

Le sol étant le réservoir principal dans lequel puisent les racines de la plante, il apparait tout-à-fait justifié de l'étudier. Toutefois, les recherches actuelles sont tournées vers la culture car, tout compte fait, c'est elle qui représente l'enjeu final et non le sol.

Les pertes d'eau par évapotranspiration du couvert végétal et du sol ont pu être déterminées grâce à des études physiques d'échange d'énergie dans l'atmosphère. L'estimation de l'ETR est alors réalisée à partir de mesures atmosphériques principalement (rayonnement, températures sèche et humide d'air, vitesse de vent, ...).

Actuellement, l'échelle d'étude s'est réduite à l'individu plante et il est possible d'estimer quantitativement ou qualitativement les pertes d'eau du végétal. La mesure du débit de sève au pied de la plante permet de connaître les quantités d'eau absorbées par l'ensemble des racines alors que le potentiel hydrique de tige ou de feuilles, le diamètre de tige ou la résistance stomatique, à l'égal du potentiel de sol, permettent uniquement d'indiquer un état hydrique particulier de la plante.

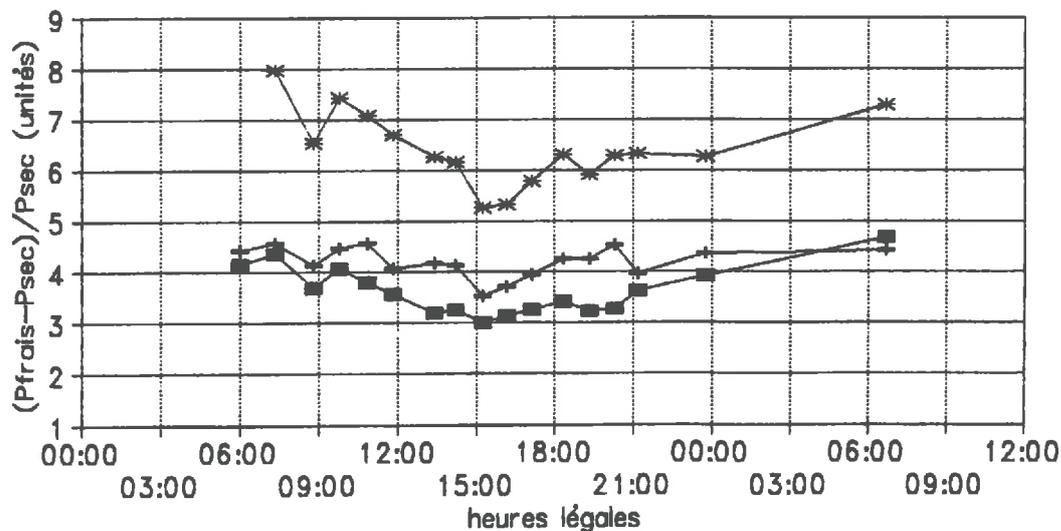
Nous avons choisi d'employer les indicateurs hydriques liés à la plante dans l'étude qui va suivre car ils sont d'actualité et que eux-seuls peuvent nous apporter des informations intéressantes sur le fonctionnement hydrique de la plante.

JOUR	HEURE	Pf moy. (g)	σ (g)	Ps moy. (g)	σ (g)	Hp moy.	σ
20-Août	06:24	2.423	0.221	0.490	0.043	3.95	0.13
20-Août	07:36	1.853	0.325	0.393	0.070	3.73	0.14
20-Août	08:33	2.070	0.215	0.443	0.053	3.69	0.19
20-Août	09:31	1.695	0.296	0.394	0.076	3.32	0.19
20-Août	10:30	1.730	0.524	0.370	0.090	3.62	0.30
20-Août	11:37	1.621	0.194	0.384	0.051	3.34	1.02
20-Août	13:03	1.528	0.317	0.380	0.086	3.05	0.14
20-Août	14:01	1.787	0.288	0.428	0.056	3.16	0.16
20-Août	15:05	1.674	0.259	0.420	0.056	2.98	0.21
20-Août	16:00	1.575	0.295	0.401	0.082	2.93	0.08
20-Août	17:00	1.870	0.401	0.409	0.144	4.59	3.34
20-Août	18:03	1.739	0.371	0.444	0.082	2.89	0.15
20-Août	19:00	1.435	0.316	0.358	0.074	3.00	0.13
20-Août	20:03	1.251	0.290	0.313	0.070	2.98	0.07
20-Août	21:00	1.588	0.426	0.383	0.099	3.13	0.21
20-Août	23:50	2.163	0.666	0.475	0.137	3.55	0.20
21-Août	06:45	1.525	0.393	0.345	0.104	3.47	0.29

Tableau n°1: Humidité pondérale des feuilles niveau haut

(Pf = Poids frais; Ps = Poids sec; Hp = Humidité pondérale
variabilité relative du poids sec au cours de la journée = 10.9 %)

Humidité pondérale 9 - 10 AOUT 1990



FEUILLES HAUT
 FEUILLES BAS
 TIGE HAUT

σ feuilles = 0.2 σ tige = 0.4

GRAPHIQUE n°1

-CHAPITRE I- LES INDICATEURS HYDRIQUES DE LA PLANTE

Ils sont au nombre de cinq que nous allons examiner successivement. Deux d'entre eux feront l'objet d'une analyse plus approfondie, car ils ont été sujet à une étude méthodologique de notre part.

1/ Les indicateurs connus

a/ L'humidité pondérale:

a/ définitions:

La quantité d'eau retenue dans un organe peut s'exprimer en terme de volume ou de poids. Le volume étant une mesure difficile à appréhender, la masse a été choisie comme base de référence. Le poids d'eau d'un organe s'écrit alors comme une différence de poids:

$$P_{\text{eau}} = P_{\text{frais}} - P_{\text{sec}}$$

organe intact prélevé
même organe passé à l'étuve
(70°C pendant 48 h)

Les organes prélevés n'étant pas tous identiques, il est nécessaire de rapporter ce terme à une variable représentative de l'organe considéré. Trois formules sont alors proposées :

* la teneur en eau:

$$TE = \frac{P_{\text{eau}}}{P_{\text{frais}}}$$

* l'humidité pondérale:

$$Hp = \frac{P_{\text{eau}}}{P_{\text{sec}}}$$

* la teneur en eau relative:

$$TER = \frac{P_{\text{eau}}}{(P_{\text{turgescents}} - P_{\text{sec}})}$$

où $P_{\text{turgescents}}$ = poids de l'organe après réhumectation complète dans une atmosphère saturée en humidité.

La teneur en eau relative est la variable a priori la plus significative mais elle fait intervenir le poids de l'organe en pleine turgescence. Or, la mesure de celui-ci représente une contrainte opératoire très importante lorsque le nombre d'échantillons croît rapidement. Elle n'a donc pas été retenue.

La variabilité relative du poids sec est très voisine de celle du poids frais, ce qui rend le choix entre humidité pondérale et teneur en eau très arbitraire (cf tableau n°1). Cependant, SCHOCH et SANTOS CANDELARIO (1973) montrent que l'évolution journalière du poids sec est quasiment nulle pour un organe adulte. Ce résultat n'a pu être vérifié dans notre cas car l'échantillonnage est trop disparate en poids (variabilité relative du poids sec de 20%) par rapport à la variabilité du poids sec causée par son évolution au cours de la journée (11%)

(cf tableau n°1). Le choix s'est donc porté préférentiellement sur l'humidité pondérale.

Les résultats finaux sont exprimés en unités (de poids sec). L'écart-type de la mesure est en moyenne de 0.2 (cf graphique n°1).

B/ mesure:

En pratique, la mesure a été réalisée à partir de 5 échantillons prélevés et ensachés sur le terrain, puis pesés à la balance de précision (1/1000^e g) au laboratoire, avant et après passage à l'étuve.

Γ/ avantages et inconvénients:

La méthode est très simple et le résultat quasi-immédiat mais la formule choisie n'est assurément pas la meilleure vis à vis de la teneur en eau relative. La mesure est destructive et le mode opératoire lourd. Les matériels utilisés, à savoir balance de précision et étuve, sont également relativement coûteux à acquérir.

b/ Le potentiel hydrique par chambre de pression:

a/ définitions:

Le potentiel hydrique est l'énergie avec laquelle l'eau est retenue dans les tissus. Il dérive du potentiel chimique.

Pour un seul constituant, l'enthalpie libre G s'écrit:

$$G = n.R.T.\ln(p) + \text{Constante}$$

où: n = nombre de moles
R = constante des gaz parfaits
T = température (K)
p = pression (Pa)

$$\mu = \left[\frac{\delta G}{\delta n} \right]_{T,P} = R.T.\ln p \quad (\text{potentiel chimique})$$

Le potentiel hydrique est égal au potentiel chimique de l'eau (μ) rapporté au même potentiel mais pris dans les conditions de référence (μ'):

$$\Psi_{T,p} = \mu - \mu' = R.T.\ln p - R.T.\ln p' = R.T.\ln \left[\frac{p}{p'} \right]$$

p = pression actuelle de vapeur d'eau à la température T = p(T)
p' = pression de référence de vapeur d'eau = pression de vapeur saturante à la température T = P(T)

<p>Ainsi, $\Psi_{T,P} = R.T.\ln \left(\frac{P}{P(T)} \right)$</p> <p>$p$ = pression partielle de vapeur d'eau à la température T</p> <p>$P(T)$ = pression de vapeur saturante à la température T</p>	<p>Ψ en $J.mol^{-1}$</p> <p>$R = 8.31 J.mol^{-1}.K^{-1}$</p> <p>$T$ en K</p>
--	---

Le potentiel hydrique est ici exprimé en $J.mol^{-1}$. Il peut être converti sous les formes suivantes:

* énergie par unité de masse:

$\Psi_{T,P} = \frac{R.T}{M_w} \cdot \ln \left(\frac{P}{P(T)} \right)$	<p>Ψ en $J.kg^{-1}$</p> <p>M_w = masse molaire de l'eau</p> <p>$= 18.10^{-3} kg.mol^{-1}$</p>
--	--

ou * énergie par unité de volume:

$\Psi_{T,P} = \frac{R.T}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{P}{P(T)} \right) \quad (1)$	<p>Ψ en $J.m^{-3}$ (équivalent Pa)</p> <p>V_w = volume molaire de l'eau</p> <p>$= 18.10^{-6} m^3.mol^{-1}$</p>
--	---

Cette dernière formulation est celle employée par les physiologistes pour sa simplicité d'expression et son équivalence avec la pression. Elle sera donc adoptée dans tous les développements qui vont suivre.

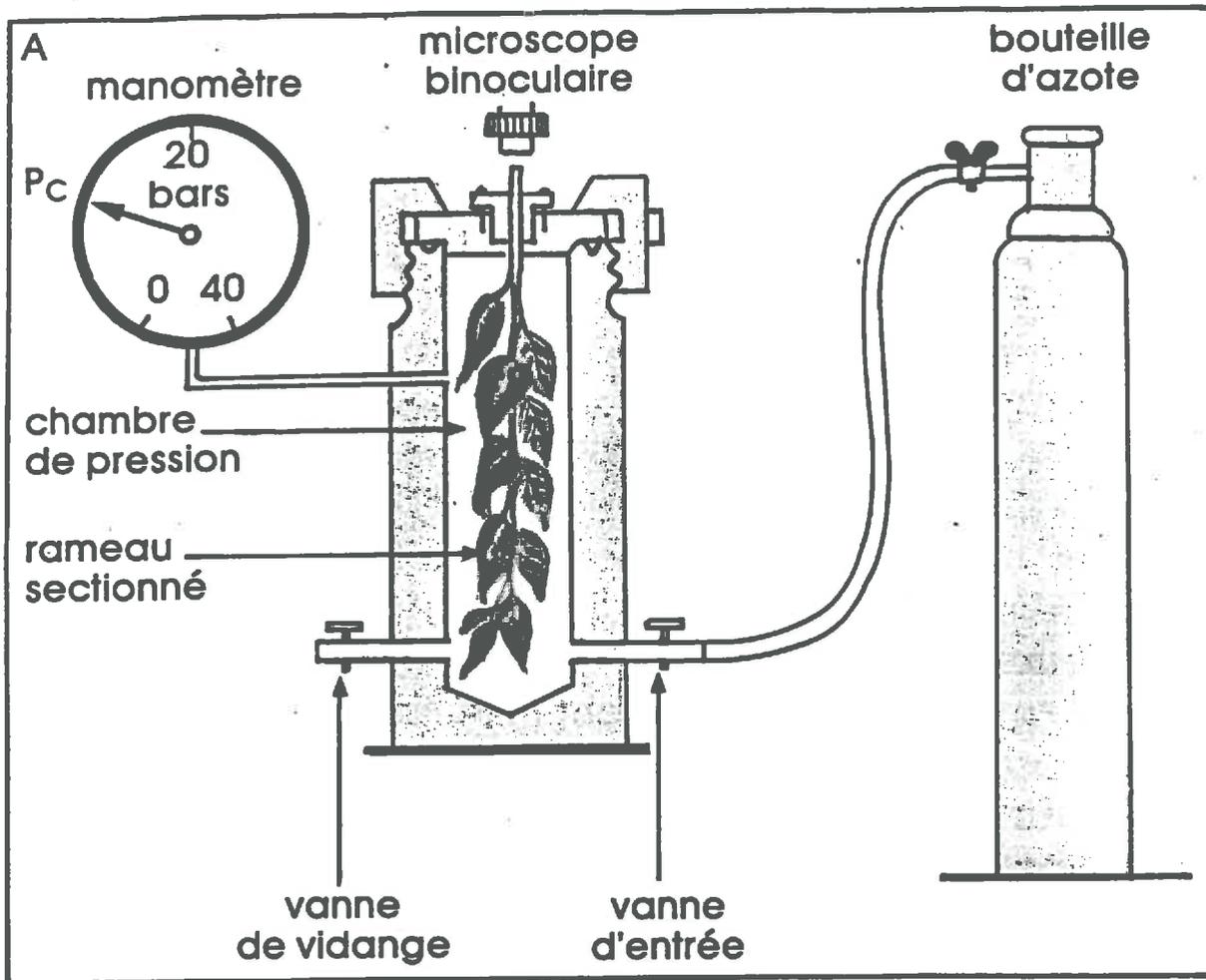
Ce potentiel hydrique théorique total (Ψ_T) est, dans un tissu végétal, composé d'une somme de plusieurs termes (SPANNER, 1972; BROWN, 1972):

* le potentiel de pression (Ψ_p) dû à la pression de l'eau contre les parois des cellules (turgescence; $\Psi_p > 0$) et à la tension de l'eau dans les vaisseaux ($\Psi_p < 0$);

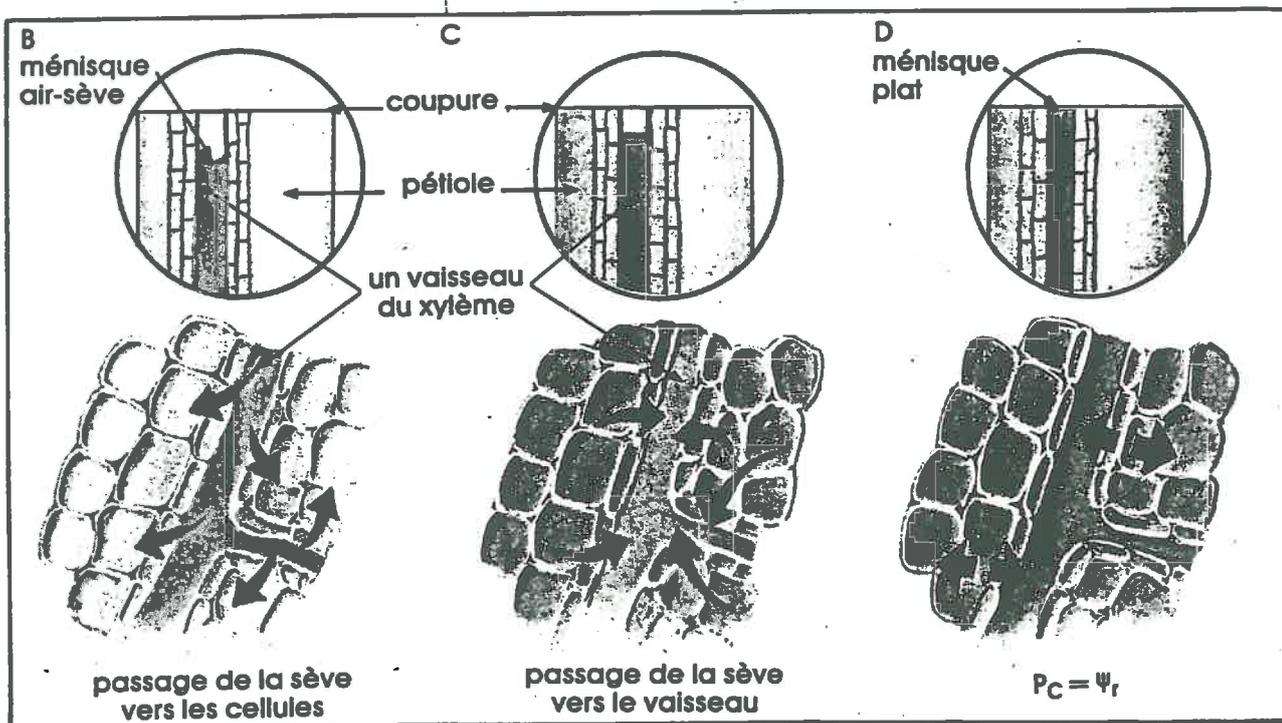
* le potentiel osmotique (Ψ_{Π}) dû à la présence de substances dissoutes dans l'eau des cellules;

* le potentiel matriciel (Ψ_M) qui est la résultante du potentiel capillaire (Ψ_c) dû aux phénomènes capillaires et de tension superficielle de l'eau, et du potentiel d'adhésion (Ψ_a) dû aux phénomènes d'adhésion autour des colloïdes et des surfaces solides;

* le potentiel gravitaire (Ψ_g) dû aux forces de pesanteur.



SCHEMA n°1 (tiré de CIBRARIO, 1990)



SCHEMA n°2 (tiré de CRUIZIAT et TYREE, 1990)

Ainsi,

$$\Psi_T = \Psi_P + \Psi_{\Pi} + (\Psi_c + \Psi_a) + \Psi_g$$

Tous les termes sont négatifs à l'exception du potentiel de pression qui est positif ou négatif. Le potentiel matriciel et le potentiel gravitaire sont négligeables, pour une plante herbacée comme le soja, par rapport aux autres termes composant le potentiel total.

Dans la plupart des cas, le potentiel de pression Ψ_P est inférieur à l'opposé du potentiel osmotique Ψ_{Π} et la résultante Ψ_T est ainsi presque toujours négative. L'eau est donc le plus souvent en dépression dans la plante.

Ainsi:

$$\Psi_T = \Psi_P + \Psi_{\Pi}$$

$$\text{avec } \begin{cases} \Psi_P \geq 0 \text{ ou } \leq 0 \\ \Psi_{\Pi} < 0 \end{cases}$$

B/ mesure:

La mesure du potentiel hydrique peut s'appréhender de manière directe ou de manière indirecte.

Les micropsychromètres mesurent des écarts de température directement reliés au potentiel hydrique total (cf 2/a/a/). Ces appareils ont été étudiés plus en détail et font l'objet d'un chapitre traité plus loin dans le manuscrit (cf 2/).

L'utilisation de la chambre de pression, dite de SCHÖLANDER, est une méthode indirecte qui vise, pour une feuille, à rétablir le niveau de la sève à ce qu'il était avant sa section, grâce à une forte pression (SCHÖLANDER et al., 1965; cf schéma n°1). En effet, lorsque la feuille est sectionnée, une différence de potentiel hydrique entre les vaisseaux et les cellules foliaires est créée. La sève passe ainsi du tissu conducteur aux cellules adjacentes, formant un ménisque air-eau (cf schéma n°2). En appliquant une pression suffisante sur la feuille, ce ménisque remonte dans le pétiole. Lorsqu'il a atteint la surface de la section de feuille et qu'il est devenu horizontal, on peut montrer que la pression appliquée est égale au potentiel hydrique qui règne dans l'ensemble de la feuille (CRUIZIAT, 1989, CRUIZIAT et TYREE, 1990; cf schéma n°2).

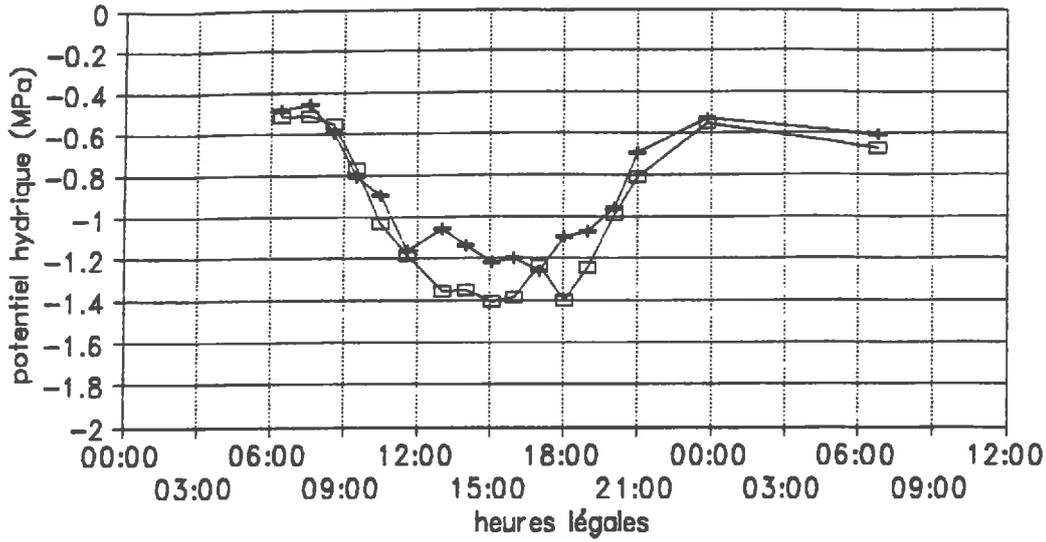
Cette méthode est considérée comme une méthode de référence et a donc été retenue pour la mesure du potentiel hydrique foliaire.

Comme pour l'humidité pondérale, la mesure a été effectuée sur 5 prélèvements (parfois 10), le plus rapidement possible. En 1990, les feuilles prélevées étaient rapidement ensachées et amenées dans un endroit frais à l'abri de la lumière où s'opérait la mesure. En 1991, les feuilles étaient rapidement mesurées sur le champ car l'appareillage était disposé à proximité du lieu de prélèvement. Ainsi, suivant le dispositif expérimental en place, le mode opératoire a changé afin de minimiser la perte de potentiel hydrique due à la transpiration qui a lieu entre le prélèvement et la mesure elle-même.

Les résultats sont exprimés en MPa (1MPa = 10^6 Pa = 10 bars).

Potentiel hydrique foliaire

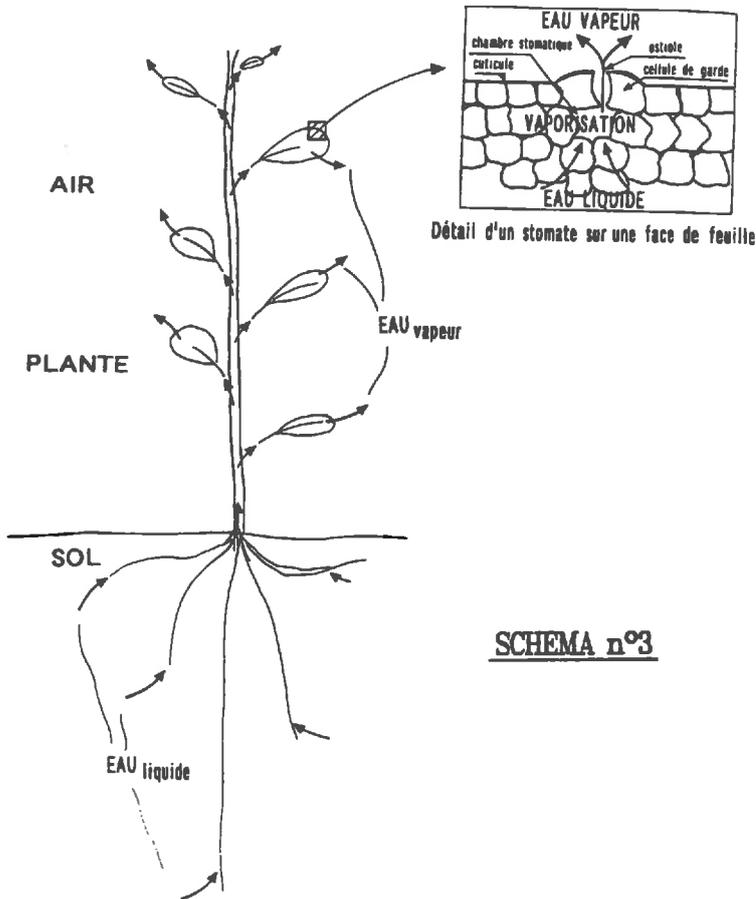
20 - 21 AOUT 1990



—□— FEUILLES HAUT —+— FEUILLES BAS

$\sigma = 0.1$ MPa au lever du soleil; $\sigma = 0.2$ MPa en milieu de journée

GRAPHIQUE n°2



SCHEMA n°3

L'écart-type des mesures varie de 0.1 MPa au lever du soleil à 0.2 MPa en milieu de journée par beau temps et en situation hydrique déficitaire (cf graphique n°2).

Γ/ avantages et inconvénients:

L'humidité pondérale donne une information sur la quantité d'eau dans le végétal mais ne fournit aucun renseignement sur les échanges d'eau à l'intérieur du végétal. Le potentiel hydrique étant une grandeur énergétique, il permet de caractériser ces flux d'eau (WIEBE, 1972; SINCLAIR et al., 1985). La chambre de pression est un appareil de mesure extrêmement robuste et fiable. Environ 3500 mesures ont été réalisées au cours des deux campagnes sans problème technique majeur. Malheureusement, tout comme pour l'humidité pondérale, cette mesure est destructive et manuelle. Elle nécessite quelques précautions d'emploi car les résultats sur soja peuvent atteindre 20 fois la pression atmosphérique. Il est également important d'effectuer rapidement les mesures afin de ne pas introduire de biais dans le résultat final (HARDEGREE, 1989; CIBRARIO, 1990)).

c/ La résistance stomatique par porométrie:

a/ définition:

L'eau et les sels minéraux absorbés par les racines circulent dans la plante à travers le système vasculaire appelé xylème. Ils traversent les racines, la tige et enfin arrivent aux feuilles. L'eau diffuse ensuite à partir des vaisseaux dans toute la feuille et en particulier vers les stomates (cf schéma n°3). Au niveau des stomates, cellules différenciées de l'épiderme, l'eau en provenance des racines est vaporisée, ce qui permet le refroidissement de la feuille: c'est la transpiration. Cette vapeur d'eau s'échappe ensuite dans l'atmosphère par l'orifice du stomate appelé ostiole. Cependant, cet orifice s'ouvre et se ferme en fonction de différents paramètres:

- * rayonnement
- * pression partielle de vapeur d'eau dans l'air ambiant
- * vitesse du vent
- * contact mécanique
- * température
- * déficit hydrique du sol

(MANSFIELD et al., 1981; LÖSCH et TENHUNEN, 1981; DAVIES et al., 1981; KATERJI et CRUIZIAT, 1985; ROUQUETTE, 1990)

Cette variation d'ouverture de l'ostiole du stomate est à la base de la définition de la résistance stomatique qui est la résistance au transfert de vapeur d'eau à travers les stomates:

$$Tr = (C_{int} - C_{ext}) / R_{st}$$

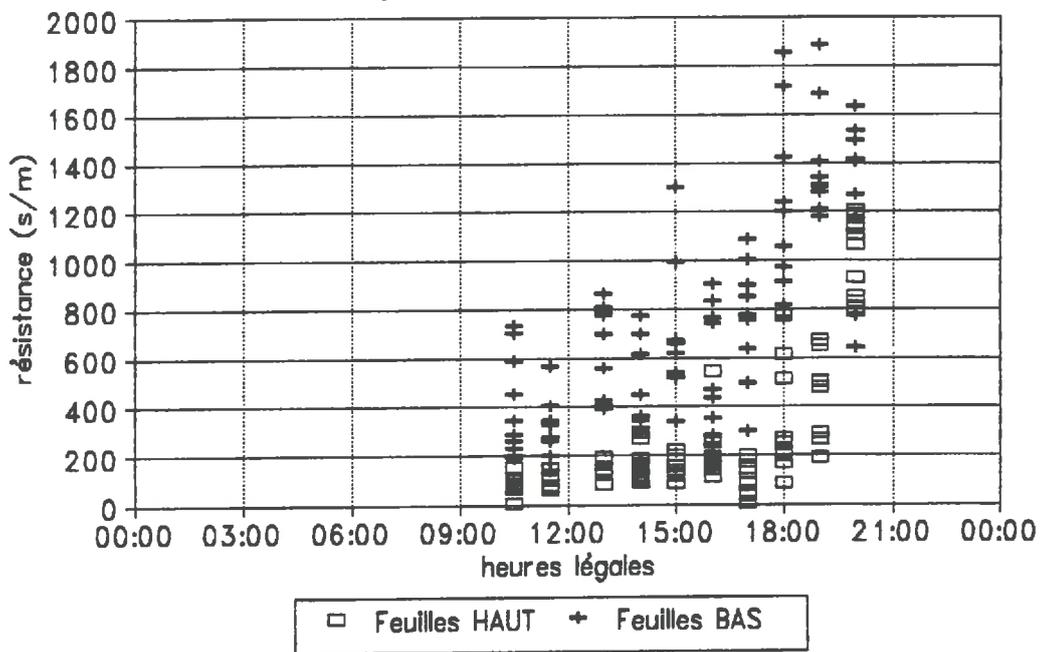
où Tr = transpiration

C_{int} = concentration de l'eau à l'intérieur des stomates

C_{ext} = concentration de l'eau à l'extérieur des stomates

R_{st} = résistance stomatique

Résistance stomatique foliaire 20 - 21 AOUT 1990



GRAPHIQUE n°3

B/ mesure:

La résistance stomatique a été mesurée ici par un poromètre à diffusion de marque "DELTA T DEVICE". Son principe repose sur la mesure du temps qui s'écoule lors de l'élévation de l'humidité relative au contact de la feuille entre deux valeurs fixées (HR2 et HR1 > HR1), cette augmentation étant provoquée par les pertes d'eau par la transpiration de la feuille.

L'appareil est constitué d'une pince qui enserme la feuille à mesurer afin de délimiter un volume d'air au contact de la feuille pour lequel le taux d'humidité relative est déterminé. Cette pince est accompagnée d'un dessiccateur d'air afin de renouveler une atmosphère initiale relativement sèche pour débiter la mesure.

Un étalonnage préalable est réalisé à partir d'une plaque perforée d'opercules de taille croissante, recouverte d'une feuille de papier buvard imbibée d'eau distillée. La relation entre la résistance à travers les opercules (connue) et l'intervalle de temps obtenu par l'étalonnage est linéaire.

Néanmoins, l'étalonnage est très sensible aux conditions atmosphériques (en particulier au rayonnement, donc à la température, à la vitesse du vent et à l'humidité relative). Il doit donc être impérativement renouvelé avant chaque série de mesures.

Il existe d'autres méthodes de détermination de la résistance stomatique (MEIDNER, 1981) telle que celle basée sur la mesure d'un courant électrique à la surface des feuilles (BOWLING, 1989).

La résistance stomatique, par définition, est exprimée en $s.m^{-1}$.

En pratique, la mesure a été réalisée sur un échantillon de 10 feuilles car la variabilité est très importante: écart-type de $300 s.m^{-1}$ en moyenne sur les résultats de 1990 (cf graphique n°3). Les stomates étant répartis non uniformément sur les deux faces de la feuille, les mesures ont été effectuées sur la face inférieure (R_{inf}) et la face supérieure (R_{sup}) de la feuille. La résistance globale R est définie par la relation suivante:

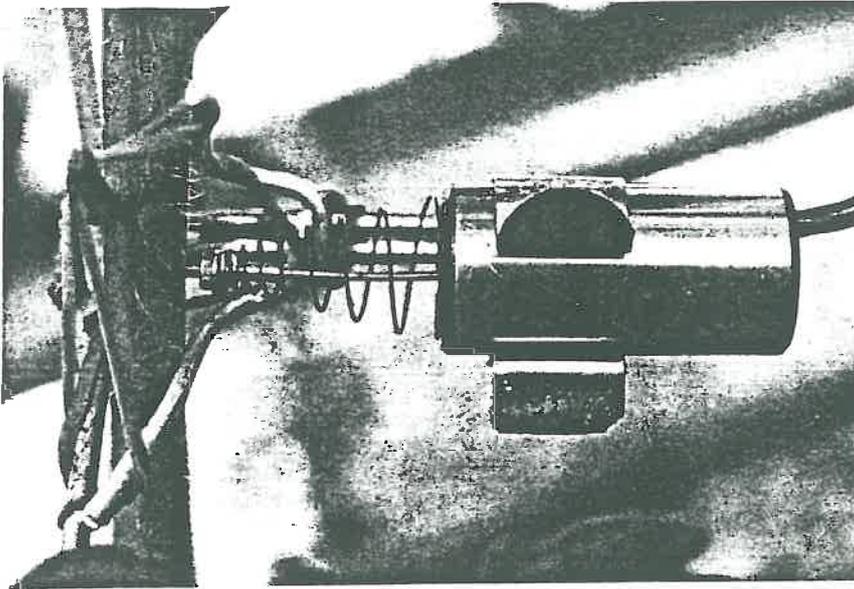
$$1/R = 1/R_{inf} + 1/R_{sup}$$

(loi d'OHM; résistances en parallèle)

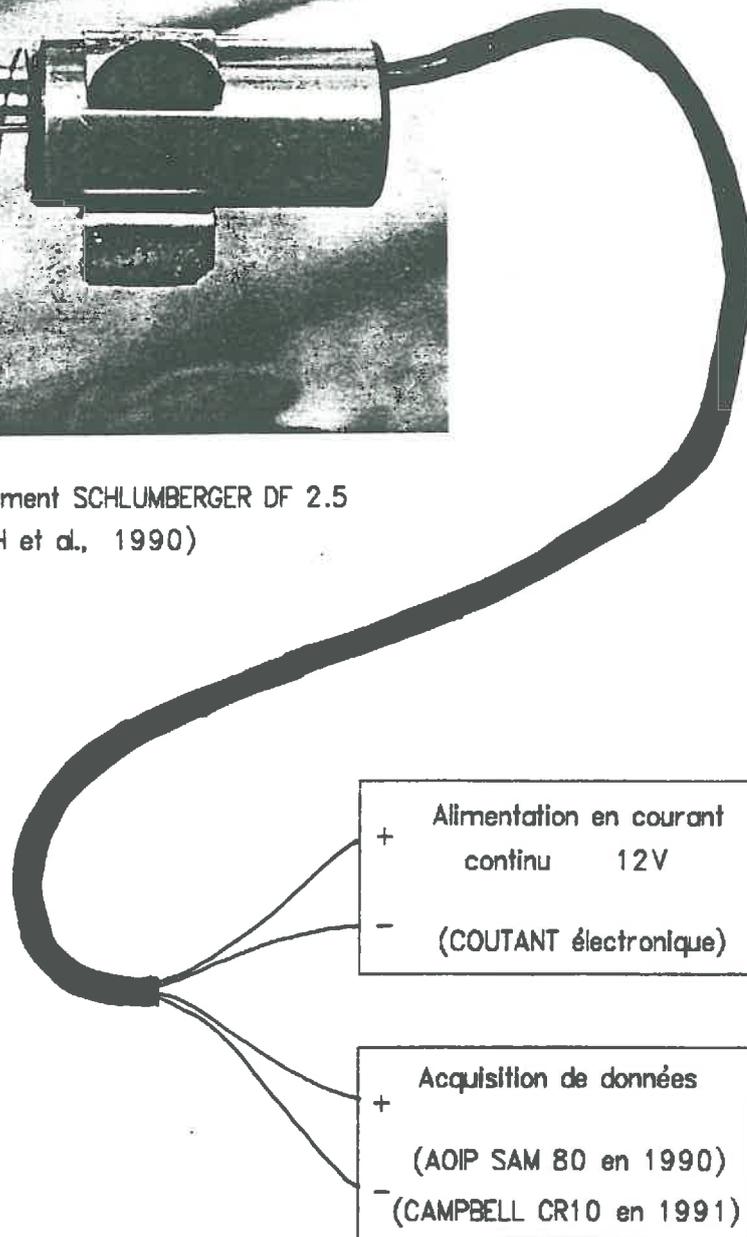
Bien que très fréquemment utilisée, cette loi ne permet d'obtenir la résistance totale de la feuille que sous certaines hypothèses qui ne sont généralement pas vérifiées (De PARCEVAUX et PERRIER, 1973). Néanmoins, la résistance stomatique n'étant employée dans notre travail qu'en tant qu'indicateur de stress (cf 2^{ème} Partie, CHAPITRE II), cette définition a été conservée même si sa signification est inexacte.

Γ/ avantages et inconvénients:

La mesure de porométrie n'est pas destructive et relativement aisée et simple à manipuler. En revanche, comme nous l'avons vu précédemment, elle est très dépendante des conditions extérieures: les mesures deviennent impossibles à effectuer:



Capteur de déplacement SCHLUMBERGER DF 2.5
(photo: SCHOCH et al., 1990)



SCHEMA n°4

* lorsque la feuille est mouillée, à savoir lorsqu'il pleut ou lorsque la rosée a fait son apparition sur la feuille puisque, dans ce cas, l'augmentation d'humidité relative ne provient plus de la transpiration mais de l'évaporation de l'eau déposée sur la feuille;

* lorsque l'hygrométrie ambiante fluctue fortement, c'est-à-dire lorsque la convection est importante ou bien lorsqu'un vent desséchant (type Mistral ou Tramontane) s'est levé car la stabilisation de l'humidité relative initiale ne peut être atteinte.

Hélas, ces conditions sont fréquentes dans le Midi de la France, ce qui a beaucoup restreint l'utilisation de cet appareil. Il faut aussi rappeler la variabilité importante de la mesure et ajouter une difficulté importante d'obtention de celle-ci en début et en fin de journée en raison d'une résistance forte donc d'un intervalle de temps de mesure très long sur la feuille. Dans ce cas, la présence prolongée de la pince sur la feuille doit certainement influencer la valeur réelle de la résistance stomatique.

d/ La micromorphométrie:

a/ définition et historique:

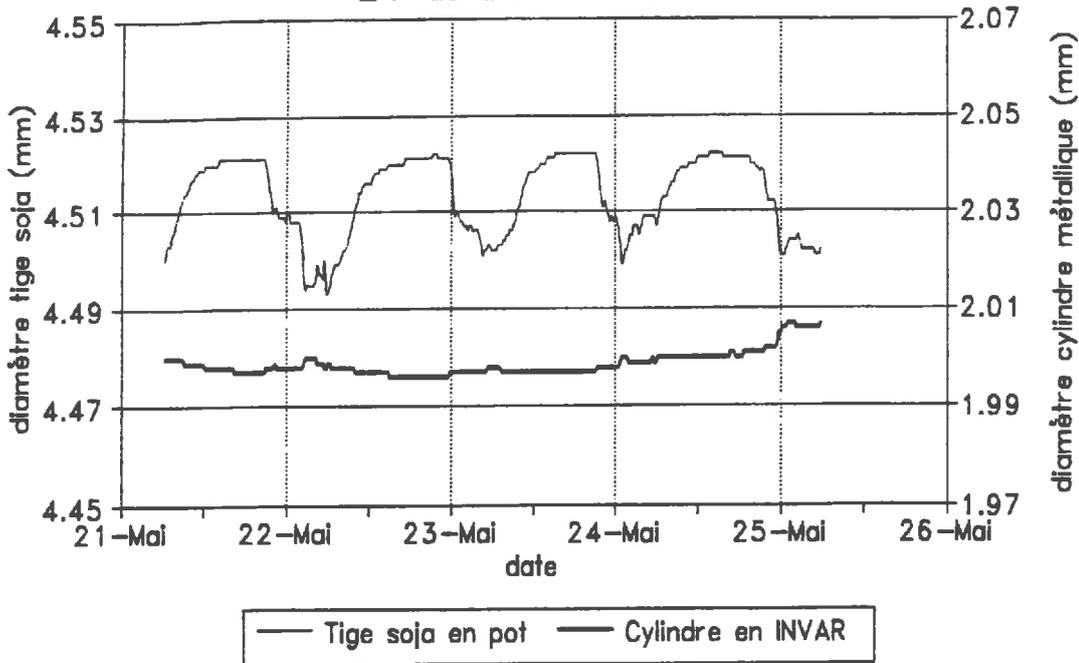
La micromorphométrie est l'étude du diamètre d'organe au niveau fin, de l'ordre du micron ($1\mu\text{m} = 10^{-6}\text{m}$). Cette mesure est pratiquée sur tige mais aussi sur fruits. Elle a rapidement été utilisée comme outil d'aide à la décision d'irrigation car le déficit hydrique a un effet très marqué sur la cinétique de cette mesure (BARTHOLOMEW, 1923; SCHROEDER et WIELAND, 1956; HUGUET et JAUSSELY, 1984; GARNIER, 1985; GARNIER et BERGER, 1986). Cependant, mise à part la notion de volume qu'elle représente, on ne connaît pas toujours clairement les causes physiologiques de la variation du diamètre d'organe.

B/ mesure:

Sur soja, cette mesure a été pratiquée sur tige grâce à des capteurs de déplacement de marque SCHLUMBERGER type DF 2.5. Ces capteurs sont composés d'une bobine de fer doux dans laquelle circule une tige métallique qui crée un courant induit. Ils sont alimentés par une source de courant continu (+ 12 V) et offrent un signal dans la gamme ± 2.5 V. Celui-ci est enregistré automatiquement par une acquisition de données de marques AOIP type SAM 80 ou CAMPBELL type CR 10 à un pas de temps du quart d'heure. En 1990, l'acquisition des données a bénéficié d'un traitement informatique en temps réel développé par A.LECOMTE (LAMA, INRA Montfavet)(SCHOCH et al., 1990). Le capteur est positionné sur la tige grâce à un porte-capteur en INVAR (coefficient de dilatation quasiment nul) de fabrication artisanale et des élastiques (SCHOCH et al., 1990; cf schéma n°4). Nous disposons de 10 capteurs de déplacement. L'étalonnage est linéaire de l'ordre de $1\mu\text{m}$ pour 1 mV.

Diamètre de tige

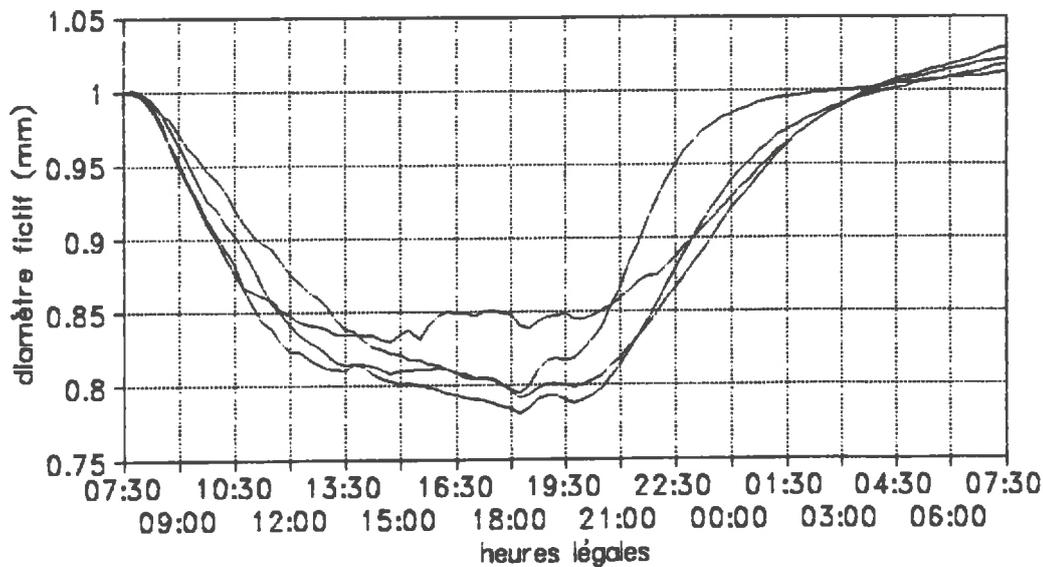
21 au 25 Mai 1992



GRAPHIQUE n°4A

Diamètre de tige

20 - 21 JUILLET 1991



4 tiges de diamètre respectif 6.2, 6.5, 6.2 et 5.6 mm, toutes rapportées à 1 mm

GRAPHIQUE n°4B

Selon le traitement que l'on désire employer, les résultats sont exprimés en mm ou en μm . La première unité correspond à un diamètre de tige moyen et la seconde à une variation de diamètre.

Pour le premier cas, il faut avoir au préalable mesuré le diamètre de tige de façon la plus fine possible (dans notre cas au pied à coulisse) et retranscrire les données issues de l'acquisition de données à partir de ce diamètre mesuré à un instant t:

<u>exemple:</u>	Heure	Sortie Campbell (mV)	ϕ final (mm)
	11:00	-1780	8.200
	11:15	-1787	8.193
--> <-- 8.2 mm à 11 h	11:30	-1792	8.188
(mesure au	11:45	-1798	8.182
pied à coulisse)	12:00	-1804	8.176

La référence à un diamètre mesuré est indispensable car la signification de la variation de diamètre évolue avec le diamètre lui-même (HUGUET, 1985). La comparaison de mesures à plusieurs niveaux sur une même tige nécessite également l'emploi du diamètre réel

La seconde unité correspond à une variation de diamètre. Dans ce cas, on peut directement utiliser les données brutes puisqu'il s'agit de différences.

La précision de la mesure est de l'ordre de la précision du pied à coulisse pour le diamètre total à savoir 0.1 mm et de celle du capteur c'est-à-dire de quelques microns pour la variation de diamètre.

Il a été vérifié sous climat de serre en 1992 que le capteur est peu sensible aux fluctuations de température: environ 20 μm de variations de diamètre pour un écart de température de 25 °C lors d'une belle journée (cf graphique n°4A).

L'effet de la dilatation thermique a été étudié par HUGUET (1985). Il est de sens opposé à la contraction et peu important (environ 5% de la contraction sur des charpentières de pommier Golden).

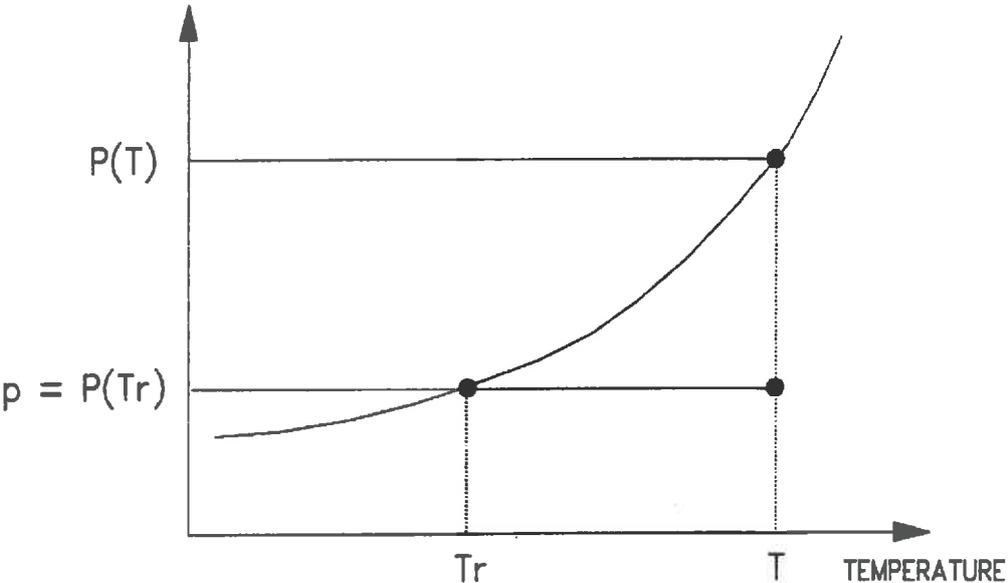
En ce qui concerne le diamètre total, l'écart-type est grand en raison de tiges morphologiquement très différentes ($\sigma = 0.5$ à 1.5 mm). En revanche, pour la variation journalière du diamètre, l'écart-type est beaucoup plus faible car les tiges réagissent toutes approximativement de la même façon à la demande climatique ($\sigma = 25 \mu\text{m}$ au maximum en milieu de journée)(cf graphique n°4B).

I/ avantages et inconvénients:

Avant tout, la micromorphométrie est automatique et non destructive. Elle ne demande que quelques vérifications du bon fonctionnement de temps en temps, c'est-à-dire un bon contact et une bonne fluctuation du système "tige métallique - tige de soja".

Le résultat est quasi-immédiat sous forme d'un fichier ASCII directement utilisable par un logiciel de traitement de données. En revanche, capteurs et acquisition de données nécessitent une source de courant continu (12 V) stable qui ne doit jamais être

PRESSION DE VAPEUR SATURANTE



SCHEMA n°5

interrompue en cours de mesure. Ceci n'est hélas pas toujours facile à réaliser (dimensions du terrain) et à maintenir (orages, coupures de courant imprévues).

La micromorphométrie est la mesure qui, pour les 2 campagnes, s'est révélée de loin la plus facile d'installation, de maintenance et d'utilisation lors du traitement et qui a offert le plus de résultats. Cependant, il s'agit aussi de la mesure la plus difficile à interpréter d'un point de vue physiologique.

Les quatre indicateurs que nous venons de décrire représentent déjà un bon atout dans notre étude générale du déficit hydrique. Cependant, aucun d'entre eux ne fournit le flux d'eau traversant la plante. La mesure du débit de sève dans la tige permet de pallier cette lacune. La mesure du potentiel hydrique de tige permet également, à partir du potentiel foliaire, d'obtenir une information sur le flux circulant entre tige et feuilles. Ces mesures font l'objet encore à l'heure actuelle de nombreuses études de mise au point. Elles ont fait l'objet d'un approfondissement méthodologique dans le cadre de notre travail.

2/ Les indicateurs à mettre au point

a/ le potentiel hydrique par micropsychromètre:

a/ principe:

Le principe du micropsychromètre est basé sur une mesure d'écart entre la température d'air et la température de rosée de l'air dans une petite chambre accolée au tissu où l'on désire connaître le potentiel hydrique.

Nous avons vu en 1/ b/ que le potentiel hydrique en un point s'écrit de la façon suivante:

$$\Psi = \frac{R \cdot T}{V_w} \cdot \ln \left[\frac{p}{P(T)} \right]$$

partielle de vapeur d'eau à la température T
pression de vapeur saturante à T

Ψ en Pa

R = 8.31 J.mol⁻¹.K⁻¹

T en K

V_w = 18.10⁻⁶ m³.mol⁻¹

or p = P(Tr)

où Tr = Température de rosée de l'air
(cf schéma n°5)

d'où $\frac{p}{P(T)} = \frac{P(Tr)}{P(T)} = \frac{P(T) - P(T) + P(Tr)}{P(T)} = 1 - \frac{P(T) - P(Tr)}{P(T)}$

$$= 1 - \frac{P'(\bar{T}) \cdot (T - Tr)}{P(T)}$$

avec $\bar{T} = \frac{T + Tr}{2}$

et P'(T) = dérivée de la courbe de pression de vapeur saturante à la température T

T (°C)	10	15	20	25	30	35	40
Lw (J.mol ⁻¹)	44622	44406	44190	43974	43776	43560	43344

Tableau n°2: Evolution de la chaleur latente avec la température

L'équation associée à ce tableau est la suivante:

$$Lw = 45015 - (42.455 * T)$$

où Lw = chaleur latente de vaporisation de l'eau (J.mol⁻¹)
et T = Température (°C)

Cette dernière égalité est en fait une approximation mais très proche de l'égalité car la dérivée de la courbe de pression de vapeur saturante est déterminée ici pour de très faibles écarts de température (T-Tr).

La relation de Clausius Clapeyron permet ensuite de simplifier l'expression obtenue car elle donne la chaleur latente de vaporisation de l'eau en fonction du rapport P'/P:

$$L_w(T) = R.T^2 \cdot \frac{P'(T)}{P(T)} \quad (\text{BRUTSAERT, 1982})$$

$$\Rightarrow P'(T) = P(T) \cdot \frac{L_w(T)}{R.T^2}$$

où L_w = chaleur latente de vaporisation de l'eau (fonction de la température) (J.mol⁻¹) (cf tableau n°2)

$$R = 8.31 \text{ J.mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$$

T en K

$$\Rightarrow \frac{P}{P(\bar{T})} = 1 - \left[\frac{P(\bar{T})}{P(\bar{T})} \cdot \frac{L_w(\bar{T})}{R.\bar{T}^2} \cdot (T-\text{Tr}) \right]$$

$\frac{P(\bar{T})}{P(T)}$ étant égal à 1 à 10⁻³ près, la simplification suivante intervient:

$$\frac{P}{P(\bar{T})} = 1 - \left[\frac{L_w(\bar{T})}{R.\bar{T}^2} \cdot (T-\text{Tr}) \right]$$

$$\Rightarrow \Psi = \frac{R.T}{V_w} \cdot \ln \left[\frac{P}{P(\bar{T})} \right] = \frac{R.T}{V_w} \cdot \ln \left[1 - \left[\frac{L_w(\bar{T})}{R.\bar{T}^2} \cdot (T-\text{Tr}) \right] \right]$$

$X = \frac{L_w(\bar{T})}{R.\bar{T}^2} \cdot (T-\text{Tr})$ étant de l'ordre de 10⁻², une simplification

supplémentaire est apportée en appliquant le développement limité suivant:

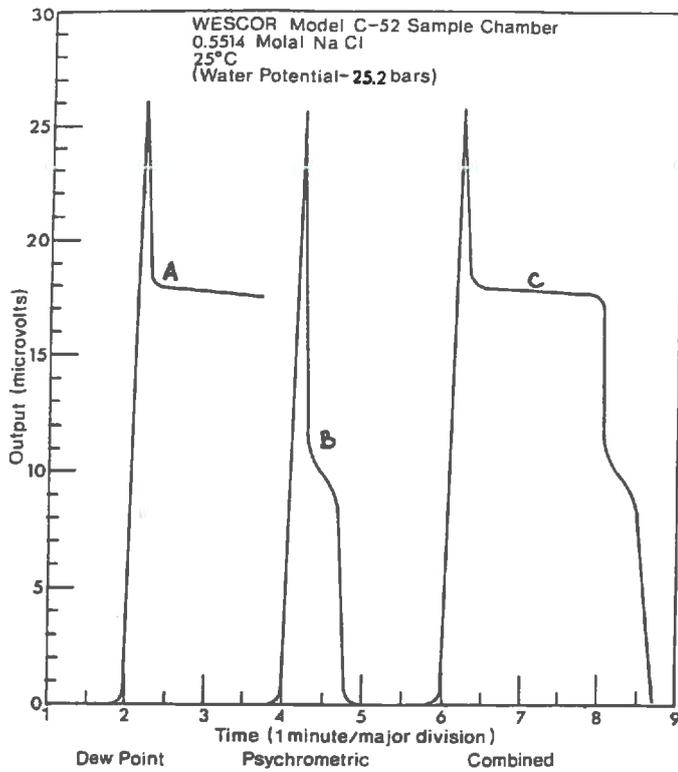
$$\ln(1+X) \simeq X \quad \text{pour } |X| \ll 1$$

Cette linéarité est valable à 5.10⁻⁵ près sur le résultat final.

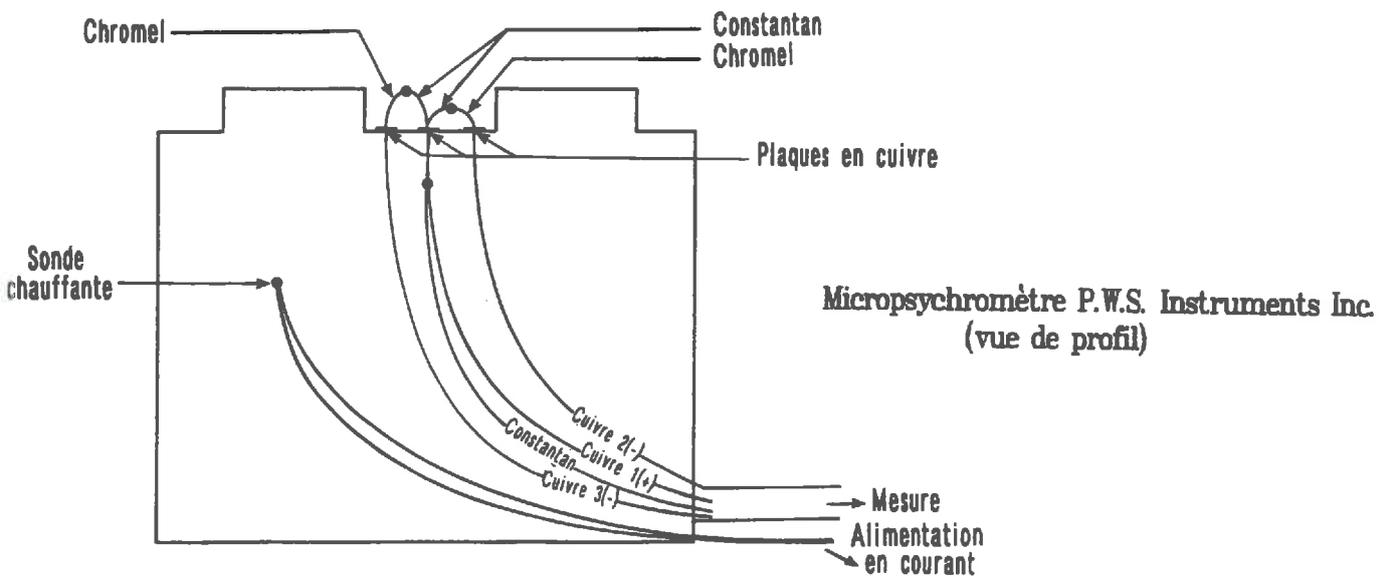
$$\Rightarrow \Psi = \frac{R.T}{V_w} \cdot \left[- \frac{L_w(\bar{T})}{R.\bar{T}^2} \cdot (T-\text{Tr}) \right] = - \frac{T.L_w(\bar{T})}{V_w.\bar{T}^2} \cdot (T-\text{Tr})$$

* $L_w(\bar{T}) = L_w(T)$ car la fonction de L avec la température n'est pas sensible au dixième de degré (correspondant à l'écart (T- \bar{T})).

* $\frac{T}{\bar{T}}$ étant égal à 1 à 10⁻⁴ près, l'expression du potentiel hydrique se simplifie de la manière suivante:



GRAPHIQUE n°5: Signaux de sortie en mode Point de rosée (A); psychrométrie classique (B) et combiné (C)



- * fem (cuivre1-constantan) \rightarrow T° boitier
- * fem (3-2) = fem (T° tige- T° chambre)
- * fem (1-2) = fem (T° chambre);
- on pose fem (T° ch.ambiante) = 0 \Rightarrow fem (T° rosée) = fem (T° rosée- T° ch.ambiante)

SCHEMA n°6

$$\Psi = - \frac{L(T)}{V_w \cdot T} \cdot (T - T_r) \quad (2) \quad \text{où}$$

Ψ en Pa
L en $J \cdot mol^{-1}$
$V = 18 \cdot 10^{-6} m^3 \cdot mol^{-1}$
T^w en K

Le potentiel hydrique en un point est donc proportionnel à la différence entre température d'air et température de rosée de l'air au même point (BRUCKLER, 1984).

B/ 2 modes de mesure:

Un micropsychromètre classique est constitué d'un bloc conducteur à l'extrémité duquel est enclavé une "chambre" dans laquelle s'insère un thermocouple de grande sensibilité (Chromel-Constantan, de pouvoir thermoélectrique $60 \mu V \cdot ^\circ C^{-1}$).

Ce thermocouple permet, par l'intermédiaire d'une référence à l'intérieur du bloc conducteur, de connaître la température d'air dans la chambre (cf schéma n°6). Lorsqu'il est traversé par un courant négatif (généralement de 8 mA), il se refroidit et par conséquent refroidit l'air qui l'entoure: c'est l'effet PELTIER. S'il est suffisamment refroidi, la rosée apparaît sur la soudure et la température de rosée est atteinte. Si on laisse réchauffer l'ensemble, la soudure va se stabiliser pendant un temps relativement bref à une nouvelle température inférieure à la température de rosée. Cette température d'équilibre est appelée température humide. (SPANNER, 1951; BRUCKLER, 1984; BROWN et OOSTERHUIS, 1992)

Ainsi, deux modes de mesure apparaissent:

* le mode point de rosée ou hygrométrique (Dew Point en anglais) qui détermine l'écart ($T_{air} - T_{rosée}$);

* le mode psychrométrique classique (psychrometric en anglais) qui est basé sur l'écart ($T_{air} - T_{humide}$).

Les résultats sont lus sous la forme de forces électromotrices (fem) en microvolts (μV) grâce à un microvoltmètre de marque WESCOR type HR 33 T.

Le mode point de rosée permet une lecture aisée car la valeur à retenir se situe sur un plateau (cf graphique n°5A). En effet, le microvoltmètre possède un circuit électronique particulier qui permet de gérer au mieux les impulsions de courant afin d'ajuster le point de rosée le plus rapidement possible et de façon durable.

Néanmoins, pour ce faire, le microvoltmètre nécessite l'entrée d'une constante de refroidissement (π_v) qui est fonction de la température et qu'il est impératif de régler avant chaque mesure (cf Annexe n°1).

La lecture est moins facile en mode psychrométrique classique puisqu'il faut déterminer le point d'inflexion de la cinétique de réchauffement du thermocouple. Toutefois, cette courbe s'infléchit nettement pour former un "pseudo-plateau", ce qui aide à la lecture (cf graphique n°5B). Il n'y a pas de constante de refroidissement à régler dans ce cas mais le résultat est fortement dépendant de la température d'air ambiante. En effet,

Température (°C)	A	B	sensibilité	
	Point Rosée (MPa/K)	Psychro class. (MPa/K)	Point Rosée (μ V/MPa)	Psychro class. (μ V/MPa)
10	8.75	15.77	6.86	3.80
20	8.37	12.19	7.17	4.92
30	8.02	10.19	7.48	5.89
40	7.68	8.97	7.81	6.69

Tableau n°3: Coefficient et sensibilité théoriques des deux modes psychrométriques

l'équation psychrométrique permet de relier l'écart de température ($T - T_{rosée}$) à l'écart ($T - T_{humide}$):

$$p = P(T_r) = P(T_h) - \gamma \cdot (T - T_h)$$

avec: T = température de rosée
 T_r = température humide
 γ = constante psychrométrique

$$\Rightarrow P(T_h) - P(T_r) = \gamma \cdot (T - T_h)$$

$$\Rightarrow P'(\bar{T}) \cdot (T_h - T_r) = \gamma \cdot (T - T_h)$$

$$\Rightarrow P'(\bar{T}) \cdot (T_h - T) + P'(\bar{T}) \cdot (T - T_r) = \gamma \cdot (T - T_h)$$

$$\Rightarrow (T - T_r) = \frac{P'(\bar{T}) + \gamma}{P'(\bar{T})} \cdot (T - T_h)$$

Ainsi, $\Psi = - \frac{L_w(T)}{V_w \cdot T} \cdot (T - T_r) = A \cdot (T - T_r)$ en mode point de rosée

ou $\Psi = - \left[\frac{L_w(T)}{V_w \cdot T} \right] \cdot \left[\frac{P'(\bar{T}) + \gamma'}{P'(\bar{T})} \right] \cdot (T - T_h) = B \cdot (T - T_h)$

en mode psychrométrie classique

Les coefficients A et B affectés respectivement aux écarts ($T - T_r$) et ($T - T_h$) sont portés dans le tableau n°3. On constate effectivement une grande influence de la température sur B mais très peu sur A. En ramenant l'écart de température à une mesure de tension (lue en μV), les nouveaux coefficients ainsi obtenus nous permettent d'évaluer la sensibilité respective des deux modes. Le tableau n°3 indique que le mode point de rosée est en moyenne une fois et demi plus sensible que le mode psychrométrique classique, ce qui procure un avantage supplémentaire au premier mode (BRUCKLER, 1984; POMMIER, 1987)

Remarque:

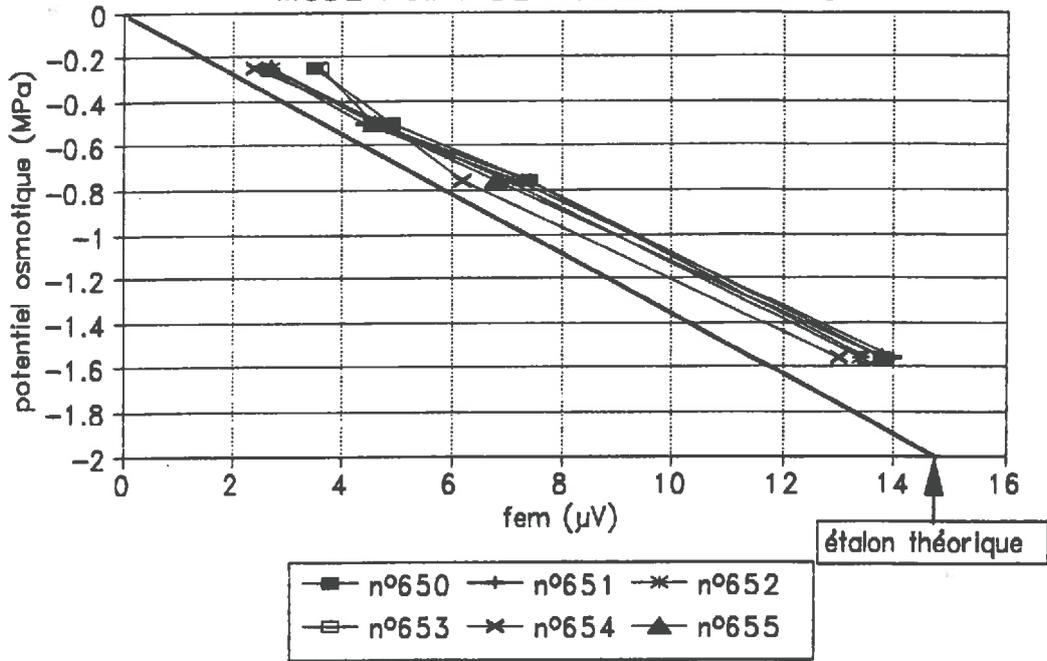
Il est possible de combiner les deux modes (point de rosée puis psychrométrique classique), ce qui facilite l'étalonnage (cf graphique n°5C).

Γ / l'étalonnage:

Les deux formules exprimées ci-dessus imposent a priori une relation fixe entre la fem correspondant à l'écart ($T_{air} - T_{rosée}$) ou ($T_{air} - T_{humide}$) et le potentiel hydrique. Les coefficients de -0.136 MPa/ μV (mode point de rosée) et -0.184 MPa/ μV (mode psychrométrique classique) devraient être retrouvés par l'étalonnage.

Etalonnage de 6 micropsychromètres

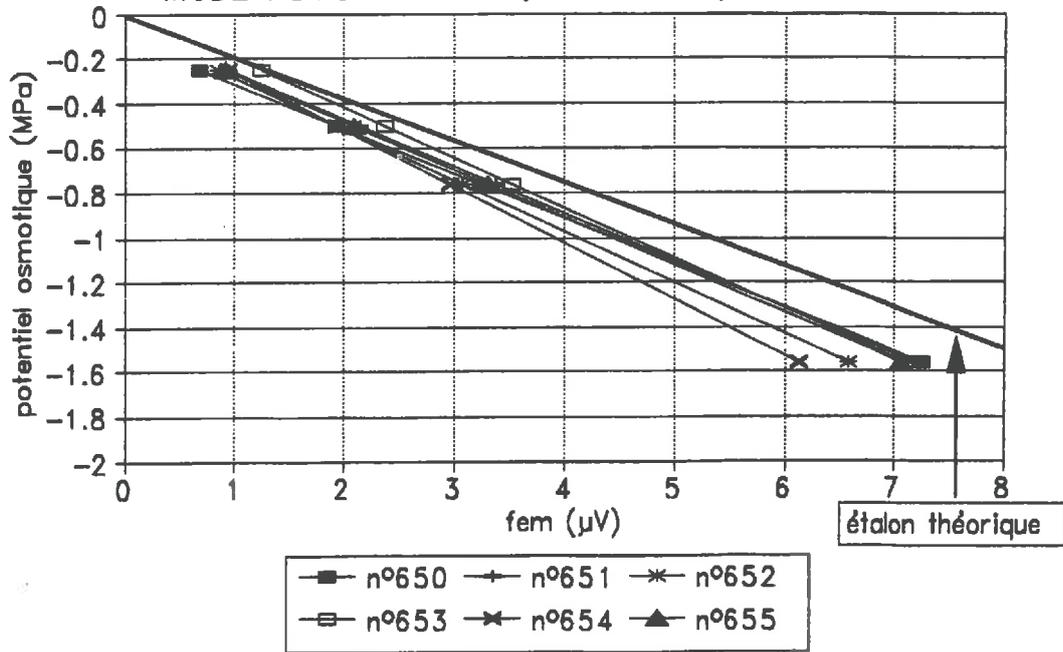
MODE POINT DE ROSEE - 25°C



GRAPHIQUE n°6A

Etalonnage de 6 micropsychromètres

MODE PSYCHROMETRIQUE CLASSIQUE - 25°C



GRAPHIQUE n°6B

Celui-ci a été réalisé avec des solutions sucrées de saccharose (préférentiellement au chlorure de sodium qui risque d'endommager les thermocouples). Les molalités s'étagent de 0.1 à 0.6, ce qui procure des potentiels osmotiques de -0.24 à -1.53 MPa (cf Annexe n°2). Un disque de papier filtre imbibé de chaque solution permet une bonne diffusion dans toute la chambre micropsychrométrique. L'étude a été entreprise pour chaque solution en mode point de rosée puis en mode psychrométrique classique puisque l'on peut observer les deux signaux de réponse successivement. Un temps d'équilibrage d'environ 20 minutes est nécessaire avant d'effectuer la mesure et ceci quelque soit la solution mesurée.

L'étalonnage a été effectué dans des enceintes climatisées (STEFCE, Avignon Montfavet) afin de garantir des conditions stables de température ambiante mais aussi de réaliser l'étalonnage à différentes températures.

Les 10 micropsychromètres employés pendant les deux campagnes de mesures se caractérisent en moyenne par les équations suivantes (voir aussi les graphiques n°6A et 6B):

* mode point de rosée:

$$\Psi = -0.112 * fem_{(T_{air} - T_{rosée})} + 0.01$$

* mode psychrométrique classique:

$$\Psi = -0.212 * fem_{(T_{air} - T_{humide})} + 0.024 * T_{air} (^{\circ}C) - 0.64$$

Cette dernière fonction traduit une régression multiple afin de prendre en compte l'effet de la température sur l'étalonnage.

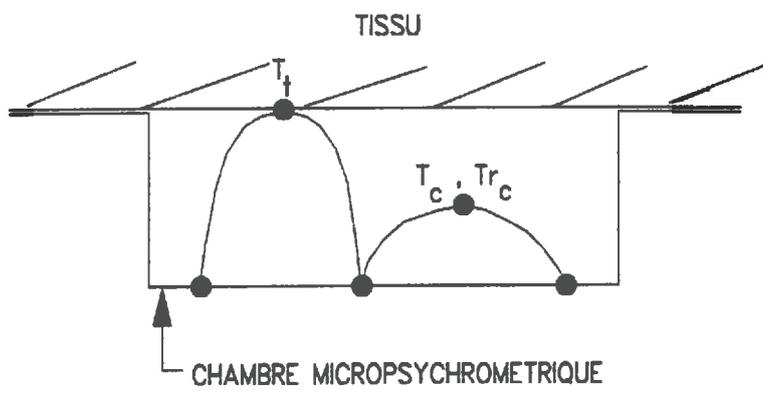
On remarque immédiatement que les coefficients des droites d'étalonnage pour les deux modes sont différents du coefficient théorique, l'ordonnée à l'origine étant quasiment identique (≈0). Cette différence de coefficient se traduit par une divergence entre les potentiels finaux obtenus par la théorie et ceux obtenus par l'étalonnage, et qui s'accroît avec les potentiels plus négatifs (cf graphiques n°6A et 6B). Vis à vis de la théorie, l'étalonnage offre des potentiels plus proches de zéro en mode point de rosée et, au contraire, plus négatifs en mode psychrométrique classique.

Les causes de cette divergence systématique à toutes les températures ne sont pas encore bien connues mais deux hypothèses peuvent être émises:

* l'équilibre entre le papier filtre imbibé de solution et le thermocouple de mesure n'est pas réalisé malgré une stabilité réelle de la mesure (ceci en raison d'une interaction entre le filtre et la solution);

* la transcription théorique du phénomène ayant lieu dans l'enceinte psychrométrique ne correspond pas à la réalité.

Par la suite, l'étalonnage sera préféré à la solution théorique tout en ne sachant pas si cette correction est toujours exacte en conditions réelles.



SCHEMA n°7

6/ mise au point d'une correction pour les effets des gradients de température:

La formule (2) permet d'obtenir le potentiel hydrique en un point de mesure. Du fait de la géométrie du micropsychromètre, il doit obligatoirement s'établir un équilibre de température, pression, nombre de moles d'eau à l'intérieur de la chambre micropsychrométrique pour que la formule (2) puisse s'appliquer au niveau du tissu comme au point de mesure.

Cet équilibre est rarement vérifié. Il est apparu que les gradients thermiques entre le tissu à mesurer et le point de mesure étaient un facteur de correction important (CALISSENDORF et GARDNER, 1972; RAWLINS, 1972; SPANNER, 1972; WIEBE et al., 1977; DIXON et TYREE, 1984; WULLSCHLEGER et al., 1988). Ainsi, DIXON fabrique et commercialise actuellement des micropsychromètres qui permettent de mesurer ces gradients thermiques grâce à la présence d'un second thermocouple positionné au sommet de la chambre et qui vient en contact avec le tissu à mesurer. Ce type de micropsychromètres a été utilisé lors de nos campagnes de mesures.

Cependant, l'analyse théorique de la correction causée par les écarts thermiques est incomplète. Ceci nous a amené à développer une analyse plus approfondie que nous présentons maintenant.

Le but est ici de déterminer le potentiel hydrique au niveau du tissu T à partir de 3 mesures effectuées par le micropsychromètre:

- * la température du point de mesure dans la chambre: T_c
- * la température de rosée au même point de mesure: T_{rc}
- * la température du tissu: T_t

(cf schéma n°7)

La définition du potentiel hydrique (1) au niveau du tissu s'écrit:

$$\Psi_t = \frac{R \cdot T_t}{V_w} \cdot \ln \left[\frac{P_t}{P(T_t)} \right] \quad (3)$$

L'inconnue devient alors la pression partielle de l'eau au contact du tissu T: p_t .

Pour résoudre le problème, il faut faire des hypothèses sur les conditions d'équilibre à l'intérieur de la chambre du micropsychromètre. En considérant cette dernière comme une enceinte fermée avec une source d'eau (le tissu), l'équilibre est atteint lorsque le flux de vapeur d'eau est nul. La loi de FICK s'applique:

$$\bar{\Phi} = D_e \cdot \frac{dC_e}{dx} \quad (4)$$

avec D_e = diffusivité de la vapeur d'eau dans l'air ($m^2 \cdot s^{-1}$)
 C_e = concentration de vapeur d'eau ($mol \cdot m^{-3}$)
 x_e = distance (m)

$$\Phi = 0 \implies \frac{dC_e}{dx} = 0$$

L'équilibre est donc synonyme d'uniformité des concentrations en vapeur d'eau dans toute la chambre du psychromètre.

D'après la loi des gaz parfaits, la concentration en vapeur d'eau s'écrit sous la forme:

$$C_e = \frac{n_e}{V} = \frac{p}{R.T} \quad (5)$$

où n_e = nombre de moles d'eau dans le volume V

V = volume considéré (m^3)

p = pression partielle de vapeur d'eau (Pa)

T = température (K)

R = constante des gaz parfaits = $8.31 \text{ J.mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$

Ainsi, l'uniformité de concentration en vapeur d'eau dans l'ensemble de la chambre se traduit par une uniformité du rapport p / T. En appliquant ce résultat au niveau du tissu t et de la chambre au point de mesure c, on obtient:

$$\frac{p_t}{T_t} = \frac{p_c}{T_c} \implies p_t = \frac{T_t}{T_c} \cdot p_c = \frac{T_t}{T_c} \cdot P(T_c) \quad (5\text{bis})$$

L'inconnue p_t étant obtenue en fonction des trois mesures, il reste à exprimer Ψ_t plus clairement:

En combinant (5bis) et (3), on obtient:

$$\begin{aligned} \Psi_t &= \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{T_t}{T_c} * \frac{p_c}{P(T_t)} \right) = \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{T_t}{T_c} * \frac{p_c}{P(T_c)} * \frac{P(T_c)}{P(T_t)} \right) \\ &= \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{T_t}{T_c} \right) + \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{p_c}{P(T_c)} \right) + \frac{R.T_c}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{P(T_c)}{P(T_t)} \right) \quad (6) \\ &= \quad A \quad + \quad B \quad + \quad C \end{aligned}$$

$$* A = \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{T_t}{T_c} \right) = \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{T_c - T_c + T_t}{T_c} \right) = \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \ln \left(1 - \frac{T_c - T_t}{T_c} \right)$$

$\frac{T_c - T_t}{T_c}$ étant de l'ordre de 10^{-3} , le développement limité de $\ln(1+X)$

en X s'applique: $\implies A = - \frac{R.T_t}{V_w} \cdot \frac{T_c - T_t}{T_c} = \frac{T_t}{T_c} \cdot \left(\frac{R}{V_w} \cdot (T_c - T_t) \right)$

Nous venons d'observer que $\frac{T_t}{T_c}$ est égal à 1 à 10^{-3} près, ce qui simplifie le terme A à:

$$A = - \frac{R}{V_w} \cdot (T_c - T_t)$$

$$* B = \frac{R \cdot T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{P_c}{P(T_c)} \right) = \frac{T_t}{T_c} \cdot \left[\frac{R \cdot T_c}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{P_c}{P(T_c)} \right) \right] = \frac{T_t}{T_c} \cdot \Psi_c$$

Comme pour le terme A, $\frac{T_t}{T_c}$ est assimilé à 1 à 10^{-3} près, ce qui résume le terme B à:

$$B = \Psi_c$$

$$* C = \frac{R \cdot T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{P(T_c)}{P(T_t)} \right) = \frac{R \cdot T_t}{V_w} \cdot \ln \left(\frac{P(T_t) - P(T_t) + P(T_c)}{P(T_t)} \right)$$

$$= \frac{R \cdot T_t}{V_w} \cdot \ln \left(1 + \frac{P(T_c) - P(T_t)}{P(T_t)} \right) = \frac{R \cdot T_t}{V_w} \ln \left(1 + \frac{P'(\bar{T}) \cdot (T_c - T_t)}{P(T_t)} \right)$$

$$\text{avec } \bar{T} = \frac{T_c + T_t}{2}$$

et $P'(T)$ = dérivée de la courbe de pression de vapeur saturante à la température T

Compte tenu du même développement que celui permettant d'obtenir le potentiel hydrique par micropsychromètre (cf $\alpha/$), faisant appel à la relation de Clausius Clapeyron et au développement limité de $\ln(1+X)$ en X, on obtient ici:

$$C = \frac{T_t \cdot L_w(\bar{T})}{V_w \cdot \bar{T}^2} \cdot (T_c - T_t)$$

$$* L_w(\bar{T}) = L_w(T_c) \text{ car } \bar{T} \simeq T_c \text{ (cf } \alpha/)$$

$$* \frac{T_t \cdot (T_c - T_t)}{\bar{T}^2} = \frac{T_t \cdot T_c}{\bar{T}^2} \cdot \frac{(T_c - T_t)}{T_c}$$

DATE	HEURE	Température	fem dT	fem POT		POTENTIEL non corrigé	POTENTIEL corrigé
05-Août	06:34	20.5	-2.8	1.9		-0.21	-0.58
05-Août	07:31	19	-1.4	1.5		-0.17	-0.36
05-Août	08:35	20	-1.1	2.6		-0.29	-0.44
05-Août	09:32	21.5	1.6	6		-0.66	-0.45
05-Août	10:40	23	7.7	17.2		-1.90	-0.90
05-Août	11:33	23.5	8.5	18.7		-2.07	-0.96
05-Août	12:17	24.5	8.2	18.6		-2.05	-0.99
05-Août	14:03	26.7	16.9	28.3		-3.12	-0.96
05-Août	15:42	29.7	24.2	21	*	-4.16	-1.11
05-Août	17:34	30.5	12.8	13	*	-2.54	-0.93
05-Août	18:38	29.2	4.8	7.9	*	-1.57	-0.96
05-Août	19:34	28.8	4.2	7.2	*	-1.44	-0.91
05-Août	20:52	26.7	0.1	7.2		-0.77	-0.76
06-Août	06:40	20.5	-2.7	2.1		-0.23	-0.59

Température = Température du boîtier psychrométrique (°C)

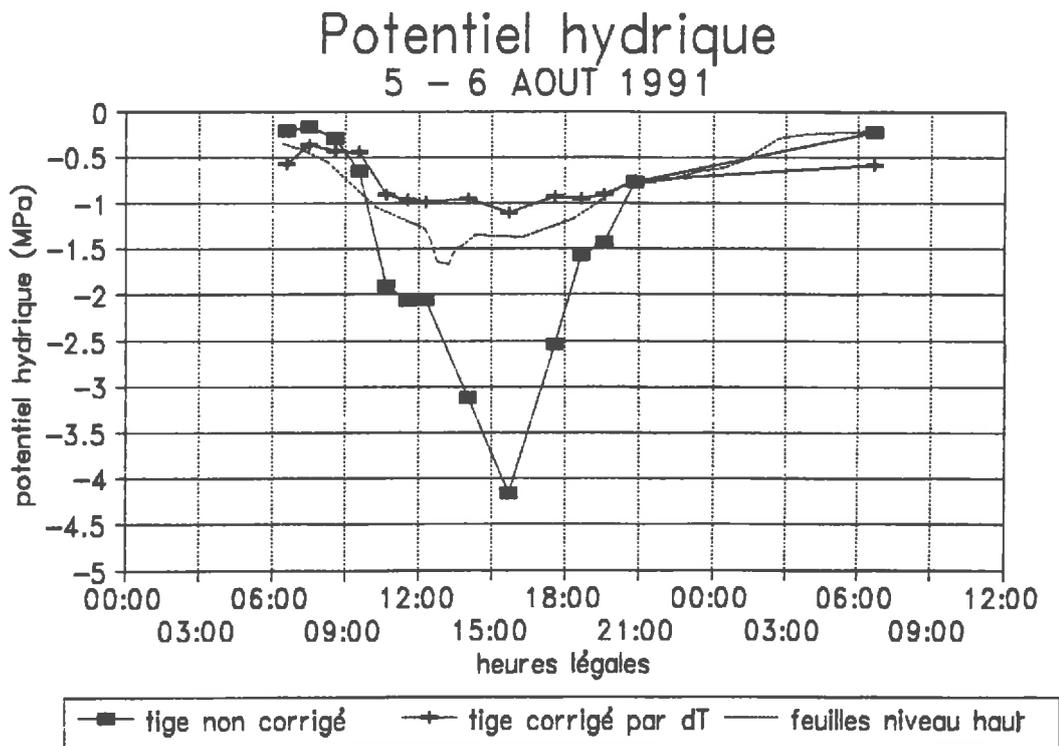
fem dT = force électromotrice correspondant à l'écart de température: $T_c - T_t$ (μV)

fem POT = force électromotrice correspondant à l'écart de température: $T_c - T_{rc}$ (μV)

POTENTIEL = Potentiel hydrique final corrigé ou non par les gradients de température (MPa)

* indique que le mode psychrométrique classique est utilisé

Tableau n°4: Détail des mesures psychrométriques sur une journée pour un capteur



GRAPHIQUE n°7

Or, $\frac{T_t \cdot T_c}{T^2}$ étant égal à 1 à 10^{-7} près, le terme C se réduit à:

$$C = \frac{L_w(T_c)}{V_w \cdot T_c} \cdot (T_c - T_t)$$

Le potentiel hydrique au niveau du tissu s'exprime donc de la façon suivante:

$$\Psi_t = \Psi_c - \frac{R}{V_w} \cdot (T_c - T_t) + \frac{L_w(T_c)}{V_w \cdot T_c} \cdot (T_c - T_t)$$

$$\Leftrightarrow \Psi_t = \Psi_c + \frac{1}{V_w} \cdot \left(\frac{L_w(T_c)}{T_c} - R \right) \cdot (T_c - T_t) \quad (7)$$

avec Ψ_t et Ψ_c en Pa

$$V_w = 18 \cdot 10^{-6} \text{ m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$$

$L_w(T)$ = chaleur latente de vaporisation de l'eau ($\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$)

$$R = 8.31 \text{ J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$$

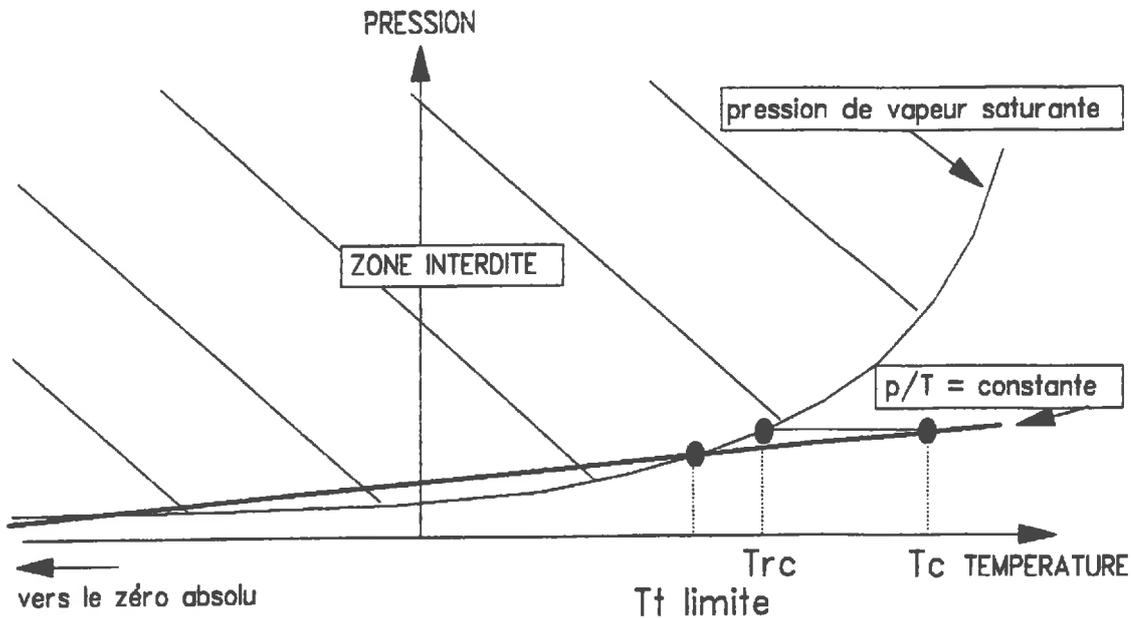
T en K

Remarque:

La chaleur latente de vaporisation L_w varie de façon significative avec la température au cours de la journée et doit être conservée comme telle dans le calcul de correction du potentiel hydrique final (cf tableau n°2).

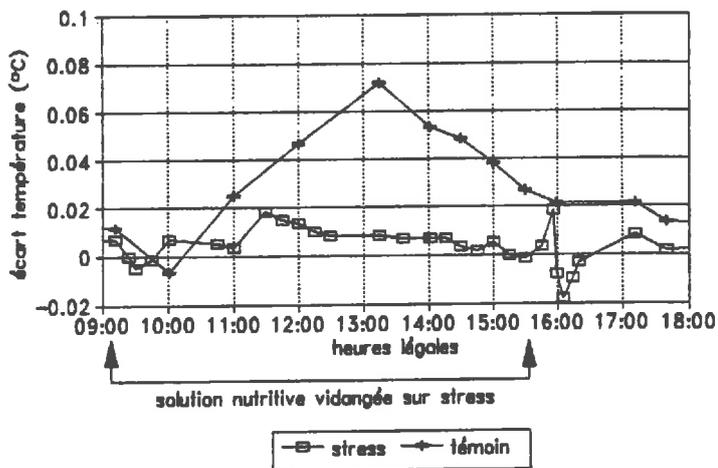
Sur le soja pendant les deux campagnes de mesures, cette correction s'est révélée indispensable car les gradients thermiques mesurés étaient de l'ordre de l'écart ($T_{\text{air}} - T_{\text{humide}}$) voir ($T_{\text{air}} - T_{\text{rosée}}$) (cf tableau n°4). Le graphique n°7 montre l'importance de cette correction.

Toutefois, cette correction a une limite d'application. En effet, la courbe de pression de vapeur saturante en fonction de la température définit une zone physiquement interdite (cf schéma n°8). L'hypothèse d'uniformité des concentrations dans la chambre se traduit par une droite $p/T = \text{constante}$ passant par l'origine et au moins par le point $(T_c, p(T_c) = P(T_{rc}))$. Le schéma n°8 indique que la température du tissu ne peut être inférieure à une certaine valeur (zone interdite). A cette température limite, le potentiel du tissu est alors nul puisque la température du tissu a atteint la température de rosée du tissu. Autrement dit, les conditions de validité de la correction correspondent à un potentiel hydrique final du tissu toujours négatif ou nul.



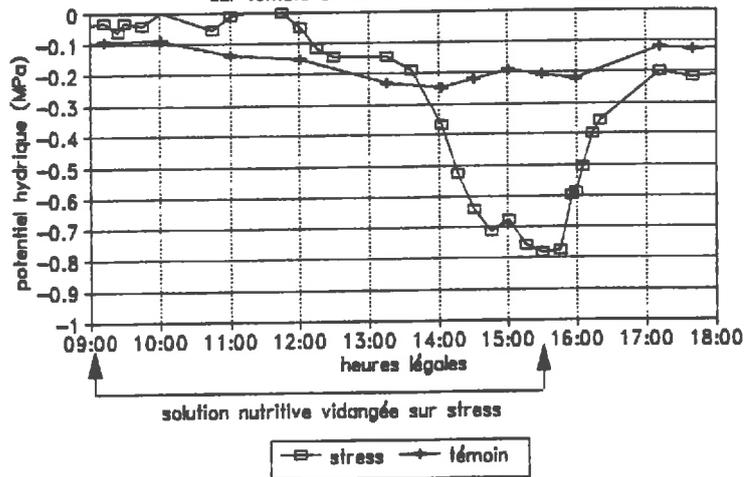
SCHEMA n°8

Gradient thermique POINT MESURE – TIGE
sur tomate en serre le 5 février 1991



GRAPHIQUE n°8A

Potentiel hydrique de tige
sur tomate en serre le 5 février 1991



GRAPHIQUE n°8B

Remarques importantes sur le gradient thermique tissu - point de mesure:

Le gradient thermique a toujours été considéré comme la conséquence d'une mauvaise isolation du micropsychromètre (DIXON, 1984 et communications personnelles). Cependant, deux expériences simples ont prouvé que la cause principale pouvait être différente.

* Deux plants de tomates cultivés en pot sous serre sur solution nutritive uniquement ont été équipés d'un micropsychromètre corrigé pour les gradients de température (DIXON C^{1°}) à la base de leur tige. Les résultats obtenus sur plusieurs journées caractéristiques sont très voisins de ceux obtenus sur soja. Au début d'une belle journée, l'un des deux pots a été entièrement vidé de sa solution nutritive. La transpiration de ce pot a donc été rapidement stoppée. Les gradients thermiques et potentiels hydriques correspondants sont représentés sur les graphiques n°8A et 8B. Le résultat est très net: la plante qui ne transpire plus ne présente aucun gradient thermique alors qu'elle se situe dans les mêmes conditions climatiques ambiantes que celle qui transpire et qui présente, elle, un fort gradient. Cet écart de température entre le tissu et le point de mesure ne provient donc pas des conditions extérieures (ce qui prouve même que l'isolation est relativement correcte) mais au contraire qu'il est lié au transit de l'eau dans la plante. Ainsi, l'eau relativement froide provenant des racines fait diminuer la température de la tige par rapport à l'ambiance et crée ce gradient.

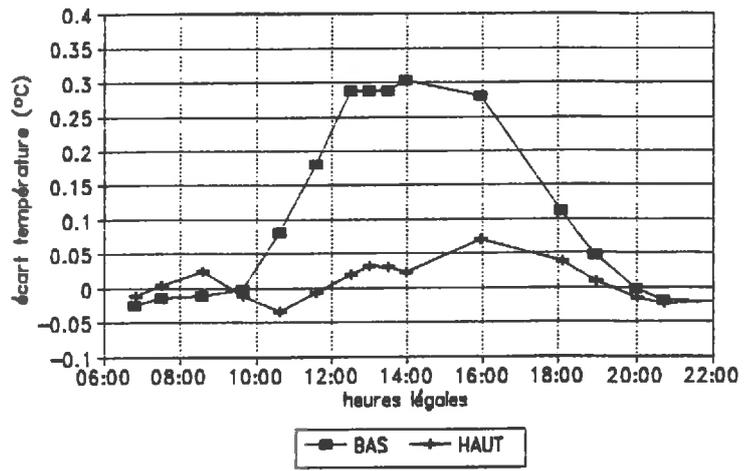
* Lors de la campagne 1991 sur soja, des mesures de potentiel hydrique par micropsychromètre ont été effectuées à deux hauteurs différentes sur tige. Le graphique n°9 représente les résultats concernant le gradient thermique. Ce dernier est plus faible au niveau haut qu'au niveau bas de la tige. Les conditions extérieures n'ont donc pas l'effet escompté sur ce facteur (puisque'il est plus faible en haut qu'en bas) et ce résultat étaye plutôt le fait que le gradient serait lié à la quantité d'eau véhiculée dans la tige (puisque celle-ci est moins importante en haut qu'en bas du végétal).

Afin de clore le chapitre sur les effets de la température, certains auteurs démontrent l'existence potentielle d'un gradient de température entre le boîtier psychrométrique de mesure et le point de mesure c dans la chambre (WIEBE et al., 1977; MICHEL, 1979; WULLSCHLEGER et al., 1988). Ce gradient est le plus souvent appréhendé par la force électromotrice due au réglage du zéro (zero offset) lors de la mesure (cf Annexe n°3). Cependant, cette fem est causée, cette fois-ci, en grande majorité par une mauvaise isolation du capteur lui-même. Elle provoque une erreur sur l'estimation de la température absolue du point de mesure dans la chambre, ce qui entraîne très peu d'erreur sur le résultat final (erreur sur T_c et L_w).

ε/ autres corrections:

Si le graphique n°7 montre bien l'importance de la correction par les gradients thermiques, il montre aussi que cette correction

Gradient thermique POINT MESURE — TIGE
sur soja au champ le 20 AOUT 1991



GRAPHIQUE n°9

n'est peut-être pas satisfaisante ou, tout du moins, suffisante à tout moment de la journée. Sur l'ensemble des données acquises, il a été remarqué que:

* 1/ les potentiels se rapprochent très fréquemment de zéro en début de matinée contrairement au potentiel foliaire qui diminue au même moment;

* 2/ les valeurs sont assez souvent plus négatives que celles obtenues par chambre de pression sur feuilles en milieu de journée.

* 3/ en fin de campagne, les potentiels de tige ont une cinétique parfois inversée à celle le plus souvent observée (1991 après un très gros évènement pluvieux).

Si nous avons abordé précédemment l'aspect théorique des corrections de la mesure, les aspects pratiques n'ont pas été encore envisagés. Et pourtant, la décortication de la tige n'est sans doute pas sans conséquence sur la mesure du potentiel. En effet, un nombre significatif de vaisseaux embolisés peuvent apparaître à l'issue de cette opération. Toute l'eau traversant auparavant le xylème entier ne transite plus que partiellement par la zone décortiquée. Le potentiel hydrique ainsi mesuré ne correspond peut-être pas tout-à-fait au potentiel du xylème intact. Si un certain nombre de vaisseaux sont inactifs dans la circulation de l'eau pour la transpiration, il se peut même que la poussée radiculaire intervienne pour une part non négligeable dans le résultat final de potentiel hydrique (MORIZET et ROBÉLIN, 1972 et 1975).

Cette cause d'erreur n'a pas pu être vérifiée et il ne s'agit ici que d'hypothèses concernant le fonctionnement de l'interface entre micropsychromètre et tige décortiquée. Elles nécessiteraient cependant de nouveaux travaux pour les confirmer car elles sont importantes pour la validation de la mesure. Actuellement, seule une bonne installation permet de minimiser ces erreurs.

Nous utiliserons par la suite la formule (7) pour le calcul du potentiel hydrique par micropsychromètre. Les résultats présentés plus loin doivent être cependant analysés avec beaucoup de précautions.

μ/ installation et mesure:

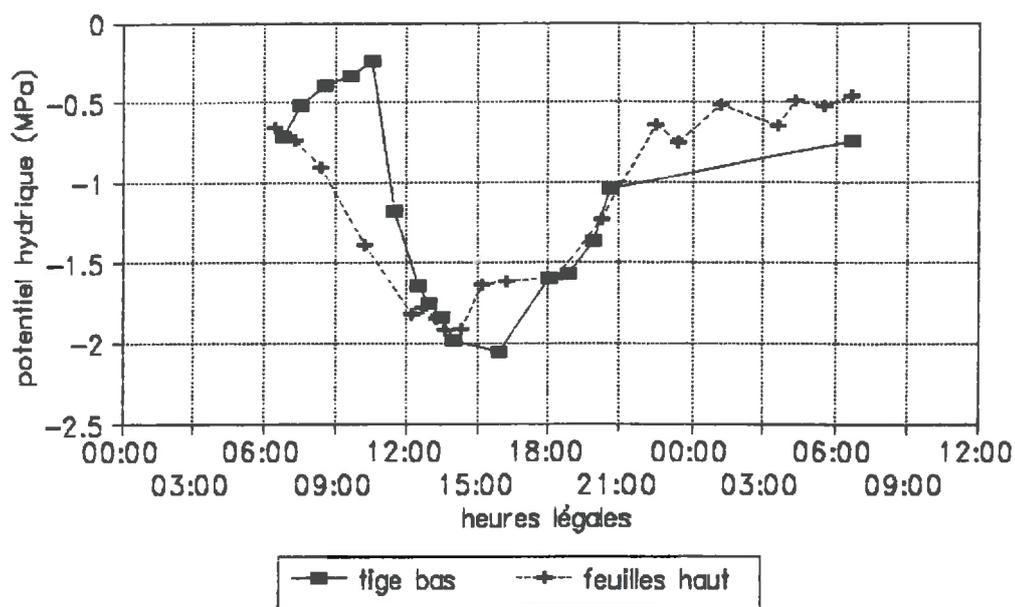
La mesure du potentiel hydrique par micropsychromètre est très sensible à la température et à l'hygrométrie de l'air extérieur. En effet, les potentiels hydriques mesurés couramment sur soja évoluent entre 0 et -2.0 MPa. Ceci correspond à des humidités relatives dans la chambre comprises entre 98.5 et 100 % et à des écarts maxima de température d'air / température de rosée de 0.25°C !

$$* \Psi = -2.10^6 = \frac{R.T}{V_w} \cdot \ln\left(\frac{e}{100}\right) \implies e = 100 \cdot \exp\left(\frac{-2.10^6 \cdot 18}{10^6 \cdot 8,31 \cdot 300}\right) = 98.6$$

$$* \Psi = -2.10^6 = -\frac{L_w(T)}{V_w \cdot T} \cdot (T - T_r) \implies (T - T_r) = \frac{2.10^6 \cdot 300 \cdot 18}{10^6 \cdot 43875} = 0.25^\circ\text{C}$$

Potentiel hydrique

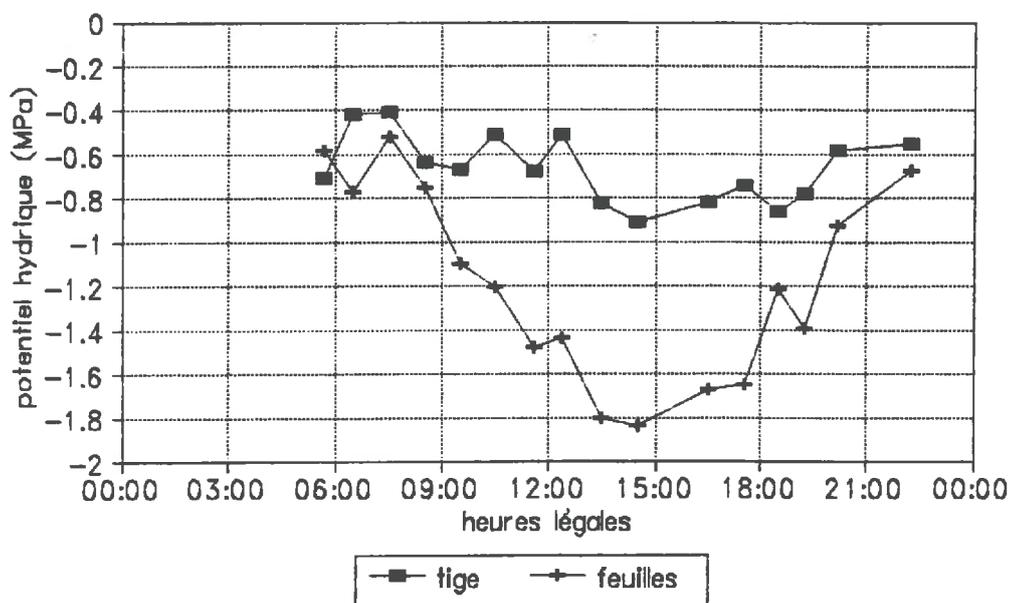
20 - 21 AOUT 1991



GRAPHIQUE n°10

Potentiel hydrique/Chambre de pression

26 MAI 1992 - SOJA EN POT SOUS SERRE



GRAPHIQUE n°11

De ce fait, les mesures par micropsychromètre ont été réalisées sur tige, les fluctuations des facteurs microclimatiques y étant atténuées et l'insertion du capteur sur la tige étant moins éprouvante pour le végétal que sur feuille.

L'installation sur la tige de soja nécessite quelques précautions afin de garantir de bonnes conditions d'étanchéité et d'isolation (cf Annexe n°4).

Les valeurs issues de la première journée de mesure sont parfois erronées en raison d'un manque d'équilibrage (4 heures minimum) et il est préférable d'attendre le lendemain pour commencer réellement la série de mesures. En 1991, les capteurs ont offert plus de 3 semaines de résultats satisfaisants pour chaque installation.

La sortie du capteur au bout du câble est de type "attache rapide", ce qui facilite les répétitions de lecture sur le microvoltmètre. Le protocole de lecture de la mesure est détaillé en Annexe n°3.

Le mode point de rosée est privilégié lors des mesures en raison de sa plus grande sensibilité et d'une lecture plus aisée (plateau). Toutefois, la constante de refroidissement π_v ne peut pas être réglée sur le microvoltmètre si elle dépasse 92.5, ce qui correspond en moyenne à une température de 30 °C (cf Annexe n°1). Or ces températures ont fréquemment été dépassées en milieu de journée. Dans ce cas, le mode psychrométrique classique a été employé pour continuer la série de mesures.

Les résultats indiquent une bonne continuité entre les deux modes utilisés mais offrent deux singularités: une en début et une en milieu de journée. On constate en effet une remontée du potentiel hydrique de tige en début de matinée, vraisemblablement liée à la rosée déposée sur la tige à ce moment-là, ainsi qu'une forte chute vers midi où le potentiel de tige avoisine alors le potentiel foliaire (cf graphique n°10). Rappelons qu'il est difficile de savoir si ces mesures représentent la réalité ou si elles sont erronées. La bibliographie est très peu riche dans ce domaine.

Les comparaisons de potentiel hydrique par micropsychromètre et par chambre de pression sont nombreuses mais le plus souvent déterminées en conditions stables de température (NNHYAMAH et BLACK, 1977; BENETT et al., 1978; BROWN et TANNER, 1981; MAC BURNEY et COSTIGAN, 1982)

La comparaison systématique avec un potentiel mesuré par chambre de pression sur feuille équilibrée à l'intérieur d'un sachet plastique recouvert d'aluminium (équivalent au potentiel hydrique de tige, cf GARNIER et BERGER, 1985) devrait résoudre le problème (MEYER et REICOSKY, 1985; SIMONNEAU et HABIB, 1991; SIMONNEAU, 1992). Cette étude n'a pu être menée à bien en raison de la lourdeur du dispositif adapté à ce type d'étude et du manque de plants de soja d'un diamètre suffisant pour installer le micropsychromètre.

En revanche, les potentiels hydriques par chambre de pression de feuilles et tige ont pu être comparés sur soja cultivé en pot sous serre. Le graphique n°11 montre une similitude des cinétiques de potentiels de tige et de feuilles mesurés par la bombe de SCHÖLANDER. Les singularités observées avec les micropsychromètres de tige ne se retrouvent pas ici. Ainsi, sous réserve d'une véritable validation des mesures de micropsychromètre, il semble que les corrections apportées par les gradients de température

entre le tissu et le point de mesure ne suffisent pas à retrouver *in fine* les valeurs obtenues grâce à la chambre de pression.

Il existe d'autres types de micropsychromètres mais utilisés de manière particulière (CHOW et DE VRIES, 1972; HSIEH et al., 1972; NEUMANN et THURTELL, 1972; LEGGE, 1985).

σ/ avantages et inconvénients:

La mesure du potentiel hydrique par micropsychromètre, vis à vis de celle par chambre de pression a l'avantage de ne pas être destructive si le capteur est toutefois bien installé. Ce dernier peut être laissé sur la tige 2 à 3 semaines, voir plus, sans intervenir.

La mesure étant basée sur des lectures de tension, il y a possibilité d'automatiser ce procédé (CALISSENDORF et GARDNER, 1972; VALANCOGNE et DAUDET, 1974). Cependant, la mesure ne consiste pas uniquement à lire des valeurs car des opérations manuelles doivent être également effectuées. Il convient d'ajouter que les très faibles tensions mesurées (de l'ordre de quelques microVolts) ne sont pas toujours lues de façon fiable par les acquisitions de données.

L'enjeu est toutefois important car il serait très utile d'avoir à disposition des mesures de potentiel hydrique en continu sur plusieurs jours entiers consécutifs, opération quasi impossible à l'heure actuelle.

Ainsi, l'analyse détaillée du fonctionnement du micropsychromètre a permis d'établir des corrections importantes appliquées au potentiel hydrique mais il est probable que celles-ci ne soient pas suffisantes pour obtenir des résultats comparables à ceux fournis par la chambre de pression. L'installation est actuellement facilitée malgré une fragilité du capteur à respecter. Il s'agit d'une mesure qui, à mon avis, doit faire l'objet d'études ultérieures étant donné les perspectives qu'elle offre.

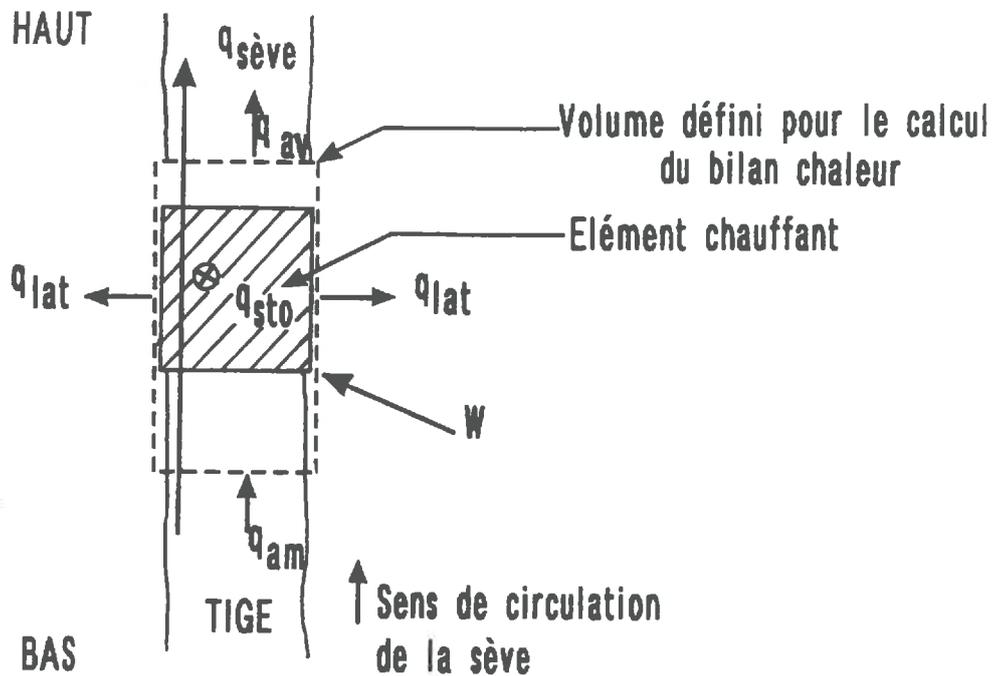
b/ Le débit de sève brute par la méthode du bilan de chaleur:

Les mesures de flux transpiratoire dans la plante se regroupent en deux catégories:

- * celles qui estiment une "vitesse de sève"
- * celle qui estime un "débit de sève"

Les premières sont nombreuses, relativement aisées à mettre en place mais elles nécessitent une mesure ou une estimation de la section conductrice de la sève brute dans la tige ou le tronc afin d'obtenir le débit de sève (GRANIER et AUSSENAC, 1985; COHEN et al., 1990; CAMPBELL, 1991; VALANCOGNE et GRANIER, 1991 ...).

La seconde basée sur un bilan de chaleur au niveau de la tige permet d'obtenir directement le débit de sève dans les vaisseaux (SAKURATANI, 1981 et 1984; NASR, 1989; STEINBERG et al., 1989; VALANCOGNE et NASR, 1989; STEINBERG et al., 1990; SENOCK et HAM, 1991 ...). Elle est certes plus complexe mais apparaît cependant



- avec :
- * W = puissance de chauffage apportée (W)
 - * q_{sto} = flux de chaleur stockée par la tige (W)
 - * q_{av} = flux de chaleur par conduction dans la tige en aval de l'élément chauffant (W)
 - * q_{am} = flux de chaleur par conduction dans la tige en amont de l'élément chauffant (W)
 - * q_{lat} = flux de chaleur échangée latéralement (W)

SCHEMA n°9

mieux adaptée que d'autres techniques à la finesse du diamètre rencontrée sur le soja.

D'autres méthodes de détermination du flux de sève existent aussi mais elles ne sont pas utilisées dans la pratique: technique de magnétohydrodynamique (SHERIFF, 1972), radiotraceurs (WARING et ROBERTS, 1979, Résonance Magnétique Nucléaire (VAN AS, 1982), tous cités par CAMPBELL (1991).

a/ principe:

Il repose sur la réalisation d'un bilan thermique au niveau d'un volume délimité de tige (ou tronc) à l'intérieur duquel est installé un élément chauffant entourant la tige (le tronc) (cf schéma n°9) (SAKURATANI, 1981 et 1984; STEINBERG et al. 1989; VALANCOGNE et GRANIER, 1991).

Les flux sont:

- * flux entrant: * W = puissance de chauffage
- * flux sortants:
 - * q_{amont} = flux de chaleur par conduction le long de la tige vers l'amont
 - * q_{aval} = flux de chaleur par conduction le long de la tige vers l'aval
 - * $q_{\text{stockée}}$ = flux de chaleur stockée à l'intérieur de la tige
 - * $q_{\text{sève}}$ = flux de chaleur par convection transportée par la sève
- * flux bilan entrant/sortant:
 - * $q_{\text{latéral}}$ = flux de chaleur échangée latéralement

Tous les flux sont orientés par rapport au volume de tige étudié et sont exprimés en Watt.

Le bilan s'écrit ainsi:

$$W - (q_{\text{aval}} - q_{\text{amont}}) - q_{\text{stockée}} - q_{\text{sève}} - q_{\text{latéral}} = 0 \quad (1)$$

Le flux recherché est le flux de chaleur transportée par la sève. Pour obtenir le débit de sève circulant dans le volume délimité, ce flux est rapporté à l'écart de température créé par l'élément chauffant (aval - amont):

$$d_{\text{sève}} (\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}) = 3600 * q_{\text{sève}} / (C_{\text{sève}} * dT_{\text{aval-amont}}) \quad (2)$$

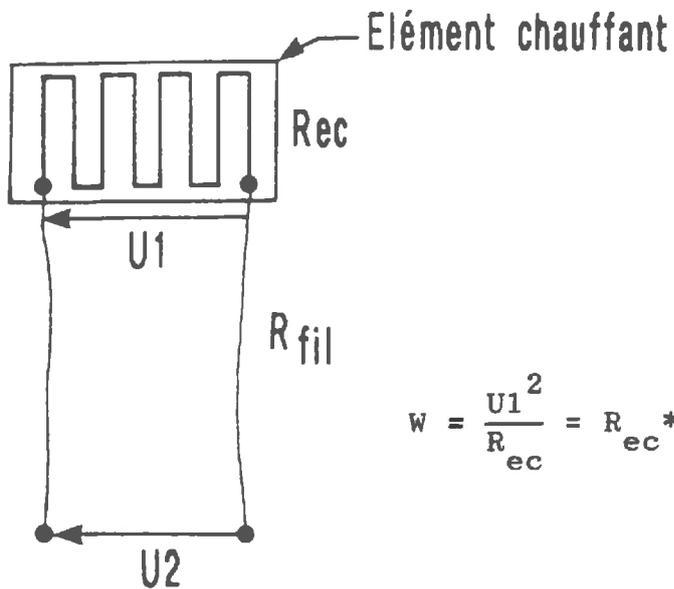
avec $q_{\text{sève}}$ en W ($\text{J} \cdot \text{s}^{-1}$)

T en °C

$C_{\text{sève}}$ = capacité calorifique de la sève
= $C_{\text{eau}} = 4.18 \text{ J} \cdot \text{cm}^{-3} \cdot \text{°C}^{-1}$

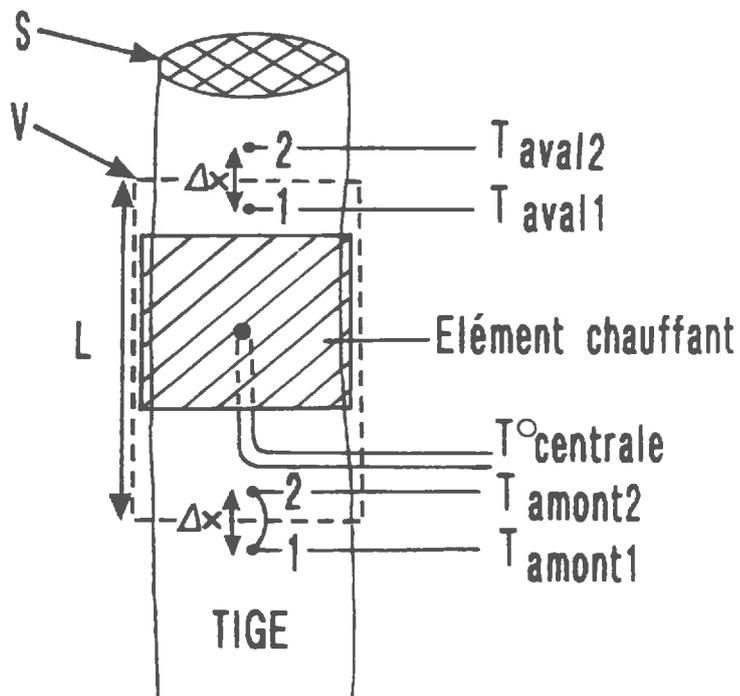
On considère ici que la sève brute est en grande majorité composée d'eau (VALANCOGNE et GRANIER, 1991).

B/ les différents flux:



$$W = \frac{U_1^2}{R_{ec}} = R_{ec} * \left(\frac{U_2}{2R_{fil} + R_{ec}} \right)^2 \approx \frac{U_2^2}{(2R_{fil} + R_{ec})}$$

SCHEMA n°10



avec: * V = S.L

$$* \Delta T_{\text{aval-amont}} = \left(\frac{T_{\text{aval2}} - T_{\text{aval1}}}{2} \right) + (T_{\text{aval1}} - T_{\text{amont2}}) + \left(\frac{T_{\text{amont2}} - T_{\text{amont1}}}{2} \right)$$

SCHEMA n°11

* la puissance de chauffage W:

Nous avons vu que le capteur est constitué d'un élément chauffant, c'est-à-dire d'un fil résistif (résistance R) soumis à une certaine tension U. La puissance dissipée est donc:

$$W = U^2/R \quad (3)$$

Il est important dans ce calcul de mesurer U et R aux bornes de l'élément chauffant et non aux bornes de l'alimentation en courant continu car la résistance et la tension dans les fils de liaison viennent fausser le résultat final (parfois jusqu'à 50% pour ces petits éléments chauffants) (cf schéma n°10).

La tension est préférée à l'intensité du courant traversant l'élément chauffant à cause de l'acquisition automatique des données.

La valeur de puissance doit être évidemment calculée avec précision car elle détermine le niveau des flux résultants (cf équation (1)).

Elle est de l'ordre de 0.2 à 0.3 W pour des tiges d'environ 10 mm de diamètre.

* les flux de conduction dans la tige q_{aval} et q_{amont}:

Les flux de conduction sont proportionnels à un écart de température. Ici, aux limites du volume étudié, ils s'écrivent sous la forme:

$$q_{aval} = - K_{aval} * (T_{aval2} - T_{aval1}) \quad (4) \quad (\text{cf schéma n°11})$$

$$q_{amont} = - K_{amont} * (T_{amont2} - T_{amont1}) \quad (5)$$

où K en W.°C⁻¹
T en °C

K étant le coefficient de conduction thermique. Celui-ci s'exprime de la façon suivante:

$$K = k * s / dx \quad (6)$$

où k = conductivité thermique de la tige = 0.6 W.m⁻¹.°C⁻¹
(VALANCOGNE et GRANIER, 1991)

s = section de la tige, en m²

dx = distance séparant les 2 thermocouples mesurant l'écart de température, en m

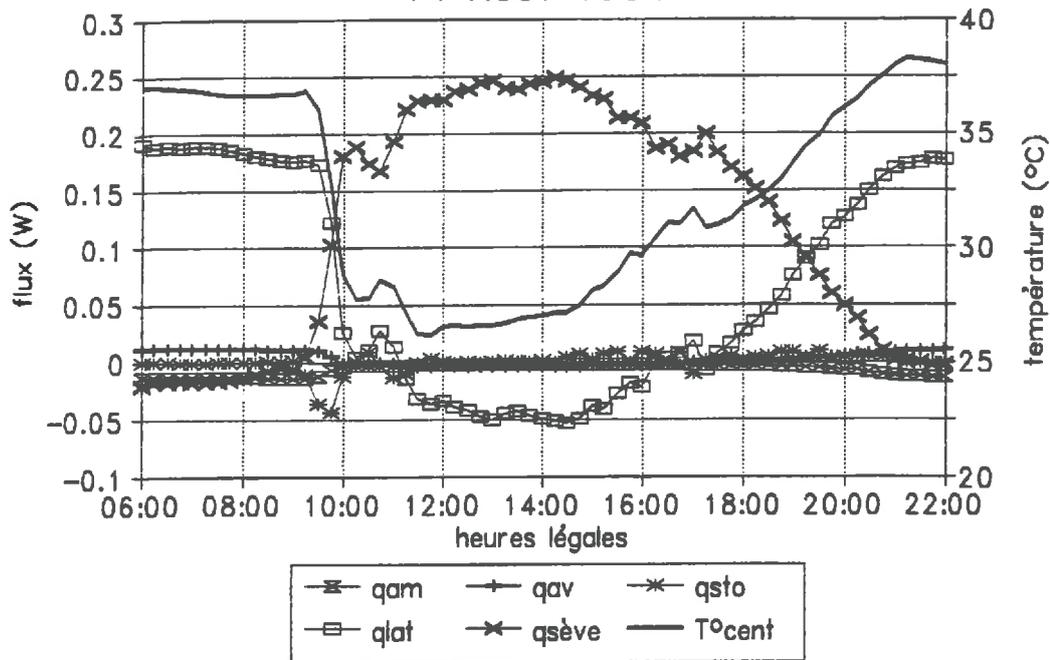
Sur le soja, lors des deux campagnes, ces flux sont apparus très faibles par rapport à la puissance de chauffage (cf graphique n°12). Ils interviennent pour 5 à 10 % dans le débit de sève final, cette proportion étant bien moindre que pour des arbres (VALANCOGNE et GRANIER, 1991). Les coefficients et paramètres utilisés lors de ces calculs ont donc peu d'influence sur la valeur des flux et sur le débit de sève final.

* le flux de chaleur stockée dans la tige q_{stockée}:

Il se traduit par une élévation de température de la tige et s'écrit:

Flux de chaleur sur capteur thermique

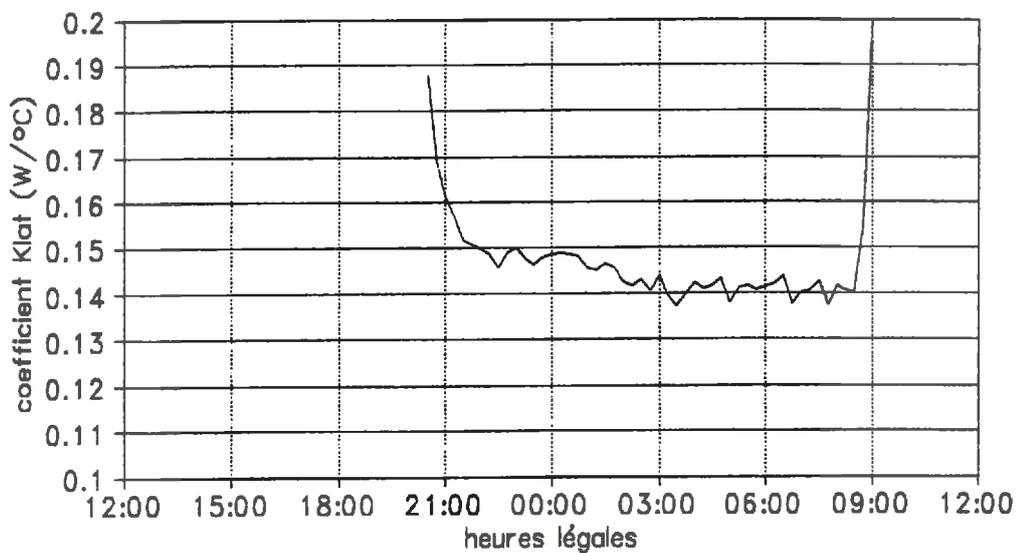
14 AOUT 1991



GRAPHIQUE n°12

Evolution du Klat au cours de la nuit

Nuit du 14 au 15 Aout 1991



GRAPHIQUE n°13

$$q_{stockée} = C_v * V * dT_{centrale}/dt \quad (7)$$

où C_v = chaleur volumique de la tige = $2.9.10^6 \text{ J.m}^{-3}.\text{°C}^{-1}$
(VALANCOGNE et GRANIER, 1991)

V = volume délimité pour le calcul du bilan
= $s * L$ en m^3

(L = longueur du morceau de tige étudié, en m)

T en $^{\circ}\text{C}$

t en s

(cf schéma n°11)

La température centrale ($T_{centrale}$) est mesurée par un thermocouple inséré entre la tige et l'élément chauffant.

Sur tous les calculs de flux réalisés sur soja, le flux de chaleur stockée est de loin le flux le plus négligeable ($\approx 10^{-4} \text{ W}$) par rapport à tous les autres flux (cf graphique n°12). Les coefficients et paramètres n'ont que très peu d'influence sur le calcul. Le flux de chaleur stockée représente environ 1% du débit de sève final. Ce flux n'apparaît d'ailleurs pas dans le bilan de chaleur réalisé par d'autres auteurs (SAKURATANI, 1981; STEINBERG et al., 1990).

* le flux de chaleur échangée latéralement $q_{latéral}$:

Ce flux est estimé par VALANCOGNE comme un flux de conduction à travers une paroi en contact direct sur une de ses faces avec l'élément chauffant.

Ainsi:
$$q_{latéral} = - K_{latéral} * dT_{latéral} \quad (8)$$

$dT_{latéral}$ est l'écart de température entre l'extérieur et l'intérieur de la paroi, mesuré par des thermocouples (cf Annexe n°5)

$K_{latéral}$ est le coefficient de conduction thermique latéral. Ce coefficient est fonction du type de matériau dont la paroi est composée et de l'épaisseur de cette paroi. Ce coefficient n'est généralement pas mesuré mais plutôt estimé par le bilan de chaleur lorsque le flux de sève est nul, c'est à dire en fin de nuit lorsque les conditions hygrométriques de l'air sont fortes (SAKURATANI, 1981; VALANCOGNE et GRANIER, 1991). En effet:

$$q_{sève} = 0 \quad (1) \implies W - (q_{aval} - q_{amont}) - q_{stockée} - q_{latéral} = 0$$

$$\implies q_{latéral} = - K_{latéral} * dT_{latéral} \\ = W - (q_{aval} - q_{amont}) - q_{stockée}$$

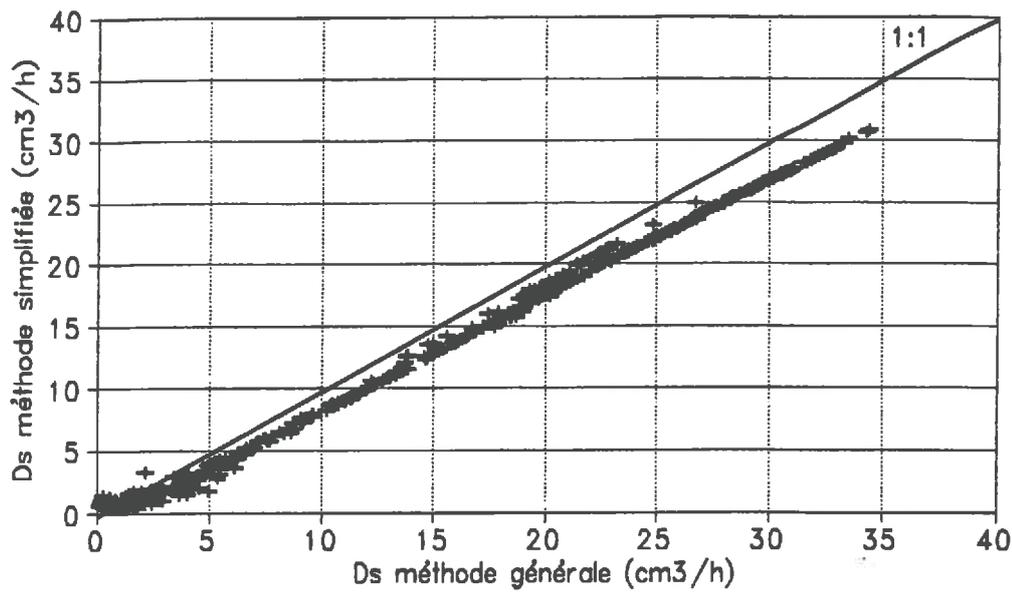
$$\implies K_{latéral} = - (W - (q_{aval} - q_{amont}) - q_{stockée}) / dT_{latéral} \\ \text{en fin de nuit}$$

Le calcul indique que ce coefficient $K_{latéral}$ diminue au cours de la nuit pour être relativement stable en fin de nuit (cf graphique n°13). Ainsi:

$$K_{latéral} = \text{MIN}[-(W - (q_{aval} - q_{amont}) - q_{stockée}) / dT_{latéral}] \quad (9)$$

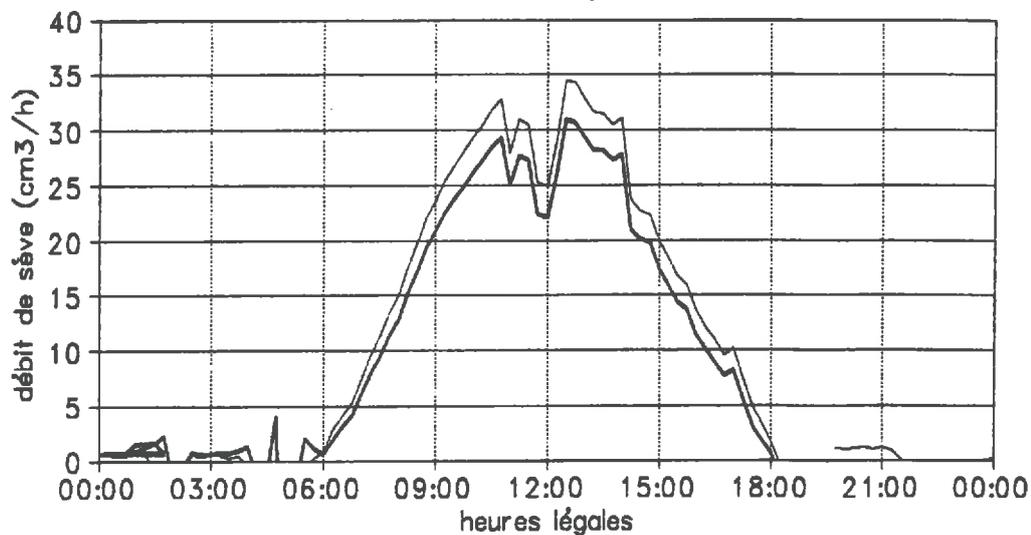
Le flux de chaleur échangée latéralement est un terme prépondérant du bilan de chaleur (cf graphique n°12).

Comparaison des méthodes de calcul du DEBIT DE SEVE - Période: 31/8 au 6/9/90



GRAPHIQUE n°14

Débit de sève le 4 Septembre 1990 METHODES GENERALE / SIMPLIFIEE



— méthode générale — méthode simplifiée

GRAPHIQUE n°15

7/ simplification de la méthode:

D'après l'équation du bilan thermique (1) et dans le cas du soja, si le flux de chaleur stockée par la tige ainsi que les flux de conduction à l'amont et à l'aval de l'élément chauffant sont négligeables, on peut considérer en première approximation que la puissance fournie par l'élément chauffant est dissipée par la circulation de la sève et perdue latéralement:

si q_{aval} , q_{amont} , $q_{stockée}$ négligeables

$$(1) \Rightarrow W - q_{sève} - q_{latéral} = 0$$

$$\Rightarrow q_{sève} = W - q_{latéral}$$

La détermination du coefficient de conduction thermique latéral et du débit de sève restent identiques à celle décrite ci-dessus dans la méthode générale.

La comparaison de la méthode de calcul simplifiée avec la méthode générale est très satisfaisante (cf graphique n°14). La régression linéaire entre les deux méthodes justifie ainsi largement l'emploi de la méthode simplifiée pour le calcul du débit de sève:

$$Ds \text{ simplifié (cm}^3/\text{h)} = 0.958 * Ds \text{ général (cm}^3/\text{h)} - 0.8$$

$$r^2 = 0.997 \text{ sur } 700 \text{ points (du } 31/08 \text{ au } 06/09/1990)$$

La pente de la droite de régression, légèrement inférieure à 1, signifie que le débit de sève issu de la méthode simplifiée est toujours inférieur aux valeurs issues de la méthode générale d'environ 10%. Le stockage de chaleur par la tige de soja étant négligeable en raison du faible volume qu'elle représente, l'erreur provoquée par la simplification de la méthode est due aux pertes de chaleur par conduction à l'amont et à l'aval de la tige qui ne sont pas prises en compte.

Le graphique n°15 montre cependant que la cinétique journalière est parfaitement reconstituée: aucun décalage dans le temps ou comportement particulier n'est observé. La sensibilité de la mesure par la méthode simplifiée est identique à celle par la méthode générale.

La méthode simplifiée de calcul du débit de sève apparaît donc avantageuse par rapport à la méthode complète sur le soja car elle allège les mesures sur la tige ainsi que les calculs sans pour autant trop pénaliser le résultat final.

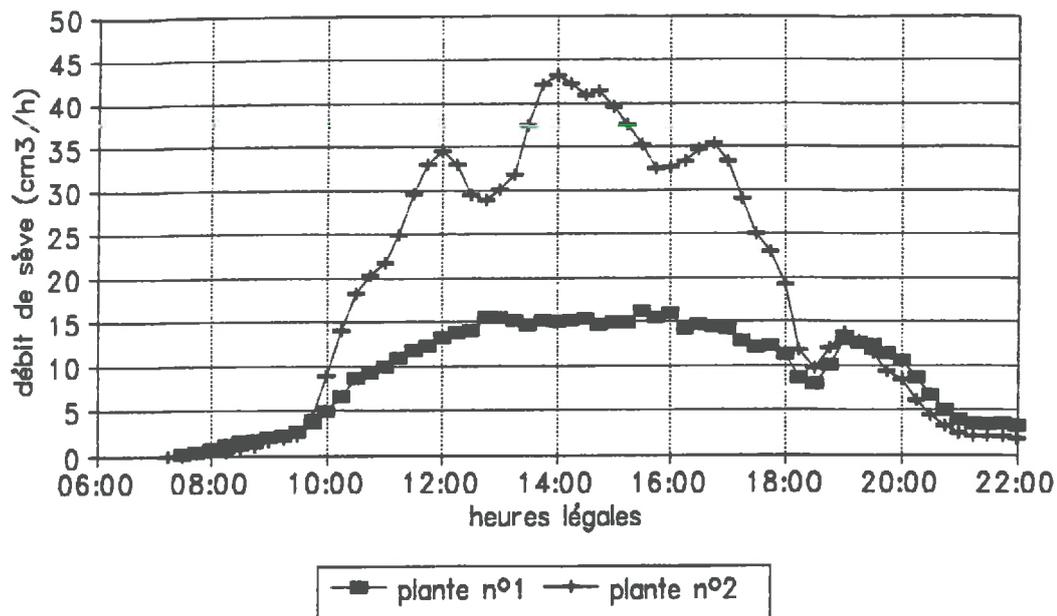
8/ réalisation pratique:

L'installation *in situ* comporte un ou plusieurs capteurs de débit de sève, une alimentation en courant continu et une centrale d'acquisition de données.

Pour la culture de soja, le diamètre de tige moyen permettant des mesures de débit de sève est d'au moins 6 mm. En fin de campagne, le diamètre a atteint jusqu'à 12 mm. Les tensions requises pour l'alimentation de l'élément chauffant sont comprises entre 1.5 et 3.5 V suivant la résistance de celui-ci.

Débit de sève pour 2 plants de soja

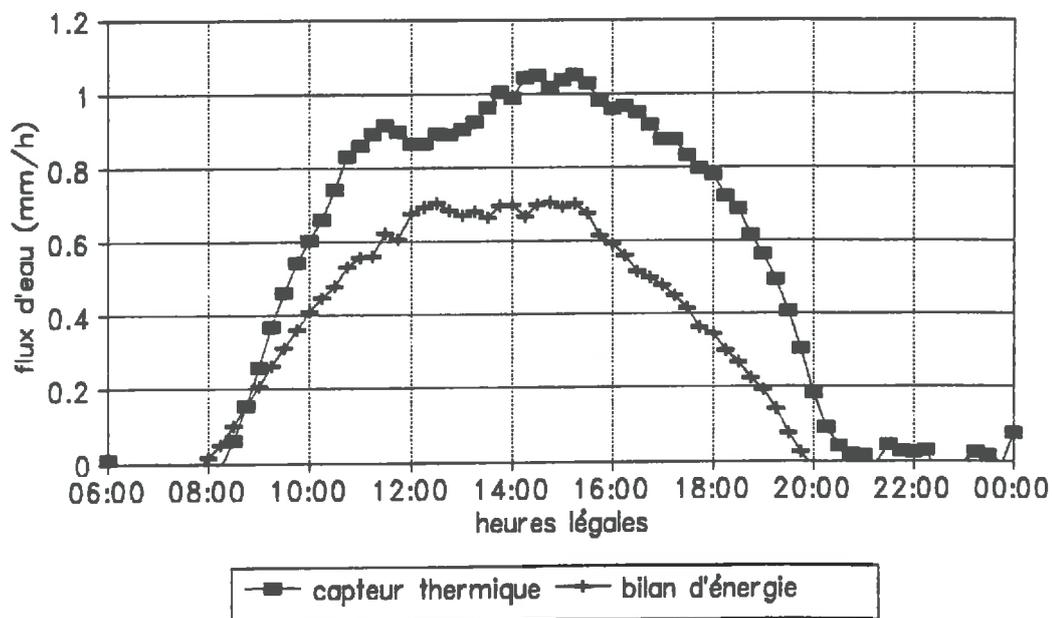
15 AOUT 1991



GRAPHIQUE n°16

Flux transpiratoires

20 AOUT 1991



GRAPHIQUE n°17

L'alimentation générale sur le terrain étant de 12 V continu, des petits postes ont été créés pour transformer le 12 V entrant en 1 à 5 V continu sortant, réglable par un potentiomètre.

Le capteur est composé de l'élément chauffant la tige, recouvert par le "fluxmètre" mesurant les échanges latéraux de chaleur ainsi que d'une pièce en plastique appelée "gabarit", portant les thermocouples de mesure des autres flux. La description de ces différents éléments et leur installation sur la tige de soja sont détaillées en Annexe n°5.

La centrale d'acquisition de mesures est de marque CAMPBELL type 21X ou CR 10. Le capteur de débit de sève nécessite 5 voies de mesure d'écart de tension et 1 voie de mesure de température, ce qui représente une certaine lourdeur expérimentale et un risque accru de panne de fonctionnement du dispositif.

€/ résultats - comparaison à l'ETR:

Sur tous les capteurs de débit de sève installés ou réinstallés offrant des données, seulement 1 sur 3 environ a donné un résultat plausible. Après analyse des résultats, il semble que la mesure du flux de chaleur échangée latéralement soit en cause. Ceci se confirme par la prépondérance de ce flux dans le bilan thermique. Le fluxmètre n'est sans doute pas toujours en contact avec l'élément chauffant, ce qui provoque des erreurs importantes. Ainsi, pour le soja, ce dispositif n'est sans doute pas l'outil idéal pour mesurer les échanges de chaleur latéraux. Une solution proposée serait de mesurer les pertes et gains grâce à un bilan radiatif entre l'isolation et l'élément chauffant séparés par une mince couche d'air isolante (les échanges convectifs étant négligés).

Cette suggestion d'amélioration n'a pas pu être testée dans le cadre de notre travail mais elle serait souhaitable car cette méthode de détermination du flux latéral apparaît plus aisée et plus fiable.

En ce qui concerne les résultats plausibles, on constate une grande variabilité au niveau des plantes, non expliquée par une différence de surface de végétation (cf graphique n°16).

Au champ, les résultats de débit de sève pour une plante peuvent être comparés aux valeurs d'évapotranspiration réelle du couvert végétal formé par la culture. Le couvert étant représenté par une densité d (plantes.m⁻²) et le débit de sève par plante $d_{sève}$ étant donné (cm³.h⁻¹.plante⁻¹), on obtient la transpiration du couvert par l'équation suivante:

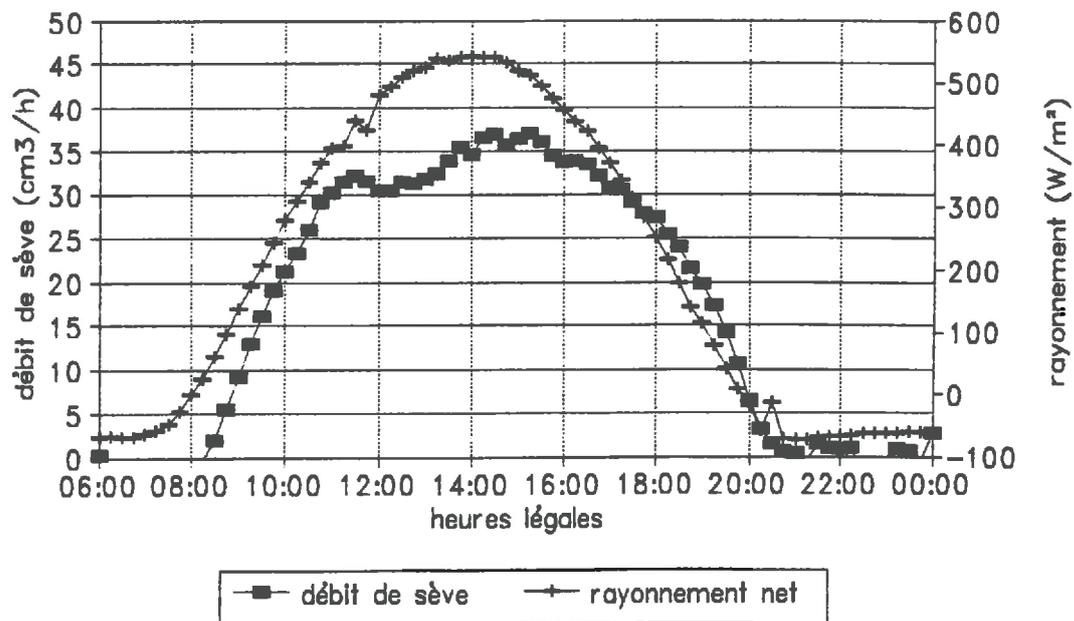
$$Tr \text{ (mm.h}^{-1}\text{)} = d * d_{sève} * 10^{-3} \quad (9)$$

Au stade où les mesures de débit de sève ont été effectuées, les plants de soja recouvraient bien le sol et on peut considérer que la transpiration équivalait l'évapotranspiration. Il est alors possible de comparer les mesures de débit de sève aux mesures d'ETR obtenues par bilan d'énergie (cf graphique n°17). Le résultat est net: le débit de sève rapporté au couvert végétal est bien supérieur à l'évapotranspiration réelle. Cumulé sur la journée, le débit de sève donne une transpiration environ deux

DATE	ETR cumulé (mm/j)	Ds cumulé (mm/j)
31-Août	5.6	7.3
01-Sep	5.8	9.4
02-Sep	5.6	11.1
03-Sep	5.5	11.8
04-Sep	4.2	10.5
05-Sep	4.5	10.9
06-Sep	4.3	10.1
07-Sep	3.7	8.0
08-Sep	3.4	7.5
09-Sep	2.5	6.2
10-Sep	3.2	7.1
11-Sep	3.2	5.6
12-Sep	2.6	5.0
13-Sep	1.4	2.0
14-Sep	1.3	3.2
15-Sep	1.6	3.9

Tableau n°5: Comparaison des cumuls d'ETR et de débit de sève
(Campagne 1990)

Comparaison Flux – Rayonnement 20 AOUT 1991



GRAPHIQUE n°18

fois plus élevée que l'ETR mesurée par bilan d'énergie (cf tableau n°5). Ce résultat n'est pas unique: d'autres auteurs témoignent de cet écart entre valeurs réelles et valeurs mesurées (HAM et HEILMAN, 1990; LEVITT et al, 1991; SENOCK et HAM, 1991) La validité de la méthode est donc fortement mise en doute. Deux hypothèses sont formulées quant aux causes de cette forte divergence:

* Lors du passage à l'échelle du couvert, on considère que la plante sur laquelle est mesuré le débit de sève est une plante moyenne représentative du couvert. Cette hypothèse n'est pas obligatoirement vérifiée en raison du choix de la plante effectué mais aussi en raison de la modification du microclimat associé à la plante mesurée suite à l'installation du capteur de débit de sève.

* Il n'est pas impossible que les données de débit de sève soient plausibles mais effectivement fausses, toujours en raison d'une mauvaise estimation du flux de chaleur latérale. La comparaison à une pesée de plante portant un capteur afin d'estimer la perte de poids par transpiration ne renseignerait que partiellement sur ce point. En effet, la relation obtenue dans ce cas est très dépendante des conditions d'installation du capteur et n'est à coup sûr pas valable sur une autre plante en plein champ par exemple.

Cependant, si les mesures de débit de sève apparaissent fausses en valeurs réelles, elles semblent néanmoins correctes en valeurs relatives, en particulier en comparaison au rayonnement (cf graphique n°18). Dans tous les cas, l'emploi de telles mesures à l'heure actuelle doit être fait avec beaucoup de précautions.

μ/ avantages et inconvénients:

La méthode thermique développée par VALANCOGNE permet d'obtenir de façon directe, automatique et non destructive le débit de sève dans la tige, donnée plus facilement utilisable qu'une vitesse de sève. Elle ne nécessite aucun étalonnage. En revanche, cette méthode est lourde et minutieuse dans sa réalisation et son installation. Enfin, la complexité du calcul rend le traitement long et fastidieux, et, dans l'état actuel des recherches sur soja, peu probant. A la vue des analyses de flux du bilan de chaleur, il est envisagé une simplification de la méthode ainsi qu'un nouveau mode de détermination du flux de chaleur latéral. L'enjeu est important car il permettrait de rendre la fabrication et le montage du capteur plus aisée, de diminuer le nombre de voies d'entrées nécessaires à l'acquisition de données automatique et enfin de réduire considérablement le traitement de ces données pour obtenir le débit de sève final.

Les indicateurs hydriques de la plante décrits dans cette partie sont donc les objets de l'analyse et du suivi de la contrainte hydrique. Toutefois, cet état de dessèchement naturel doit être correctement défini du point de vue climatique, de l'évolution hydrique du sol et du comportement biologique de la plante, mais il doit être également référencé par rapport à un état hydrique optimal (témoin "bien irrigué"). Ceci nous a amené à réaliser deux expérimentations sur le soja en plein champ.

Profondeur (cm)	Argile (%)	Limon fin (%)	Limon grossier (%)	Sable fin (%)	Sable grossier (%)
0-20	24.7	45.5	17.2	10.8	1.8
20-40	24.3	46.1	17.4	10.6	1.6
40-60	25.5	43.4	17.7	11.7	1.7
60-80	28.9	34.5	15.3	17.7	3.6
80-100	36.8	30.7	9.7	18.6	4.2
100-120	30.5	21.2	8.3	29.3	10.7
120-140	33.8	23	7.2	27.3	8.7
140-160	35.5	30	10.8	18.3	5.4

Tableau n°6: Analyse granulométrique moyenne
(Parcelle INRA ARRAS-POIRSON - 1989)

Profondeur (cm)	Argile (%)	Limon fin (%)	Limon grossier (%)	Sable fin (%)	Sable grossier (%)
0-35	22	20	24	27	6
35-55	25	24	18	25	7
55-90	24	25	18	22	10
90-135	30	30	16	15	7
135-200	25	30	17	17	10

Tableau n°7: Analyse granulométrique moyenne
(Parcelle CEMAGREF côté rivière - 1990)

-CHAPITRE II- PRESENTATION DES EXPERIMENTATIONS SUR LE SOJA

Pour mener à bien l'étude proposée, deux campagnes de mesures ont été envisagées sur le soja:

* une campagne en 1990 sur un terrain expérimental de l'INRA à Avignon - Montfavet. Le sol est de texture limono-argileuse (cf tableau n°6). Le soja de variété LABRADOR (tardive) a été semé le 1er Juillet avec un écartement entre les rangs de 30cm et une densité de 56 plantes/m². La parcelle a subi un dessèchement naturel à partir du 8 Août, date de fin des irrigations, lorsque la plante a été supposée couvrante (LAI > 2).

* une campagne en 1991 sur le domaine expérimental du CEMAGREF de Lavalette à Montpellier. Le sol est de texture argilo-limono-sableuse (cf tableau n°7). Le soja de variété KADOR (plus précoce) a été semé le 21 Mai avec un écartement inter-rangs de 50cm et une densité de 40 plantes/m². La particularité de cette expérimentation est qu'elle compare un traitement appelé "stress" ou "sec" à un témoin "bien irrigué". Ce dernier est maintenu par des irrigations rapprochées (environ trois fois toutes les deux semaines), déclenchées à partir d'un tensiomètre à 30cm de profondeur au seuil de 800 mbar. Le dessèchement naturel sur le traitement "stress" est provoqué à partir du moment où les irrigations de levée ont été arrêtées, soit à partir du 26 Juin.

Afin de cerner l'état de stress des plantes pendant ces deux campagnes, les indicateurs hydriques de la plante ont été associés à des mesures climatiques, des mesures hydriques du sol et des caractéristiques du développement de la plante. Si les mesures sur la plante ont fait l'objet de ma participation aux deux expérimentations, les autres mesures ont été réalisées par d'autres membres de l'équipe de travail, dirigée par N.BRISSON en 1990 et P.RUELLE en 1991.

1/ Le climat

Les données atmosphériques sont d'un intérêt double. Elles permettent tout d'abord de signaler certaines journées particulières ou des anomalies au cours d'une journée. Les paramètres suivants nous renseignent sur ce point:

- * températures sèches et humides grâce à des sondes de température;
- * rayonnements global et net par pyranomètre et pyrromètre différentiel;
- * vitesse et direction du vent par anémomètre et girouette.

Ces mesures sont enregistrées automatiquement à un pas de temps horaire sur une centrale d'acquisition de données.

Mais la combinaison de certains paramètres de l'atmosphère dans l'équation des échanges d'énergie à la surface du sol est à l'origine de la détermination des flux d'eau.

	STRESS 1990	STRESS 1991	IRRIGUE 1991
CLIMAT	Bloc de mesures aérodynamiques		* * * * * ---
* Température air sec air humide			
* Rayonnement global net			
* Vitesse de vent			
* ETR aérodynamique			
SOL			
* Humidité volumique	0 - 180cm	0 - 230cm	0 - 300cm
	2 fois par semaine		
* Tension	0 - 165cm	0 - 160cm	0 - 160cm
	Tous les matins		
PLANTE			
* Hauteur	Tous les 4 jours	1 fois par semaine	
* Indice foliaire			
* Nombre de noeuds fleurs gousses			
* Humidité pondérale	F et T	T	T
	Plusieurs journées entières		
* Potentiel hydrique		F et T	
	Journées entières + potentiel base		
* Diamètre d'organe	Tige en continu		
* Débit de sève	Tige en continu		
* Résistance stomatique	F Journées entières	---	---

* Les mesures climatiques obtenues sur la parcelle "Stress" sont considérées identiques sur la parcelle témoin "Irrigué" étant donné leur proximité.

F = FEUILLES

T = TIGE

Tableau n°8: Récapitulatif des mesures effectuées en 1990-1991

$$R_n - G = H + LE$$

où: R_n = rayonnement net
 G = flux de chaleur stockée dans le sol
 H = flux de chaleur sensible
 LE = flux de chaleur latente dû à l'évaporation = ETR

Ainsi, la demande évaporative (ETP) a été calculée par la méthode de PENMAN. La consommation réelle du couvert végétal et du sol (ETR) a été estimée par la méthode aérodynamique, basée sur des mesures différentielles de température et de vitesse de vent (OLIOSO, 1992 et DANTAS ANTONINO, 1992). Ce dernier paramètre est important car il nous permet de connaître les pertes d'eau réelles de la plante, qui ne sont mesurées par aucun des indicateurs hydriques de la plante.

2/ Le sol

Un suivi de l'état hydrique du sol sur toute la campagne a été nécessaire afin de rendre compte des conséquences de la contrainte hydrique sur la diminution des réserves d'eau dans le sol. Deux grandeurs sont mesurées: l'humidité volumique et la tension de l'eau.

L'humidimètre neutronique (ou sonde à neutrons) est employé pour effectuer les mesures d'humidité sur des profils permettant d'englober largement la profondeur racinaire, soit 180cm en 1990 et 230cm sur traitement "stress" (300cm sur témoin "irrigué") en 1991. Ceux-ci sont réalisés manuellement deux fois par semaine en moyenne étant donné les faibles évolutions de cette variable. Toutefois des mesures sont exceptionnellement pratiquées le jour suivant un épisode pluvieux pour contrôler l'apport d'eau réel dans le sol.

Le potentiel hydrique total du sol a été mesuré grâce à des tensiomètres à mercure à des profondeurs relativement espacées afin de suivre l'évolution du front de dessèchement sur le traitement "stress" et de vérifier la bonne conduite d'irrigation du témoin:

35, 75, 95, 115 et 135cm en 1990

et 30, 75, 90, 120, et 140 cm en 1991 (stress et irrigué)

Les relevés tensiométriques sont effectués tous les matins vers 8h30 environ pour s'affranchir d'une éventuelle fluctuation journalière.

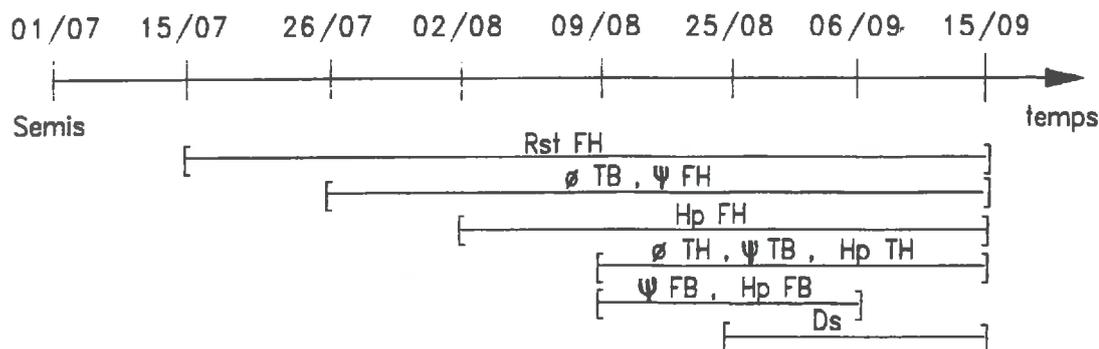
3/ La plante

Maillon intermédiaire entre le sol et l'atmosphère, la plante constitue la base même de l'étude. Mis à part son comportement hydrique observé par l'étude de ses indicateurs, la réaction d'ensemble de la plante face à la contrainte hydrique en terme de croissance et développement nous est indispensable. Celle-ci est ici représentée par des mesures de:

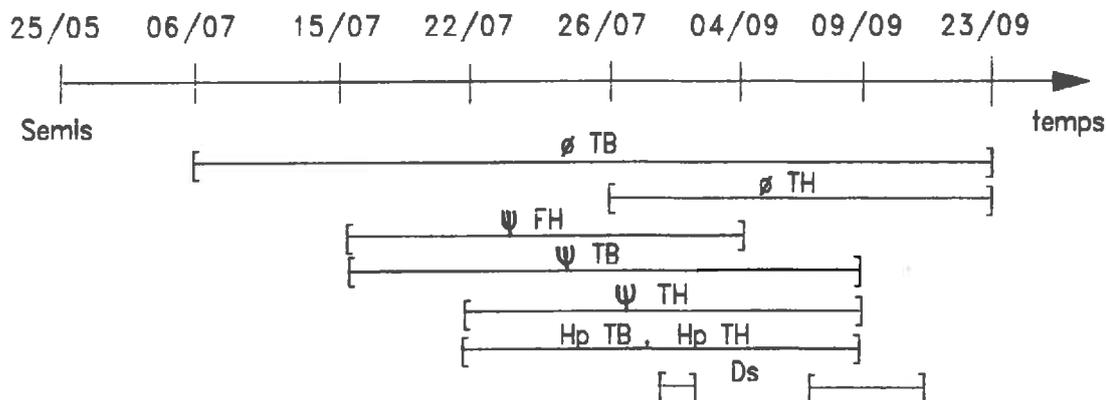
* hauteur totale;

CALENDRIERS des MESURES en 1990 et 1991

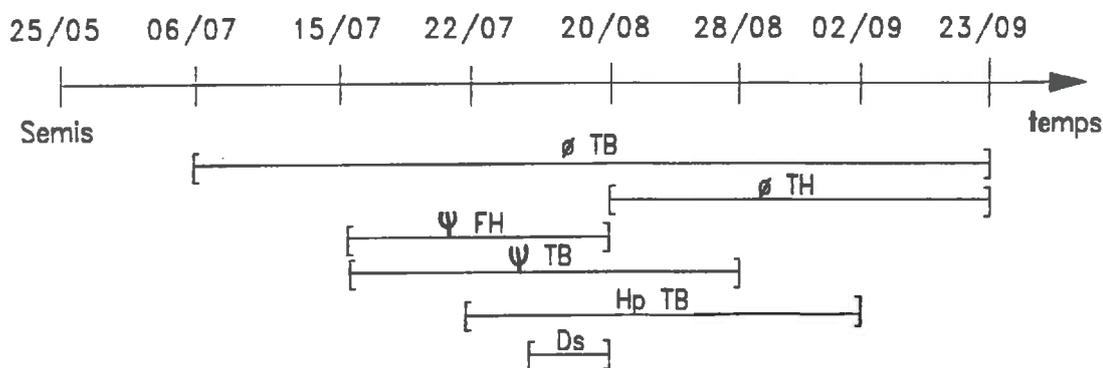
TRAITEMENT "STRESS" 1990



TRAITEMENT "STRESS" 1991



TEMOIN "IRRIGUE" 1991



- Rst FH = Résistance stomatique Feuilles du Haut du couvert
- \varnothing TB (H) = Diamètre de Tige niveau Bas (Haut)
- Ψ FH (B) = Potentiel hydrique des Feuilles du Haut (Bas) du couvert
- Ψ TB (H) = Potentiel hydrique de Tige niveau Bas (Haut)
- Hp FH (B) = Humidité pondérale de Feuilles du Haut (Bas) du couvert
- Hp TH (B) = Humidité pondérale de Tige niveau Haut (Bas)

* surface foliaire par planimétrie ou directement par détermination de l'indice foliaire grâce à un appareil de mesure radiative (LICOR / LAI 2000);

* nombre de noeuds, de fleurs, de gousses.

Ces dernières estimations vont de pair avec les notations des stades phénologiques de la plante d'après les stades décrits par FEHR et al.(1971). Les notations agronomiques ont été effectuées tous les 4 jours en 1990 et toutes les semaines en 1991.

Rappelons ici les cinq indicateurs hydriques présentés ci-dessus. Ils s'attachent tous à la partie aérienne de la plante:

- * l'humidité pondérale (feuilles et tige);
- * le potentiel hydrique (feuilles et tige);
- * le diamètre d'organe (tige);
- * le débit de sève (tige);
- * la résistance stomatique (feuilles, uniquement en 1990).

Le tableau n°8 récapitule l'ensemble des données acquises lors des deux campagnes de mesures.

En conclusion de cette partie, on remarque une plus ou moins grande facilité d'obtention des indicateurs hydriques utilisés sur la plante. Il en résulte une diversité importante des plages journalières de mesures de chaque indicateur. En effet, certains indicateurs peuvent être déterminés à tout moment (humidité pondérale, potentiel foliaire par exemple) mais d'autres sont dépendants de la morphologie de la plante (cas du potentiel hydrique de tige, du débit de sève et dans une moindre proportion du diamètre de tige). Ceci aboutit à un calendrier des mesures assez hétéroclite et ne laisse que peu de journées complètes de mesures où tous les indicateurs sont valides. Ce calendrier est donné ci-contre et servira de repère pour l'étude qui va suivre.

2^{ème} PARTIE

ANALYSE DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE SUR LE SOJA

Le déficit hydrique est un facteur influençant la plante à l'échelle de la journée: c'est alors une fonction quasiment exclusive de la demande climatique journalière. Néanmoins, le dessèchement procure un effet néfaste sur la culture à plus long terme, au cours de la saison: il est alors non seulement fonction de l'évolution de la demande climatique mais aussi de la réserve en eau du sol. Il correspond à un effet cumulatif et moyenné des déficits hydriques journaliers.

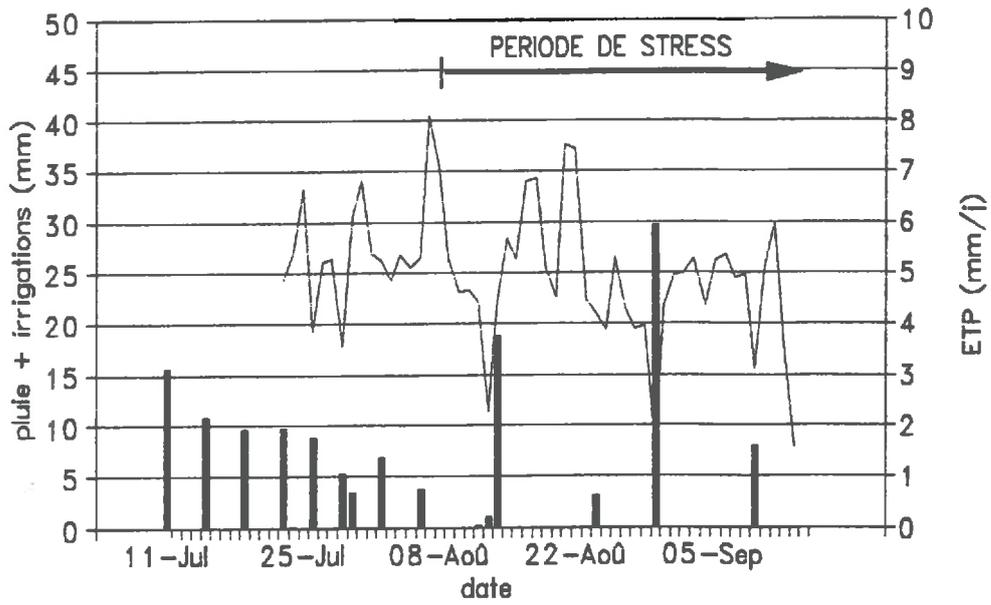
La gestion de l'eau sur la parcelle s'effectue à un pas de temps correspondant au moins à la journée, si ce n'est plusieurs jours. Ainsi, l'étude des indicateurs hydriques de la plante, présentés précédemment, à l'échelle de la saison, devrait nous permettre de caractériser l'effet de la contrainte hydrique sur les plantes et d'observer leur sensibilité relative.

Avant d'aborder cette étude, il est indispensable de donner des bases quant aux évolutions du climat et du sol ainsi que des repères sur le développement de la plante.

Rappelons cependant que l'étude générale n'est pas de relier une perte quantitative ou qualitative de rendement à la présence d'un déficit hydrique caractéristique pendant telle ou telle phase de développement de la plante. Elle s'attache plutôt à la compréhension des mécanismes hydriques mis en jeu par la plante lors d'un dessèchement.

APPORTS D'EAU — ETP

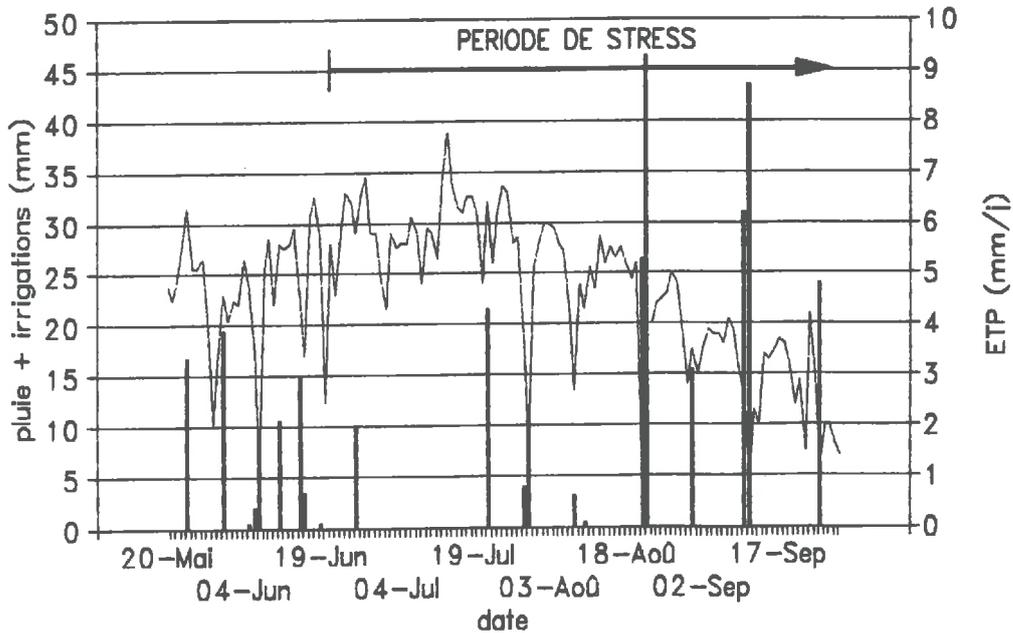
CAMPAGNE 1990 — STRESS



GRAPHIQUE n°1A

APPORTS D'EAU — ETP

CAMPAGNE 1991 — STRESS



GRAPHIQUE n°1B

CHAPITRE I CARACTERISATION DE LA CONTRAINTE HYDRIQUE

L'ensemble de cette présentation est destinée à fournir des références sur les campagnes de mesures utiles à la compréhension des parties qui vont suivre. Elle porte essentiellement sur le traitement subissant le dessèchement mais les particularités du témoin irrigué sont également présentées.

1/ Le climat

a/ Apports d'eau et demande évaporative:

L'évolution hydrique de la plante est déterminée principalement par deux composantes du climat:

* la demande climatique qui fixe le niveau maximal des pertes d'eau subies par la plante lorsque son alimentation n'est pas limitée;

* les précipitations et les irrigations qui représentent l'apport d'eau (naturel et artificiel) total au sol dans lequel la plante puise ses ressources.

En dehors de toute régulation de la plante, le climat conditionne donc les entrées et sorties d'eau maximales du système plante.

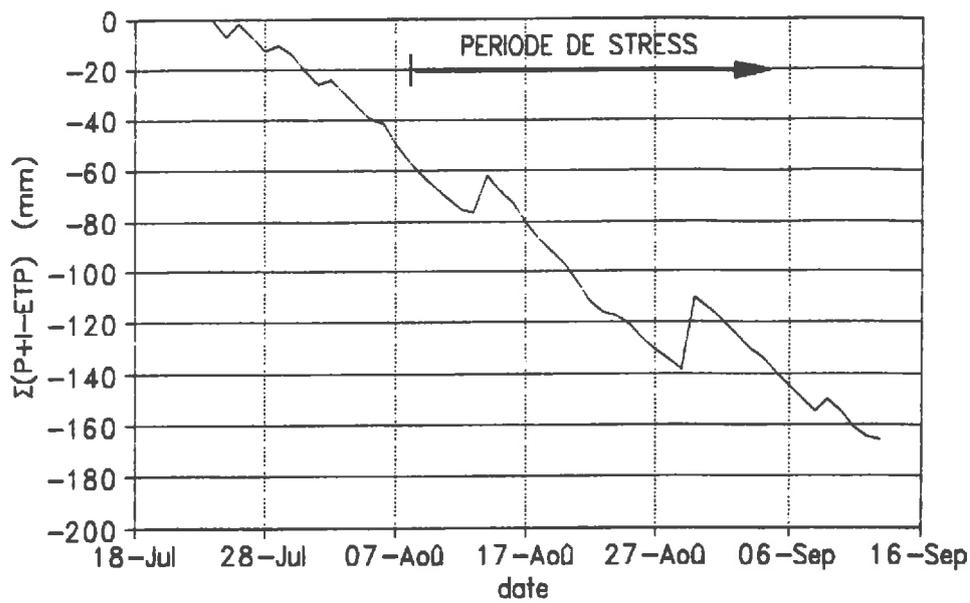
La demande climatique est ici représentée par l'EvapoTranspiration Potentielle (ETP) calculée selon la méthode de PENMAN à partir de données climatiques de base (rayonnement global, température, humidité relative de l'air et vitesse du vent) mesurées directement sur le terrain d'expérimentation, tout comme les précipitations.

Les graphiques n°1A et 1B présentent la cinétique de l'ETP et des apports d'eau au cours de la saison sur le traitement sec. Les pluies et irrigations sont détaillées en Annexe n°6. La période de stress est définie comme étant une période où aucune irrigation de complément n'a été apportée (sauf exception): c'est a priori la période principale d'étude. La demande climatique est relativement constante et voisine de 5 mm/j en 1990 mais chute progressivement en 1991 (de 6 à 2 mm/j). Parallèlement, les épisodes pluvieux sont plus nombreux et plus importants en 1991 qu'en 1990. D'un point de vue strictement climatique, les conditions de sécheresse ont donc été plus sévères en 1990 qu'en 1991. Le cumul de l'écart entre apports d'eau et ETP, représenté aux graphiques n°2A et 2B, permet de mieux visualiser le dessèchement: la période la plus critique du dessèchement correspond pour les deux années à la deuxième quinzaine du mois de Juillet. La demande climatique est alors très forte et l'observation visuelle des plantes montre qu'elles sont plus atteintes qu'à d'autres moments.

b/ Autres données climatiques:

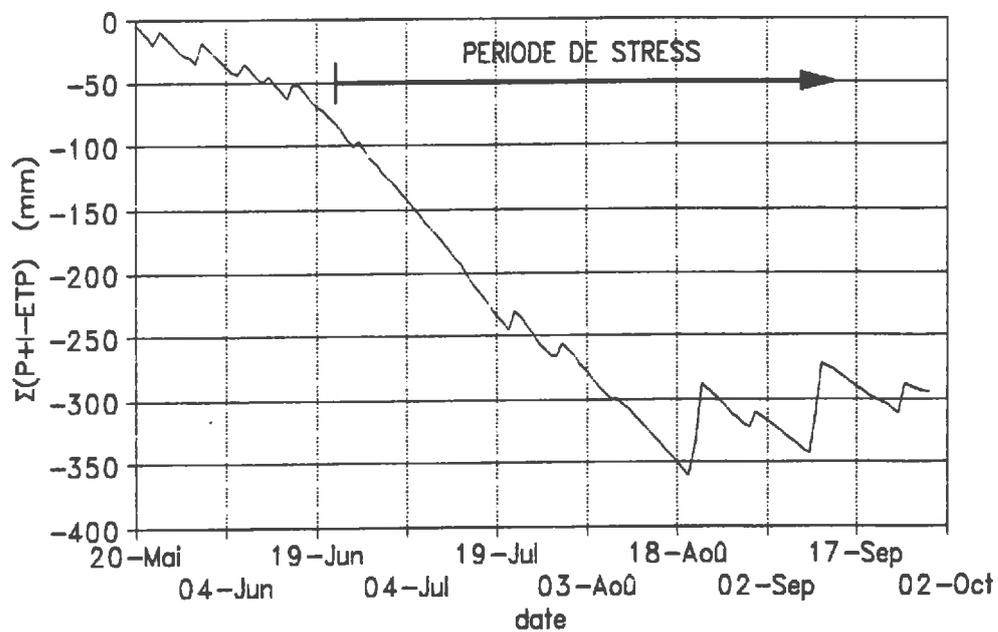
Les températures d'air et de la plante peuvent devenir un facteur de stress pour la plante lorsqu'elles deviennent extrêmes. Lors des deux campagnes, le maximum journalier rencontré a parfois dépassé 35°C (cf graphiques n°3A et 3B), ce qui a pu occasionner un stress thermique au soja (BRISSON, 1989). Toutefois, les conséquences pour la plante étant encore mal connues, il n'en est

Déficit hydrique climatique cumulé CAMPAGNE 1990 - STRESS



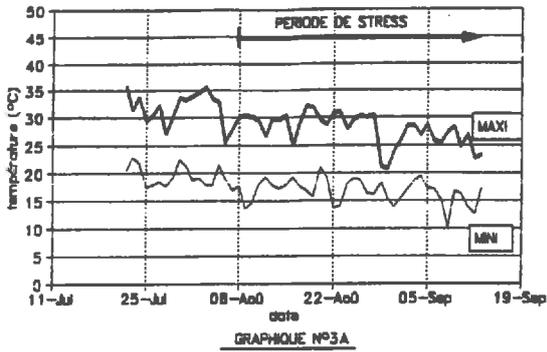
GRAPHIQUE n°2A

Déficit hydrique climatique cumulé CAMPAGNE 1991 - STRESS

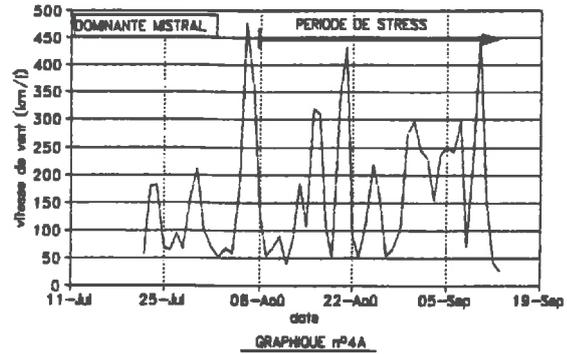


GRAPHIQUE N°2B

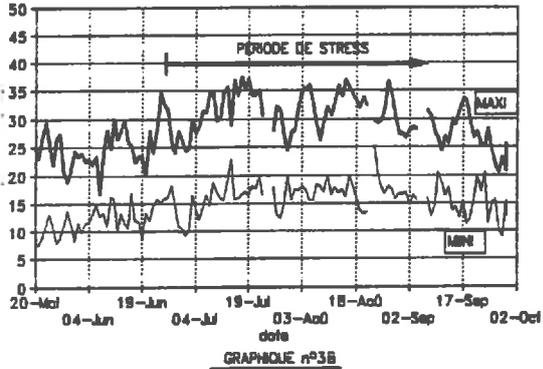
TEMPERATURES MINIMALES ET MAXIMALES
CAMPAGNE 1990 - STRESS



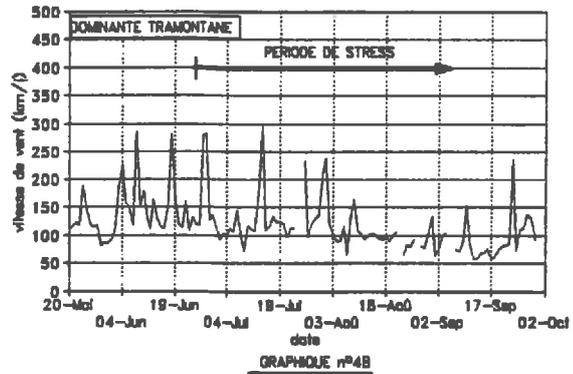
CHEMIN JOURNALIER PARCOURU PAR LE VENT
CAMPAGNE 1990 - STRESS



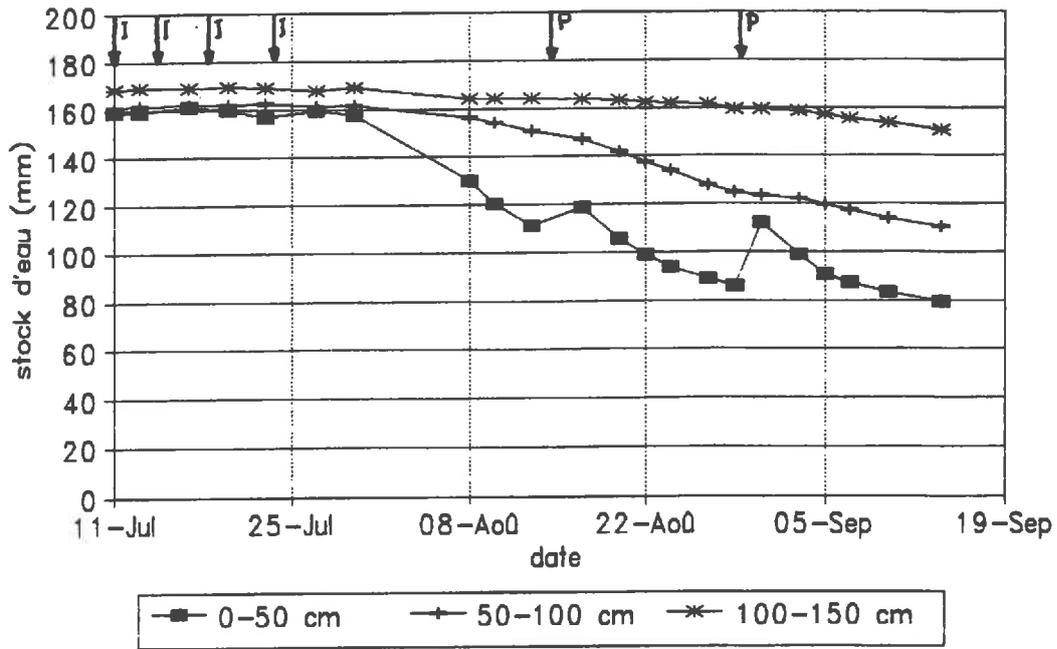
TEMPERATURES MINIMALES ET MAXIMALES
CAMPAGNE 1991 - STRESS



CHEMIN JOURNALIER PARCOURU PAR LE VENT
CAMPAGNE 1991 - STRESS



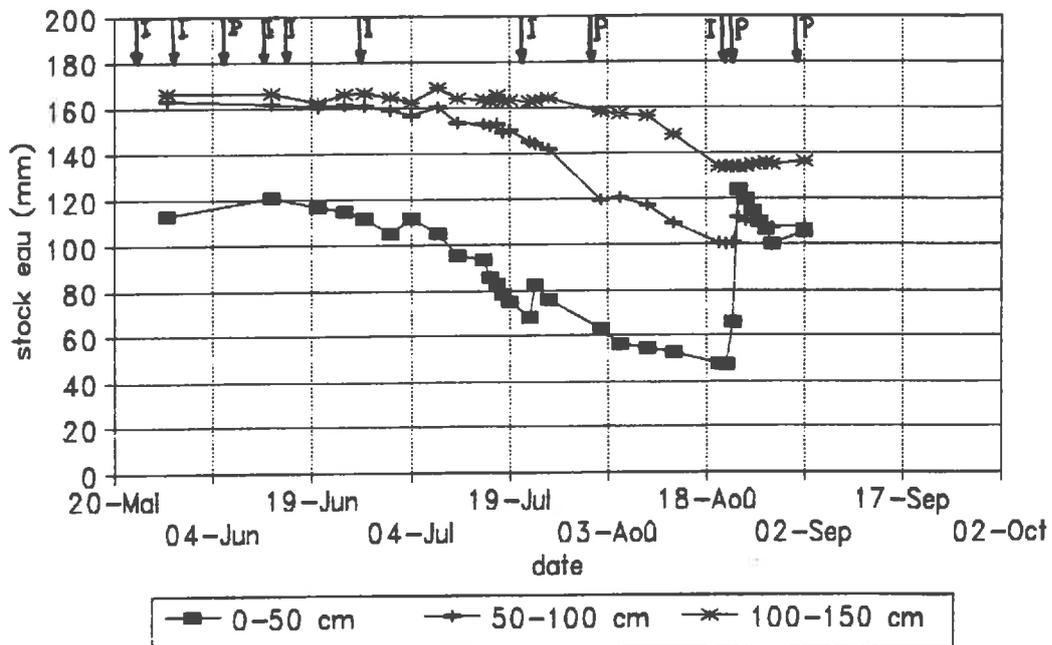
STOCK D'EAU CAMPAGNE 1990 - STRESS



GRAPHIQUE n°5A

Note: Seules les Pluies (P) et Irrigations (I) supérieures à 10 mm sont représentées

STOCK D'EAU CAMPAGNE 1991 - STRESS



GRAPHIQUE n°5B

pas tenu compte ici. On considère donc que le stress est, en majorité au moins, si ce n'est totalement, attribué au déficit hydrique.

En zone méditerranéenne, le vent a une influence importante sur la demande climatique mais aussi sur le comportement de la plante. Il provoque souvent des réactions particulières telles que la fermeture des stomates de jour (SQUIRE et BLACK, 1981) ou une chute du potentiel de base comme on le verra plus loin (cf Chapitre II 2/b/a/). Les graphiques n°4A et 4B montrent que le Mistral est plus fort en 1990 à Avignon que la Tramontane à Montpellier en 1991, ce qui favorise ce type de réaction en 1990.

Remarque sur le témoin irrigué:

Les parcelles d'étude étant voisines, on considère que le témoin bien irrigué en 1991 a subi la même demande climatique ETP que le traitement sec. Toutefois, les apports d'eau ont été beaucoup plus importants et répartis de façon homogène environ trois fois par quinzaine tout au long de la campagne. Cumulés sur toute la saison, ils sont les suivants:

Bien irrigué: 599 mm	(BERDOU, 1991)
Stress: 319 mm	(LEUCHTER, 1991)

Cette réduction de 47% dans les apports d'eau totaux témoigne de l'intensité globale du dessèchement et n'est pas sans conséquence au niveau du sol et de la plante.

2/ Le sol

L'état hydrique du sol se caractérise soit par la quantité d'eau qu'il contient, soit par la force de succion de l'eau à diverses profondeurs.

a/ Le stock d'eau du sol:

La quantité d'eau contenue dans une couche de sol est ici exprimée par un stock d'eau sur une certaine profondeur ($z_2 - z_1$). Ce dernier est calculé à partir des humidités volumiques Hv_i mesurées à toutes les profondeurs z_i étudiées, de la façon suivante:

$$\text{Stock}_{[z_1; z_2]} = \sum_{i=z_1}^{z_2} Hv_i \cdot z_i$$

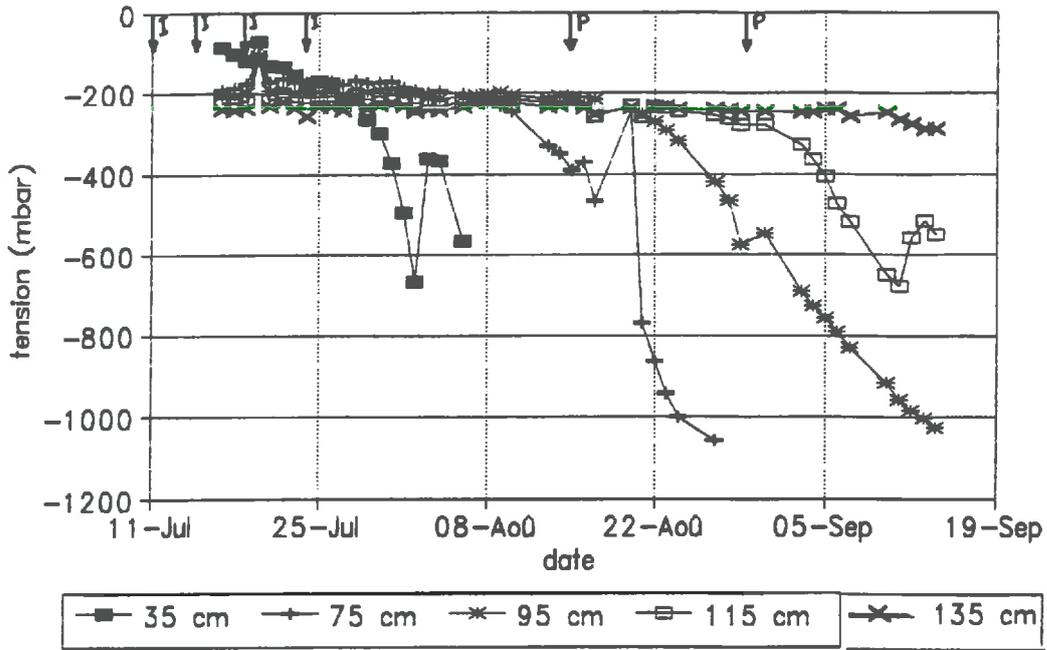
Trois couches de sol ont été distinguées afin de noter d'éventuelles différences de contributions aux transferts hydriques: 0-50cm, 50-100cm et 100-150cm. Cette dernière couche est justifiée par le fait que les racines atteignent 120cm environ en fin de campagne. Les graphiques n°5A et 5B montrent l'évolution saisonnière de ces différents stocks. Ils indiquent:

* un bon remplissage du réservoir sol en début de campagne à l'exception de la couche de surface (0-50cm) en 1991.

* une perte d'eau importante et relativement identique lors des deux campagnes et qui s'atténue avec la profondeur:

POTENTIEL HYDRIQUE TOTAL DU SOL

CAMPAGNE 1990 - STRESS

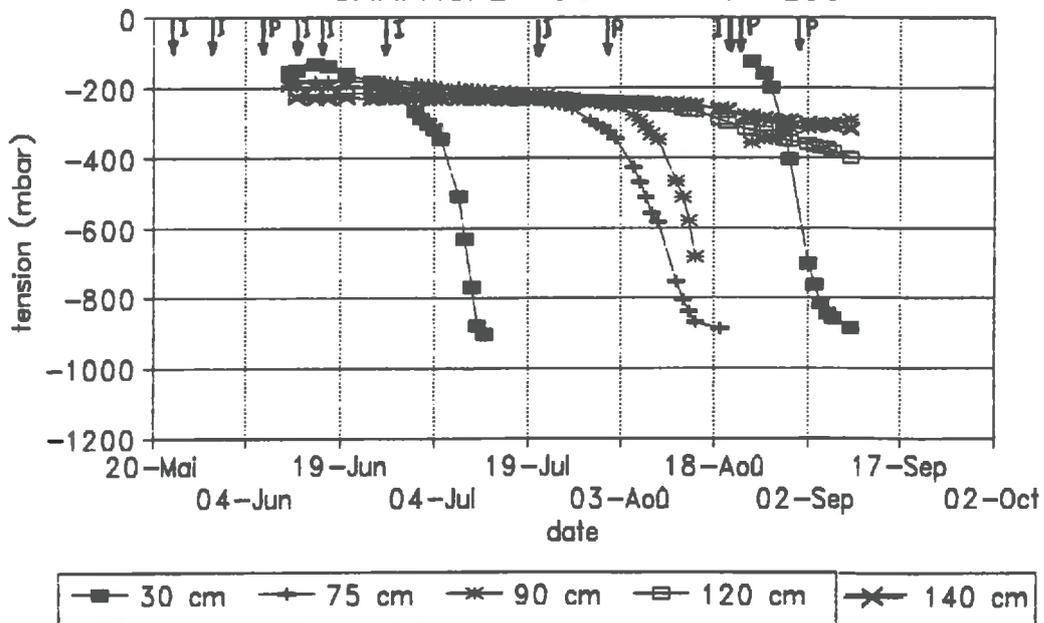


GRAPHIQUE n°6A

Note: Seules les Pluies (P) et Irrigations (I) supérieures à 10 mm sont représentées

POTENTIEL HYDRIQUE TOTAL DU SOL

CAMPAGNE 1991 - STRESS



GRAPHIQUE n°6B

Stock	1990	1991
couche sol		
[0-50cm]	80	70
[50-100cm]	50	60
[100-150cm]	20	30
total	150	160

* un décalage dans le temps progressif de participation des couches de sol de plus en plus profondes. Le tableau ci-dessous donne les dates approximatives de début de participation:

Date	1990	1991
couche sol		
[0-50cm]	01/08	07/07
[50-100cm]	08/08	19/07
[100-150cm]	27/08	01/08

On note à ce sujet que la participation de la première couche de sol débute avant l'arrêt des irrigations: une semaine en 1990, deux semaines en 1991. Ceci signifie que les seules irrigations de complément ne couvrent plus totalement les besoins en eau de la plante et que celle-ci commence à puiser dans le réservoir de surface du sol.

Remarque:

La cinétique de stock d'eau du sol montre une bonne réaction à un apport d'eau à condition que le sol soit déjà desséché. Cette réaction s'étend en profondeur avec l'importance de l'apport d'eau:

cas du	14 Août 1990 : 18 mm	
	30 Août 1990 : 29 mm	(réaction sur la couche
	22 Juillet 1991 : 22 mm	0-50cm)
	22-23 Août 1991 : 76 mm	(réaction sur les couches
		0-50cm et 50-100cm)

A partir du 23 Août 1991, le sol est revenu à un état hydrique satisfaisant car le stock d'eau est proche de sa valeur initiale et reste stable. La période de stress sur le soja en 1991 s'arrête donc le 22 Août contrairement à celle de 1990 qui est continue jusqu'à la fin de la culture.

b/ La tension de l'eau dans le sol:

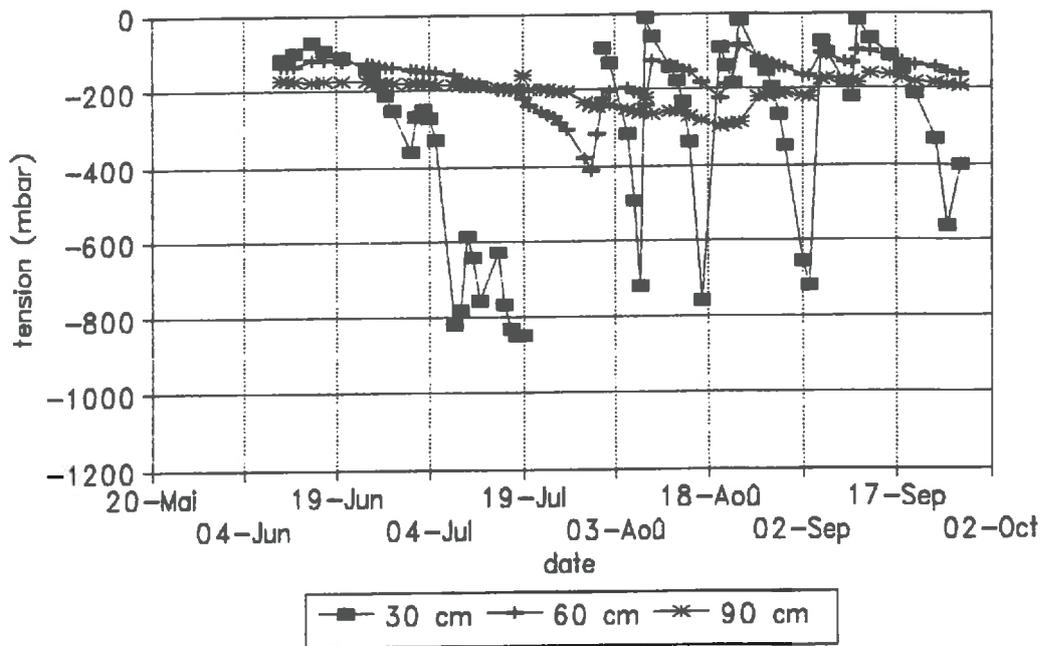
Les valeurs issues de la lecture des tensiomètres à mercure sont directement utilisables pour l'interprétation. La cinétique des tensions à différentes profondeurs est représentée sur les graphiques n°6A et 6B.

Le potentiel hydrique étant proche de zéro (environ -200 mbar) en début de campagne quelque soit la profondeur, le bon remplissage initial du réservoir est confirmé. Aucun gradient n'apparaît, ce qui signifie que l'on a ni évaporation ni drainage et correspond à un sol proche de la capacité de rétention.

Les tensiomètres ayant une gamme de variation relativement faible (environ 0, -1 Bar), ils permettent principalement de déceler le moment où le dessèchement relatif est atteint à la

POTENTIEL HYDRIQUE TOTAL DU SOL

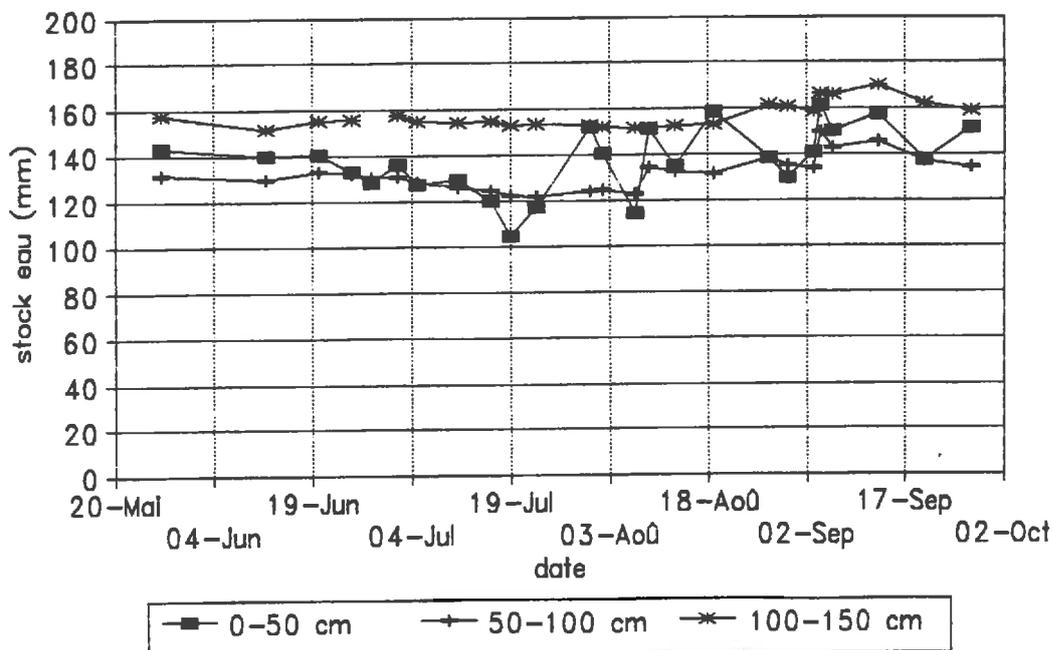
CAMPAGNE 1991 - TEMOIN IRRIGUE



GRAPHIQUE n°7A

STOCK D'EAU

CAMPAGNE 1991 - TEMOIN IRRIGUE



GRAPHIQUE n°7B

profondeur où ils sont situés. Le tableau ci-dessous donne la date approximative de début de variation de la tension à une profondeur donnée:

Date	1990	1991
profondeur		
30-35cm	02/08	08/07
75cm	17/08	05/08
90-95cm	29/08	10/08
115-120cm	06/09	10/09
135-140cm	---	---

Ce tableau montre, comme on l'a vu, un démarrage de participation des couches superficielles de sol avant l'arrêt des irrigations. Il montre également un puisage effectif des racines jusqu'à une profondeur supérieure à 120cm car la tension diminue toujours à cette profondeur en fin de saison. La tension à 140cm étant relativement stable, les racines n'atteignent donc pas cette profondeur, ou bien elles sont trop peu nombreuses pour provoquer une chute de potentiel hydrique. La profondeur racinaire maximale mesurée en fin de campagne étant de 120cm environ, il semble que l'absorption de l'eau par les racines provoque une remontée capillaire de l'eau jusqu'à une profondeur d'environ 140cm.

La différence de tension entre un niveau supérieur et un niveau inférieur de sol est le plus fréquemment positive. Le profil de sol est donc entièrement soumis à un flux d'évaporation. Les exceptions sont provoquées par les pluies et les irrigations. Le drainage est alors d'autant plus marqué en profondeur que les apports d'eau en surface ont été importants. Les apports des 22 et 23 Août 1991 marquent une remontée des valeurs de potentiel hydrique du sol à 30cm entraînant un drainage, sur une partie du profil uniquement car les couches profondes participent toujours (chute continue du potentiel à 120cm par exemple).

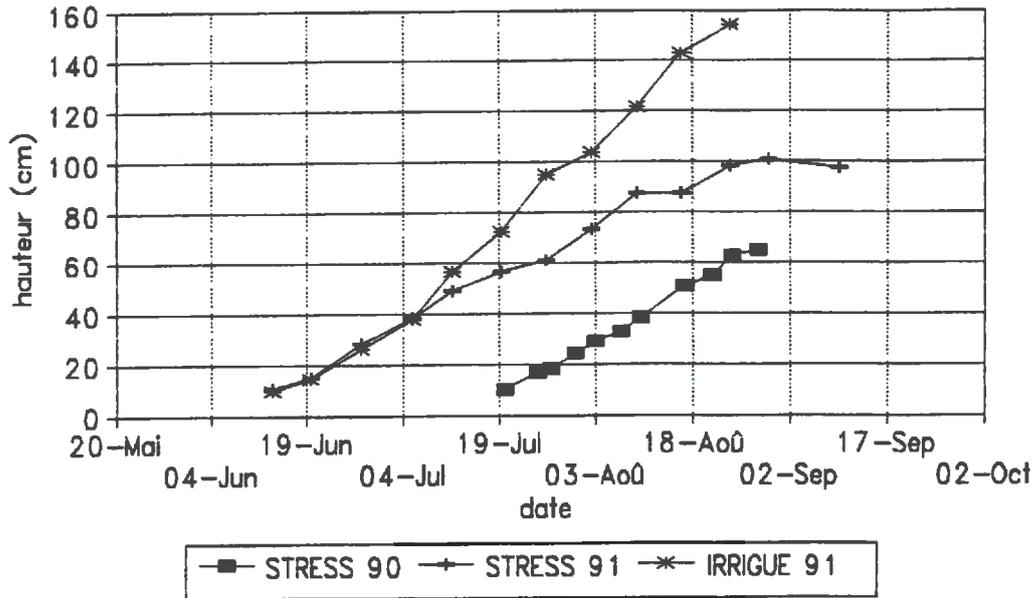
Remarque sur le témoin irrigué:

En 1991, le témoin a été maintenu bien irrigué par définition grâce à un potentiel du sol à 30cm toujours supérieur à -800 mbar. La vérification est donnée au graphique n°7A, à l'exception d'une période s'étalant du 15 au 30 Juillet où certains problèmes liés à l'irrigation sont apparus. Toutefois, on constate une constance des valeurs de tensions à de plus grandes profondeurs (60 - 90cm). Cet état de confort hydrique se retrouve pleinement sur la cinétique de stock d'eau du sol qui évolue très peu, même pour la couche superficielle (cf graphique n°7B). On peut donc considérer le témoin irrigué comme une bonne référence pendant toute la saison de mesure, avec toutefois un très léger stress dans la deuxième quinzaine de Juillet.

3/ La plante

Face aux contraintes climatiques et à une disponibilité en eau de plus en plus réduite au cours de la campagne, la plante modifie son comportement physiologique interne, analysé plus loin (cf 3^{ème} partie). Néanmoins, son développement végétatif et reproducteur est aussi atteint.

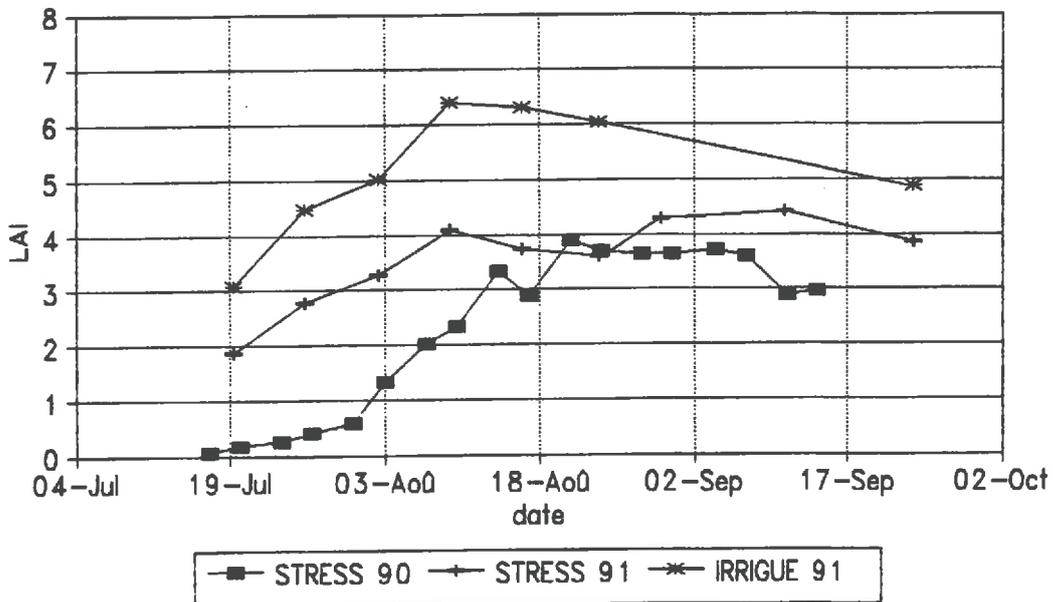
HAUTEUR TOTALE PLANTE CAMPAGNES 1990 ET 1991



Note: L'écart-type est d'environ 10% de la hauteur moyenne

GRAPHIQUE n°8

INDICE FOLIAIRE PLANTE CAMPAGNES 1990 ET 1991



Note: L'écart-type est d'environ 10% du LAI en 1990 et 5% en 1991

GRAPHIQUE n°9

Les résultats sont ici présentés simultanément afin de mieux comparer les écarts du traitement "stress" avec le témoin "irrigué".

a/ Développement végétatif:

Plusieurs indicateurs peuvent décrire l'évolution de ce développement. La hauteur totale de la plante, le nombre de noeuds et de feuilles, l'indice foliaire ont été mesurés. L'indice foliaire, représentant la surface foliaire totale de la plante rapportée à la surface qu'elle couvre au sol, ainsi que la hauteur totale permettent à eux seuls de bien caractériser le développement végétatif du soja. Les différences entre traitements sont aussi les plus significatives pour ces deux paramètres. Les cinétiques saisonnières de la hauteur totale et de l'indice foliaire sont représentées sur les graphiques n°8 et 9.

a/ hauteur totale:

Les valeurs des hauteurs totales en 1990 sont peu importantes, certainement en raison du semis tardif et d'une variété de soja à cycle long (LABRADOR). Elles servent ici uniquement de référence dans l'étude qui va suivre, étant donné qu'il n'y a pas de témoin irrigué lors de cette campagne.

En revanche, la comparaison a pu être établie en 1991. La divergence des cinétiques débute vers le 10 Juillet, ce qui correspond à un pompage des racines dans la couche superficielle du sol [0-50cm] plus intense (cf 2/a/). Cette divergence apparaît environ 15 jours avant l'arrêt des irrigations (comme pour le stock d'eau du sol), preuve que la hauteur totale est un indicateur du manque d'équilibre entre les apports d'eau et les consommations de la culture. Cette influence de la contrainte hydrique sur la hauteur du soja est également notée par BLANCHET et al. (1986). Biologiquement, l'écart croissant de hauteur entre le traitement "stress" et le témoin "irrigué" est ici causé par des entre-noeuds beaucoup plus longs dans le second cas.

Note: Etant donné la définition de la mesure réalisée, il s'agit plutôt d'une longueur totale car les valeurs finales rencontrées sur le témoin irrigué (160cm) ne correspondent plus à la hauteur réelle de végétation, la partie supérieure ayant versé.

B/ indice foliaire:

Excepté un décalage temporel des cinétiques, l'indice foliaire maximal rencontré au cours de la saison 1990 est voisin de celui de 1991 sur le traitement sec (environ 4).

En 1991, les mesures d'indice foliaire n'ayant débuté que le 20 Juillet, et la divergence entre traitements étant déjà présente, on ne peut annoncer précisément à quelle date est apparu cet écart. Toutefois, l'extrapolation offre un point convergent aux environs du 10 Juillet, date de début de divergence pour la hauteur totale. Ceci signifie que le LAI est un indicateur très précoce du déficit hydrique ressenti par la plante. BLANCHET et al. (1986), SIONIT et KRAMER (1977) attestent ce résultat et BOYER (1970) montre même que l'élargissement foliaire est touché par le stress hydrique bien avant la photosynthèse ou la respiration.

	Semis	VE	V2	V5	V9	V12	V15	V18
STRESS 90	01/07	04/07	22/07	02/08	20/08			
STRESS 91	21/05	01/06	13/06	23/06	05/08	26/07	09/08	29/08
IRRIGUE 91	21/05	01/06	13/06	25/06	08/08	20/07	02/08	12/08

Tableau n°1: Stades phénologiques / Développement végétatif

	Semis	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7
STRESS 90	01/07	01/08	09/08	16/08				
STRESS 91	21/05	14/07	20/07	26/07	09/08	22/08	29/08	24/09
IRRIGUE 91	21/05	17/07	22/07	30/07	09/08	22/08	29/08	24/09

Tableau n°2: Stades phénologiques / Développement reproducteur

Le déficit hydrique a une action sur la pente de la cinétique (plus faible) mais pas sur l'allure générale de la courbe. Enfin, lorsqu'un événement pluvieux majeur survient en phase de dessèchement prononcé, la surface foliaire réaugmente après un certain temps de latence (quelques jours). Cette reprise de croissance après un apport d'eau important est même, d'après BOYER (1970), accompagnée d'une certaine vigueur. Cependant, cette reprise n'est que temporaire car la plante est proche de la sénescence: cas des 76 mm d'eau apportés les 22 et 23 Août 1991. L'indice foliaire apparaît ainsi avoir une réaction plus forte aux aléas hydriques que la hauteur totale.

r/ Stades phénologiques:

L'évolution de la culture peut s'interpréter comme une succession de phases importantes du développement végétatif et reproducteur. En ce qui concerne l'aspect végétatif, la classification des stades repères du soja est celle de FEHR (FEHR et al, 1971) reprise dans les fiches techniques du CETIOM et basée sur le nombre de noeuds (cf Annexe n°7):

VE = émergence des cotylédons
puis Vi = présence du noeud de rang i sur la plante

Les résultats sont présentés dans le tableau n°1. En 1990, la variété LABRADOR ne produit pas plus de 10 noeuds. En revanche, la variété KADOR en 1991 crée entre 18 et 20 noeuds. Le déficit hydrique semble provoquer un petit retard dans la création des derniers noeuds et diminue quelque peu leur nombre. Ces stades permettent de calculer une date approximative de la fin de la croissance lorsque le nombre de noeuds stagne:

	Date	Noeuds
STRESS 90	27/08	10
STRESS 91	29/08	18
IRRIGUE 91	16/08	20

b/ Développement reproducteur:

Les dates d'apparition des différents stades reproducteurs définis par FEHR sont les seules données disponibles sur le sujet. La description de ces stades tient compte de la présence de fleurs, de gousses et de la forme de ces dernières (cf Annexe n°7). Ils sont présentés dans le tableau n°2. Les deux références les plus importantes sont:

- * le stade R2 ou "pleine floraison
- et * le stade R3 ou "début de formation des gousses"

car la sensibilité hydrique est alors maximale et ces deux phases sont déterminantes pour la production finale. De façon identique lors des deux campagnes sur le traitement sec, ces deux stades apparaissent au début de la période de stress redéfinie plus haut: environ une semaine après pour le stade R2 et 2 semaines après pour le stade R3. Le déficit hydrique étant croissant, ce résultat signifie que les stades physiologiquement sensibles ont été

	Densité (pl/m ²)	σ	Nbr gousse par plante	σ	Rendement (qx/ha)	σ	PMG (g)	σ
STRESS 90	46.7	3	18.4	0.9	27.6	0.2	129.5	1.4
STRESS 91	28.5	3.5	27.2	6.5	31.1	4.1	203.1	8.9
IRRIGUE 91	27.5	4.1	45.1	8.4	46.5	2.8	200.9	8.2

Tableau n°3: Composantes du rendement (déterminé à 9% d'humidité)
(σ = écart-type)

relativement peu touchés en général et plus dans la formation des gousses que lors de la floraison.

Le tableau n°2 n'indique que peu de différences sur les dates d'apparition des stades reproducteurs entre le traitement "stress" et le témoin "irrigué". Le déficit hydrique n'a donc que très peu d'influence sur la chronologie des phases reproductrices tout comme pour les stades végétatifs décrits plus haut. Ce résultat est intermédiaire par rapport à ceux retrouvés dans la bibliographie puisqu'il est souvent constaté une accélération de toutes les phases du cycle de la plante pour un dessèchement modéré et un ralentissement ou un arrêt du développement lors d'un stress hydrique sévère (HODGES et FRENCH, 1985).

c/ Rendement:

Le déficit hydrique présent lors des deux campagnes de culture sur soja a eu des conséquences néfastes à chaque stade du développement de la culture et donc sur la production finale. Les composantes du rendement sont réunies dans le tableau n°3.

Vis à vis du témoin irrigué, le rendement des parcelles subissant le dessèchement est nettement inférieur: environ 40% de moins soit 20 qx/ha. Cet écart important est causé en grande majorité par un nombre de gousses par plante bien inférieur (40% de moins également), mais non par un poids de graine différent. Le stress hydrique a ainsi eu pour effet de réduire la production de gousses. Cette prépondérance du nombre de gousses dans les composantes du rendement vis à vis du nombre de graines par gousse ou du poids de mille grains est couramment reconnu dans la littérature scientifique (SIONIT et KRAMER, 1977; PUECH et BOUNIOLS, 1986; BLANCHET et al., 1987). Or la formation des gousses a lieu essentiellement pendant les phases R2 et R3 définies plus haut. Ceci signifie qu'un stress, lors des phases les plus sensibles au facteur hydrique, provoque une chute importante de production de gousses.

La densité est plus forte en 1990 (40% environ de plus qu'en 1991) mais elle est compensée par un poids de graine d'autant plus faible. Compte-tenu d'un nombre de gousses par plante différent, le rendement est alors comparable entre les deux années sur le traitement "sec".

En conclusion, la période de stress hydrique effectivement ressentie par la plante a pu être caractérisée. La cinétique des paramètres hydriques du sol ainsi que l'évolution du développement végétatif de la plante ont permis de définir précisément les dates de début et éventuellement de fin de cette période. Enfin, nous rappelons que la sensibilité maximale de la plante au déficit hydrique a lieu dans les 15 premiers jours de stress car cette période correspond à la détermination du nombre de gousses sur la plante et que ce facteur est le plus important dans l'élaboration du rendement du soja lors d'une phase de dessèchement.

-CHAPITRE II- LES INDICATEURS DE STRESS

Tous les indicateurs hydriques décrits en première partie ont été mesurés aussi régulièrement que possible au cours des campagnes de culture, à heure fixe autant que faire se peut, afin d'obtenir une information hydrique de la plante tout au long de la phase de dessèchement. On parle couramment dans ce cas d'indicateurs de stress. Ceux-ci ont fait l'objet de nombreuses études et ont pour objectif principal d'être des outils d'aide à la décision d'irrigation (GARNIER, 1985; GARNIER et BERGER, 1986; SCHOCH et al., 1987; KATERJI et al., 1990; LI et al., 1990). Le critère est simple: le choix d'irriguer est pris lorsque l'indicateur franchit un certain seuil. Cependant, pour chaque indicateur, le seuil de déclenchement fait l'objet de grandes discussions. Cette partie, tournée vers un domaine appliqué, ne propose pas d'outils performants pour la "décision d'irrigation" mais constitue une approche, comparative et synthétique de la question dans le cas du soja. En dehors de l'irrigation, elle est également importante dans le sens où elle permet de quantifier le déficit hydrique et ses effets sur la plante tout au long de la campagne, ce qui est utile dans les modèles de simulation de culture par exemple (BRISSON, 1989).

La validité d'un indicateur de stress s'observe en comparant les cinétiques saisonnières de la variable en phase de dessèchement à un témoin bien irrigué. Ceci fera l'objet de la première partie de l'étude. Dans un deuxième temps, étant donné le nombre important de paramètres mesurés, il a paru intéressant de tous les comparer sur une période de dessèchement prononcé afin de noter d'éventuelles différences de comportement face au stress. Ceci permet, suivant le scénario d'irrigation à traiter, d'établir un choix préférentiel d'indicateur(s).

1/ Qu'est-ce-qu'un indicateur de stress ?

a/ Définition:

Au cours d'une campagne de culture, la plante est atteinte de façon plus ou moins prononcée par le manque d'eau à sa disposition. Elle subit par conséquent un stress. Il est intéressant de trouver un indicateur permettant de déceler ce stress.

Un indicateur de stress est un indicateur hydrique utilisé d'une manière particulière - c'est-à-dire en valeurs instantanées, différentielles ou cumulées sur la journée - et ceci sur tout une campagne de culture.

La plante étant en relation permanente avec son environnement, l'indicateur peut être choisi au niveau du sol ou de l'atmosphère. Cependant, il est clair que la plante n'est qu'un maillon intermédiaire dans le système Sol - Plante - Atmosphère. Ainsi, l'indicateur lié à l'environnement ne peut être relié au stress hydrique de la plante que par une relation de cause à effet. Nous nous sommes intéressés à rechercher des indicateurs de stress directement au niveau de la plante.

Les cinq paramètres étudiés dans ce document peuvent être employés comme indicateurs de stress: quantité d'eau - potentiel hydrique - résistance stomatique - variations du diamètre d'organe

et débit de sève. Un sixième paramètre fait l'objet de nombreuses études dans ce sens: la température de surface des feuilles (IDSO et al., 1977; JACKSON, 1982; STEINMETZ et al., 1989). Cependant, ce paramètre résulte d'un couplage entre la plante et l'atmosphère, or nous avons choisi de nous attacher à un critère de la plante uniquement. La température de surface des feuilles n'a donc pas été retenue. Il convient d'ajouter que le choix de la plante pour les indicateurs de stress permet une meilleure comparaison de ceux-ci mais qu'il offre une mauvaise représentativité au niveau de la parcelle.

b/ Utilisations d'un paramètre mesurable en tant qu'indicateur de stress:

Les variables rattachées à la plante peuvent être utilisées de diverses manières à des fins d'indicateur. On en distingue trois:

a/ utilisation du paramètre seul à un instant donné de la journée:

Lorsque l'indicateur n'est mesuré qu'une fois au cours de la journée, il faut choisir l'instant t de mesure de manière à ce qu'il ait le plus de signification possible. La mesure en fin de nuit correspond à un état hydrique maximal de la plante et elle est relativement indépendante des conditions extérieures (rayonnement solaire principalement). Ce choix est utilisé ici pour la plupart des paramètres: humidité pondérale, potentiel hydrique et diamètre d'organe. Cependant, d'autres indicateurs ne peuvent être choisis à cet instant en raison d'une valeur nulle ou au contraire difficilement mesurable car trop élevée. C'est le cas respectivement du débit de sève et de la résistance stomatique. L'instant où le rayonnement est le plus intense (midi solaire) est alors préféré. Il correspond à une demande transpiratoire maximale pour la plante. Cet instant de la journée peut bien évidemment être employé par les paramètres déjà cités. Toutefois, il est clair que la demande climatique variable influence beaucoup la valeur du paramètre à cet instant.

Approximativement, les deux moments de la journée retenus (lever du soleil et midi solaire) correspondent aux valeurs minimale et maximale du paramètre lors de sa cinétique journalière.

B/ utilisation d'une différence entre deux instants donnés du même paramètre:

Les paramètres cités précédemment n'ont pas obligatoirement des cinétiques saisonnières parallèles de valeurs au lever du soleil et à midi solaire. il est alors intéressant d'employer comme indicateur l'écart entre ces deux valeurs. Plus précisément, c'est la différence $|\text{maximum-minimum}|$ qui est calculée. L'amplitude de contraction diurne (ACD) de la tige est un exemple très fréquemment employé, en complémentarité avec le diamètre de tige (HUGUET et JAUSSELY, 1984; KATERJI et al., 1990).

Paramètres	UTILISATIONS		
	à un instant t	entre 2 instants t1 et t2	intégré sur la journée
humidité pondérale	*		
potentiel hydrique	*		
diamètre de tige	*	*	
résistance stomatique	*		
débit de sève			*



Tableau n°4: Formes d'utilisation actuelle des indicateurs hydriques en tant qu'indicateurs de stress

r/ utilisation d'un cumul de paramètre sur la journée:

Afin de mieux rendre compte de la cinétique de l'indicateur sur la journée, il apparaît intéressant d'intégrer les valeurs obtenues sur toute la journée. Le débit de sève permet ce choix en raison du nombre important et régulier de mesures obtenues grâce à l'acquisition automatique de données mais aussi parce que sa dimension se prête à cette interprétation. En effet, l'unité des débits de sève est le cm^3/h ; cumulées sur la journée, on obtient le volume d'eau qui a transité dans la plante. Il s'agit de la consommation journalière du végétal, assimilée à la transpiration journalière (les flux étant approximativement conservatifs à l'échelle de la journée), indicateur très significatif en période de déficit hydrique. Actuellement limitée au débit de sève, cette formulation d'indicateur peut être adaptée à d'autres paramètres tout en veillant à la signification apportée à ce type d'indicateur.

Ces différents types d'approche montrent un besoin croissant de mesures permanentes au cours de la journée, qui ne sont pas toujours aisées à obtenir. Néanmoins, malgré une complexité croissante, la quantité d'informations contenue dans l'indicateur est de plus en plus importante.

Ces trois types d'indicateurs de stress n'ont pas du tout la même signification physiologique:

- * le premier donne l'état hydrique maximal ou minimal de la plante;
- * le second renseigne sur le degré de participation hydrique maximale de la plante pour la transpiration dans la journée;
- * enfin le dernier résume l'activité hydrique de la plante au cours de la journée.

Actuellement, les paramètres mesurés ponctuellement sont employés préférentiellement comme indicateurs de stress, simplement par facilité d'utilisation et réduction du nombre de mesures (cf tableau n°4). Cependant, le problème majeur lié à l'emploi de ce type d'indicateur est que la variation journalière du paramètre est souvent bien plus forte que la variation saisonnière. Autrement dit, l'indicateur réagit bien plus fortement aux conditions climatiques journalières qu'au déficit hydrique subi par la plante pendant toute la campagne.

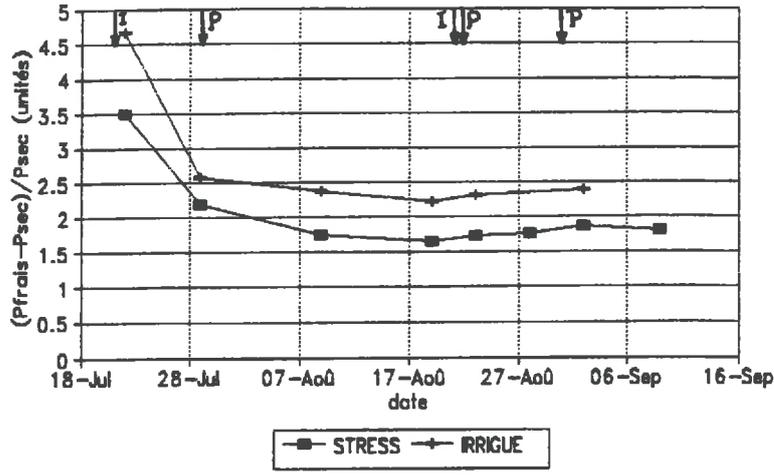
Exemple: Potentiel hydrique foliaire:

- * variation journalière moyenne = -15 bars
en situation de stress
- * variation saisonnière moyenne = -3 bars
du potentiel au lever du soleil
en situation de stress

(résultats campagne 1991)

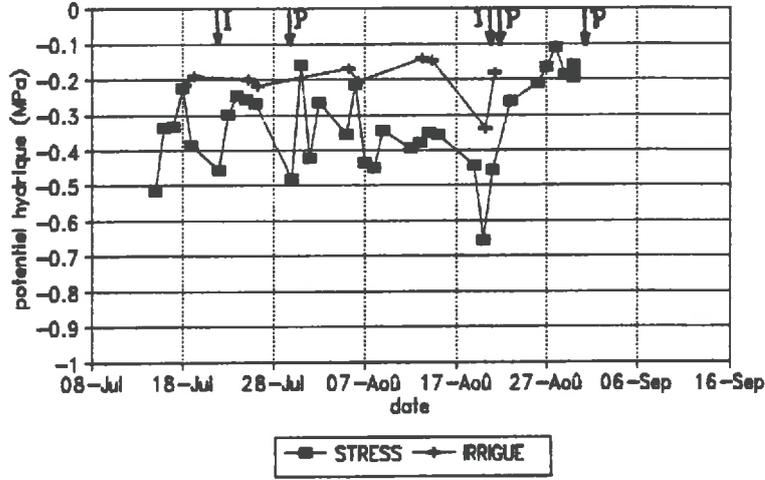
L'indicateur basé sur l'intégration journalière de valeurs du paramètre est celui qui offre le plus d'informations quant au déficit hydrique de la plante et qui permet de s'affranchir de la remarque précédente. Il permet également de comparer tous les

Humidité pondérale TIGE niveau BAS



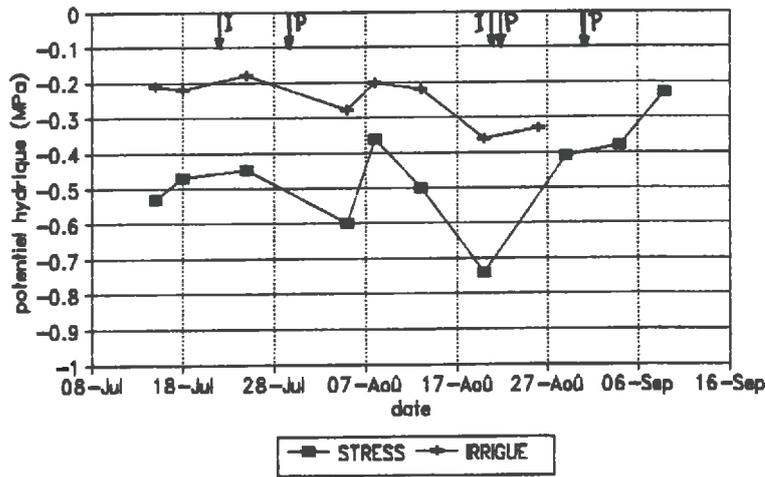
GRAPHIQUE n°10

Potentiel hydrique de base Feuilles du HAUT du couvert



GRAPHIQUE n°11

Potentiel hydrique de base TIGE niveau BAS



GRAPHIQUE n°12

paramètres étudiés sur une même base de référence. Il nécessite pourtant un grand nombre de mesures ou bien une simulation adéquate de la cinétique journalière du paramètre concerné à partir de quelques points mesurés.

Dans l'étude menée ci-dessous, les types d'indicateurs employés seront ceux décrits dans le tableau n°4. Seuls certains paramètres mesurés en nombre suffisant permettront l'étude d'une intégration sur la journée (potentiel hydrique, diamètre de tige, débit de sève - ETR).

2/ Validité des indicateurs de stress sur le soja

La comparaison des indicateurs entre une plante soumise au stress hydrique et une plante en conditions hydriques satisfaisantes n'a pu être réalisée que lors de la campagne 1991 sur la variété de soja KADOR.

a/ Humidité pondérale:

En raison d'une certaine lourdeur liée à l'utilisation et d'un choix arbitraire de cette mesure, l'humidité pondérale n'est pas utilisée en tant qu'indicateur de stress. La comparaison a cependant été réalisée sur tiges. L'instant de référence pour toutes les mesures correspond au lever du soleil, c'est-à-dire au moment où la plante est à son état hydrique maximal. Le graphique n°10 indique une similarité des tracés des deux traitements. Ainsi, la chute d'humidité pondérale dans les tiges, et a priori dans les feuilles, au cours de la campagne ne se révèle pas être un indicateur de stress satisfaisant. En revanche, une différence constante et significative est remarquée. Ceci suppose qu'elle est apparue bien avant le début des mesures et qu'elle ne s'est pas aggravée par la suite. Or les mesures climatiques et hydriques du sol montrent que le déficit hydrique est devenu sévère pendant la période de mesure (cf 1ère partie -CHAPITRE II- 1/ et 2/). L'humidité pondérale est donc un indicateur de stress certainement très précoce mais peu satisfaisant en cours de culture.

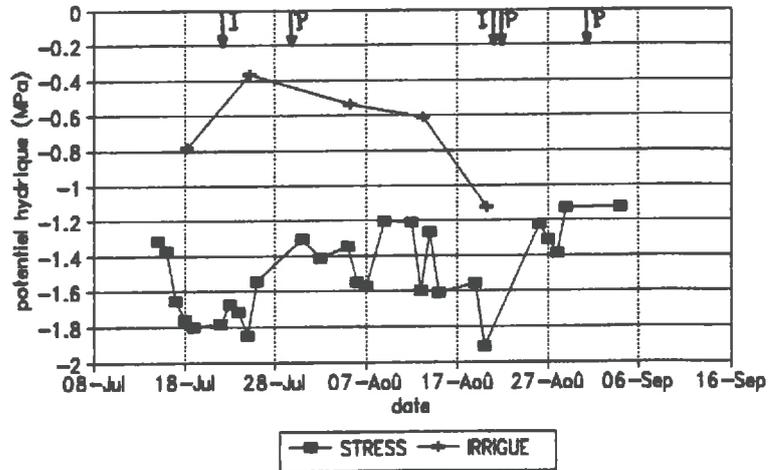
b/ Potentiel hydrique:

Récemment, le potentiel hydrique a été utilisé en tant qu'indicateur de déficit hydrique (MEYER et GREEN, 1980; GARNIER, 1985; TARDIEU et al., 1990; ITIER et al., 1990). Le plus souvent, l'instant de référence est la fin de la nuit, juste avant le lever du soleil. Le potentiel hydrique est alors appelé potentiel de base.

a/ potentiel de base:

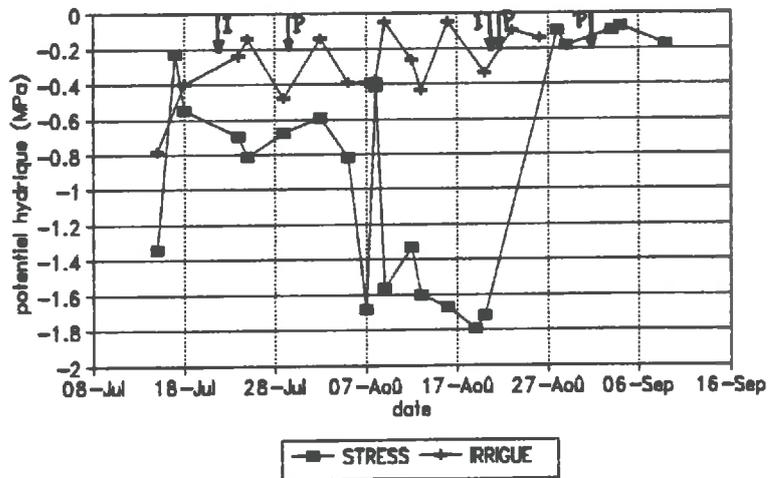
La comparaison entre le témoin bien irrigué et le traitement sec a été réalisée sur feuilles et tige respectivement par chambre de pression et par micropsychromètre (cf graphiques n°11 et 12). Etant donné l'écart-type moyen de la mesure de (0.1 MPa sur feuilles), la différence entre traitement et témoin n'est significative qu'à partir de début Août et plus fortement à partir du 20 Août, juste avant un apport d'eau conséquent (les 22 et 23).

Potentiel hydrique à 12 h TU Feuilles du HAUT du couvert



GRAPHIQUE n°13

Potentiel hydrique à 12 h TU TIGE niveau BAS



GRAPHIQUE n°14

En fin de nuit, lorsque le déficit de saturation de l'air est peu important et que le stress n'est pas trop prononcé, on peut considérer que la plante entière est en équilibre avec le sol. Ainsi, tous les potentiels hydriques dans la plante devraient s'équilibrer. Le graphique n°12 est en opposition à cette théorie: le potentiel de base dans la tige est toujours inférieur au potentiel de base des feuilles. Tout en gardant à l'esprit le problème métrologique sur micropsychromètre de tige, ce gradient de potentiel est sans doute la cause d'un dépôt de rosée sur les feuilles mesurées, très fréquent pendant cette période.

En tout cas, l'écart entre traitement et témoin suit l'évolution du déficit hydrique subi par la plante: il se creuse nettement la première quinzaine d'Août avant de rattraper des valeurs proches du témoin après l'apport d'eau important du 22-23 Août.

B/ potentiel au midi solaire:

Il correspond au potentiel minimal rencontré au cours de la journée. Les valeurs sont bien plus négatives que pour le potentiel de base (jusqu'à -2.0 MPa au lieu de -0.3) malgré un écart-type qui augmente lui-aussi mais relativement moins (0.2 MPa au lieu de 0.1).

Les graphiques n°13 et 14 sont alors beaucoup plus différenciés que ceux du potentiel de base, pour les feuilles comme pour la tige. L'écart entre traitement sec et témoin irrigué, significatif de la validité de l'indicateur a cependant une évolution différente sur feuilles et sur tige au cours du déficit hydrique: il semble se réduire sur feuilles alors qu'il augmente sur tige. La diminution de sensibilité du potentiel foliaire à midi solaire est provoquée par une chute du potentiel hydrique foliaire du témoin bien irrigué qui n'est pas encore expliquée.

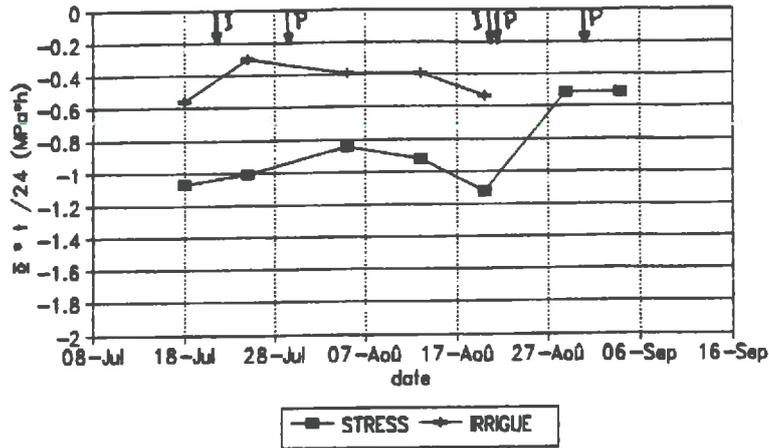
Ainsi, le potentiel hydrique au midi solaire apparait plus indicatif du déficit en eau subi par le végétal que le potentiel de base. Sous réserve de quelques confirmations sur le plan métrologique, le potentiel de tige ne semble pas être dénué d'intérêt, ce qui renforce l'idée d'automatiser cette mesure.

I/ intégration du potentiel hydrique sur la journée:

L'intégrale du potentiel hydrique est calculée sur une journée du lever du soleil au jour J au lever du soleil au jour J+1. Cette intégrale est divisée par 24 heures afin d'offrir un résultat moyen sur la journée. Cet indicateur est en fait une moyenne pondérée du potentiel hydrique sur la journée.

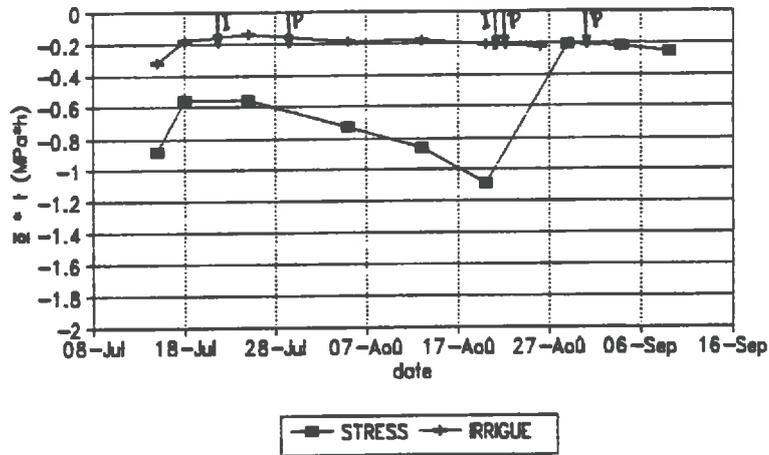
Le nombre de points obtenus sur les graphiques n°15 et 16 est moins élevé que dans le cas précédent mais la différence entre traitement "sec" et témoin "bien irrigué" est nette et évolue suivant l'intensité du déficit hydrique. On remarque en particulier que les valeurs obtenues sur le traitement "stress" en fin de campagne ont rejoint celles du témoin en raison des fortes pluies survenues et de l'irrigation apportée. La cinétique de cet indicateur apparait bien plus homogène que celles du potentiel de base ou au midi solaire. Le potentiel hydrique de tige semble être un meilleur indicateur que le potentiel hydrique foliaire, sous forme intégrée. Cette remarque est confirmée par quelques auteurs ayant réalisé des mesures de potentiel hydrique de tige par

Intégrale journalière du potentiel Feuilles du HAUT du couvert



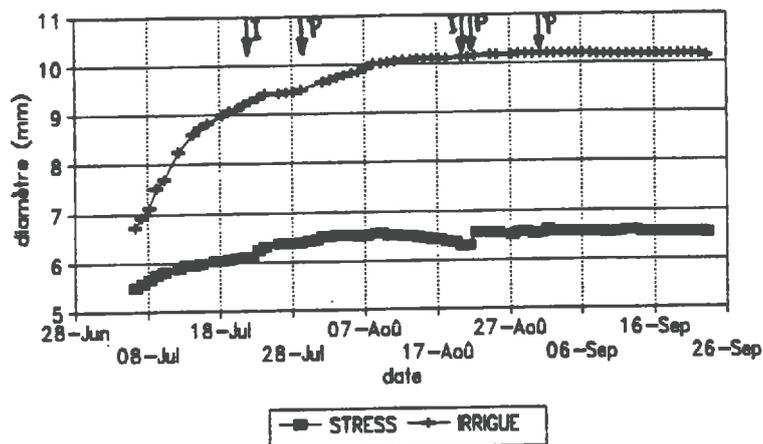
GRAPHIQUE n°15

Intégrale journalière de potentiel TIGE niveau BAS



GRAPHIQUE n°16

Diamètre de tige Niveau BAS



GRAPHIQUE n°17

chambre de pression sur feuilles ensachées (MEYER et GREEN, 1981; GARNIER et BERGER, 1985). Si les mesures de potentiel hydrique de tige se révèlent exactes, l'automatisation doit être sérieusement envisagée afin de multiplier le nombre de journées de mesures et de vérifier la fiabilité de cet indicateur.

En conclusion, l'analyse du potentiel hydrique en tant qu'indicateur de stress hydrique révèle une sensibilité différente suivant la forme d'utilisation de ce paramètre et suivant l'organe mesuré:

		déclenchement	sensibilité
Potentiel de base	feuilles	tardif	-
	tige	précoce	+
Potentiel à 12h TU	feuilles	précoce	+
	tige	tardif	++
Intégrale de potentiel	feuilles	précoce	++
	tige	précoce	++

Tableau n°5: Déclenchement et sensibilité de l'indicateur de stress "potentiel hydrique" exprimé sous différentes formes

c/ Diamètre de tige:

Les deux types d'indicateurs fréquemment employés sont le diamètre brut à un instant donné (généralement au lever du soleil) et l'amplitude de contraction diurne (ACD) (HUGUET et JAUSSELY, 1984; GARNIER, 1985; GARNIER et BERGER, 1986; SCHOCH et al., 1987; KATERJI et al., 1990).

a/ diamètre de tige au lever du soleil:

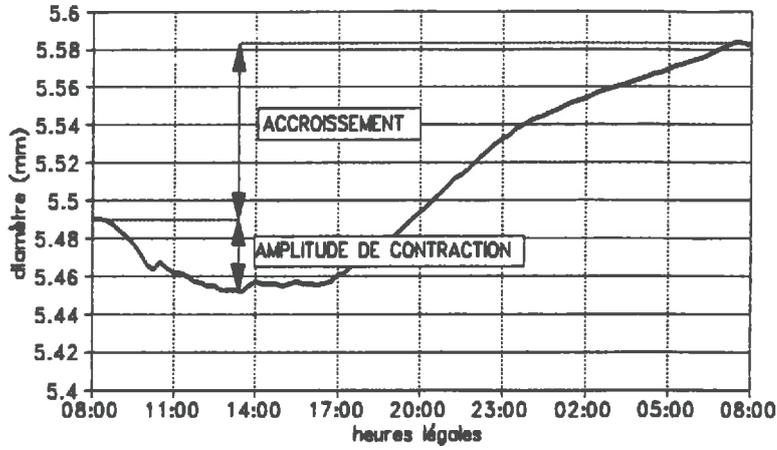
La mesure du diamètre brut est avant tout un indicateur de croissance sur la saison (SCHOCH et al., 1990). Il est donc nécessaire de bien séparer la phase de croissance des plantes de la phase stable en diamètre.

Le graphique n°17 révèle une croissance nettement différenciée entre stress et irrigué. Lors de la phase de croissance la plus intense (première quinzaine de Juillet), le gain moyen journalier est de +300µm pour le témoin irrigué alors qu'il n'est que de +50µm pour le traitement sec.

Lorsque la phase de croissance est terminée, la stabilité n'est pas respectée pour les plantes subissant le déficit hydrique. En effet, le diamètre diminue alors régulièrement en raison d'un état hydrique maximal non récupéré en fin de nuit par la tige (période du 15 au 22 Août). Cette décroissance du diamètre est faible (-30µm) comparée en valeur absolue à la croissance (donnée plus haut) mais elle est notable et significative.

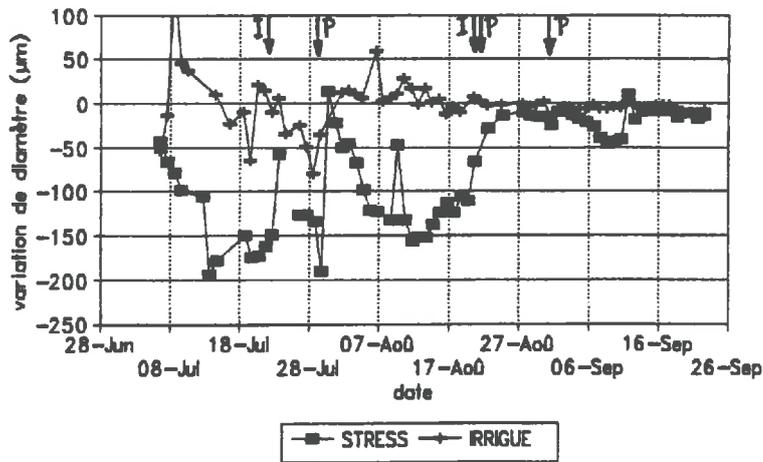
L'inconvénient lié à cet indicateur est la très faible sensibilité face aux événements climatiques ponctuels par rapport à la très grande variabilité du diamètre selon les tiges (0.5 mm sur traitement sec et 1.5 mm sur témoin irrigué pour des tiges de

Diamètre de tige 6 JUILLET 1991 - STRESS



GRAPHIQUE n°18

Amplitude de contraction diurne TIGE niveau BAS



GRAPHIQUE n°19

5 à 7 mm de diamètre). Par exemple, les 72 mm d'eau apportés les 22 et 23 Août se remarquent très peu sur le graphique.

On peut conclure à un indicateur relativement grossier qui donne cependant une très bonne image des modifications à long terme qui s'effectuent dans la plante.

B/ amplitude de contraction diurne:

Les mesures de diamètre de tige font généralement apparaître une diminution puis une récupération au cours de la journée. Ce phénomène est appelé contraction. L'indicateur proposé ici est défini par la différence entre la valeur maximale du diamètre en début de journée et la valeur minimale en milieu de journée (cf graphique n°18). La contraction de la tige représente une perte de volume qui, en grande majorité, correspond à de l'eau (la teneur en eau de la tige étant d'environ 85 %) (HUGUET et JAUSSELY, 1984).

Le graphique n°19 est très clair quant aux résultats obtenus: les contractions sont inexistantes sur les plantes bien irriguées et elles apparaissent, plus ou moins prononcées, avec le déficit hydrique. Cette particularité n'est pas souvent retrouvée chez d'autres végétaux tels que chez les ligneux par exemple (LI et al., 1990).

En revanche, l'amplitude de contraction est de moins en moins significative avec l'allongement de la durée du stress hydrique. Du 12 au 22 Août, la contraction journalière diminue alors que le déficit hydrique est toujours bien présent puisqu'il engendre une réduction du diamètre total. En considérant la mesure de diamètre comme un indicateur de volume d'eau d'un réservoir (cf 3^{ème} Partie, Chapitre I, 4/), ce phénomène apparaît alors naturel: si la réserve s'épuise, la participation que celle-ci peut fournir diminue également. Cet indicateur perd ainsi de sa validité lorsque le stress perdure.

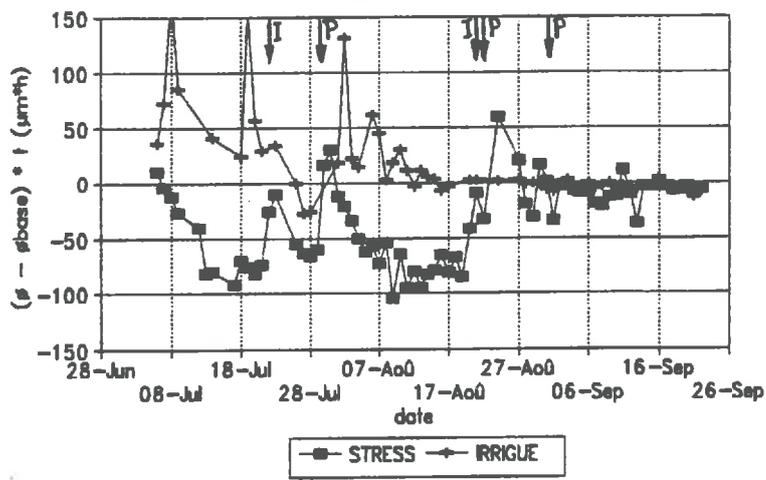
Γ/ intégration du diamètre de tige sur la journée:

Actuellement, l'évolution du diamètre au cours de la journée indique une contribution de la tige aux transferts hydriques dans le végétal. L'intégration de cette participation sur la journée apparaît intéressante. Pour définir la participation à l'instant t , la valeur du diamètre à t est rapportée à la valeur qu'il détenait à un instant de référence, ici choisi au lever du soleil car la tige est supposée ne pas participer aux transferts hydriques à cet instant (équilibre de la plante avec le sol). L'intégration sur la journée de toutes ces valeurs, du lever du soleil au jour J au lever du soleil au jour $J+1$, est rapportée au nombre de points de mesure n afin d'obtenir une contribution hydrique moyenne de la tige:

$$I = \frac{1}{n} \cdot \sum_j^{j+1} (\varnothing - \varnothing_{\text{base}}) \cdot t$$

Cet indicateur traduit alors non seulement les aspects de contraction journalière de la tige ($\varnothing < \varnothing_{\text{base}}$ dans la journée) mais aussi les aspects d'accroissement journalier si la situation hydrique n'est pas trop déficitaire ($\varnothing > \varnothing_{\text{base}}$ en fin de nuit), et ceci sur une même échelle. Ainsi, l'accroissement journalier du

Intégrale journalière du diamètre TIGE niveau BAS



GRAPHIQUE n°20

diamètre, pris en valeur absolue, peut s'ajouter ou se retrancher de la contraction journalière suivant l'état hydrique de la plante.

Exemples:

* en début de campagne de mesure, la croissance en diamètre s'oppose aux contractions qui apparaissent progressivement; l'intégrale est donc réduite.

* du 12 au 19 Août, la diminution du diamètre total s'ajoute aux contractions journalières, ce qui stabilise relativement l'intégrale à un niveau bas (contrairement à l'amplitude de contraction qui se rapproche de zéro).

Le graphique n°20 traçant l'évolution de cet indicateur au cours de la campagne est très voisin du graphique n°19 concernant l'amplitude de contraction diurne mais il tient compte des aspects globaux d'évolution du diamètre de la tige. La différence entre témoin irrigué et traitement sec est nette et évolue bien en fonction de la situation hydrique de la plante.

Néanmoins, cet indicateur n'évolue pas proportionnellement au stress hydrique. En effet, si le manque d'eau pour le végétal s'intensifie (cas du 6 au 21 Juillet), l'intégrale journalière du diamètre ne diminue pas en proportion: elle se stabilise relativement rapidement et même semble réaugmenter si le stress est très long (cas du 31 Juillet au 20 Août). Sur les deux principales phases de déficit hydrique de longue durée, la stabilisation apparaît pour une valeur identique d'environ -80µm.h et la remontée de l'indicateur a lieu 10 jours environ après le début de cette stabilisation, alors que la plante est toujours atteinte par le manque d'eau. Le plateau atteint par l'intégrale journalière du diamètre correspond à un bilan "gain journalier - contraction" minimal. La tige semble donc avoir atteint un niveau de participation hydrique maximal qu'elle ne peut dépasser. En revanche, la remontée de l'indicateur correspond à une diminution importante de la contraction journalière. La plante réagit ainsi fortement mais il est encore difficile de démontrer s'il s'agit d'une réaction face au stress qui perdure ou face à une modification du développement de celle-ci (formation des gousses à ce stade). Il est important de remarquer que cet effet de "remontée" de l'intégrale, expliqué au β/, est plus atténué et surtout beaucoup plus tardif que pour l'amplitude de contraction diurne.

En conclusion, l'intégrale du diamètre de tige apparaît comme un indicateur de stress satisfaisant mais dont la sensibilité n'est pas proportionnelle au déficit hydrique.

Les divers emplois du diamètre de tige en tant qu'indicateur de stress sont différenciés dans le tableau suivant:

	déclenchement	stress court	stress long
		sensibilité	
Diamètre de tige	immédiat	+	-
Amplitude Contraction Diurne	immédiat	++	+
Intégrale du diamètre	immédiat	++	++

Tableau n°6: Déclenchement et sensibilité de l'indicateur de stress "Diamètre de tige exprimé sous différentes formes

Les mesures de débit de sève n'ont pu être comparées entre témoin irrigué et traitement sec en raison d'une trop faible répétition, d'une grande variabilité entre capteurs et d'une fiabilité encore incertaine.

Quant aux mesures de résistance stomatique, elles n'ont pas été effectuées en 1991 et donc n'ont pas fait l'objet d'une telle comparaison.

Cependant, ces indicateurs existent en grande majorité sur le traitement "stress hydrique" en 1990 et 1991. Il a donc paru intéressant de tous les comparer entre eux.

3/ Comparaison des indicateurs de stress sur le soja

Le chapitre précédent a montré l'intérêt de l'intégrale journalière sur deux variables mesurées sur la plante. Ce type d'utilisation sera analysé et comparé sur le traitement sec pour toutes les variables dans une seconde sous-partie.

a/ Comparaison des indicateurs de stress reconnus:

La plupart des indicateurs de stress employés sont des indicateurs de l'état hydrique de la plante à un instant donné: humidité pondérale au lever du soleil; potentiel hydrique de base ou au midi solaire; diamètre de tige au lever du soleil; résistance stomatique à midi solaire. Deux exceptions sont à noter: l'amplitude de contraction diurne de la tige qui est une différence d'état hydrique entre deux instants donnés et l'évapotranspiration réelle journalière qui est un cumul de valeurs instantanées. Ce dernier indicateur est d'ailleurs donné à titre d'information car il s'attache plus au couvert végétal qu'à la plante.

Tous ces indicateurs sont regroupés dans deux graphiques (n°21 et 22) correspondant aux deux campagnes de mesure (1990 - 1991) afin de mieux comparer leurs évolutions respectives.

Remarque:

Le potentiel hydrique employé ici comme indicateur de stress est le potentiel foliaire déterminé grâce à la chambre de pression. Le potentiel hydrique de tige par micropsychromètre n'a pas été retenu dans cette étude en raison des doutes encore émis quant à la validité des mesures.

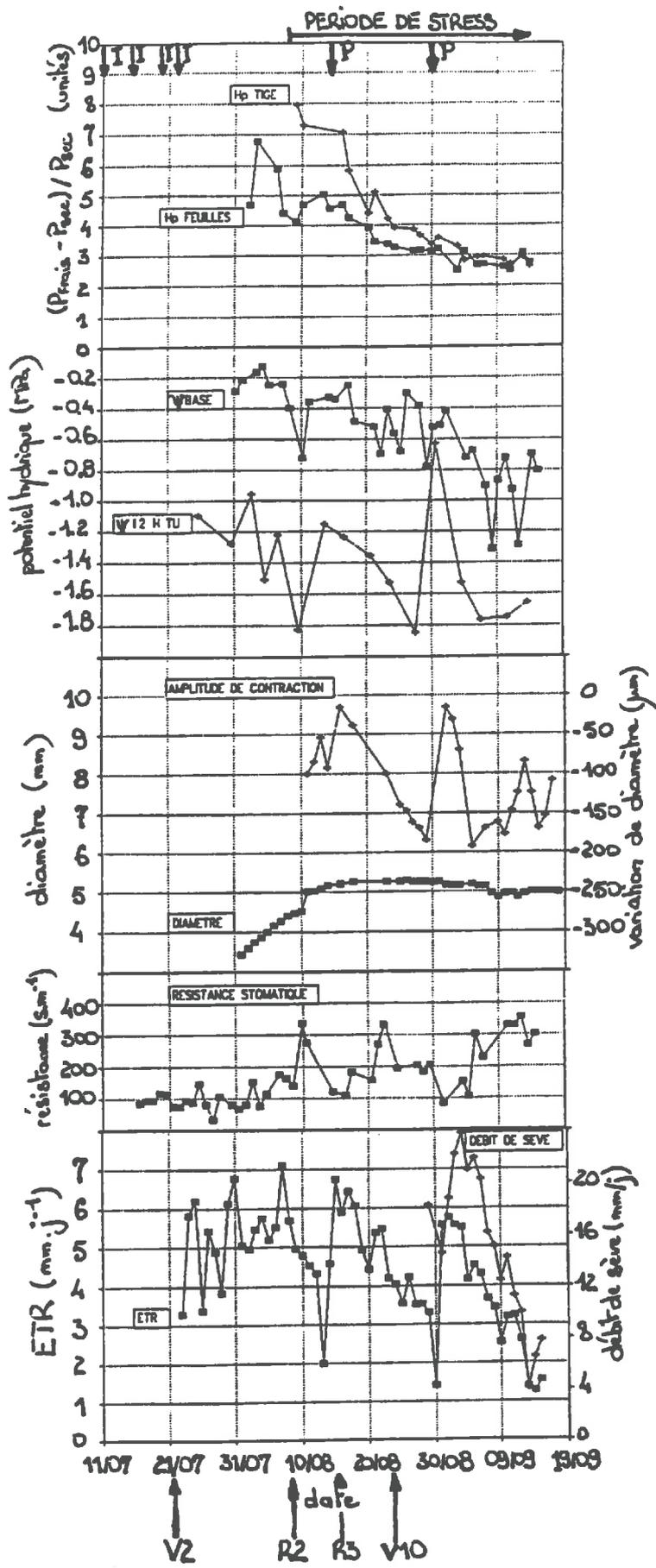
a/ humidité pondérale et diamètre de tige:

La variabilité des épisodes pluvieux et déficitaires montre parfaitement le manque de réaction de ces indicateurs. Ils ne sont donc pas retenus.

B/ résistance stomatique:

Malgré l'absence de confrontation avec des données sur un témoin bien irrigué, il semble que la résistance stomatique mesurée au midi solaire réagisse relativement bien au déficit hydrique:

* d'abord par une ascension générale de la courbe

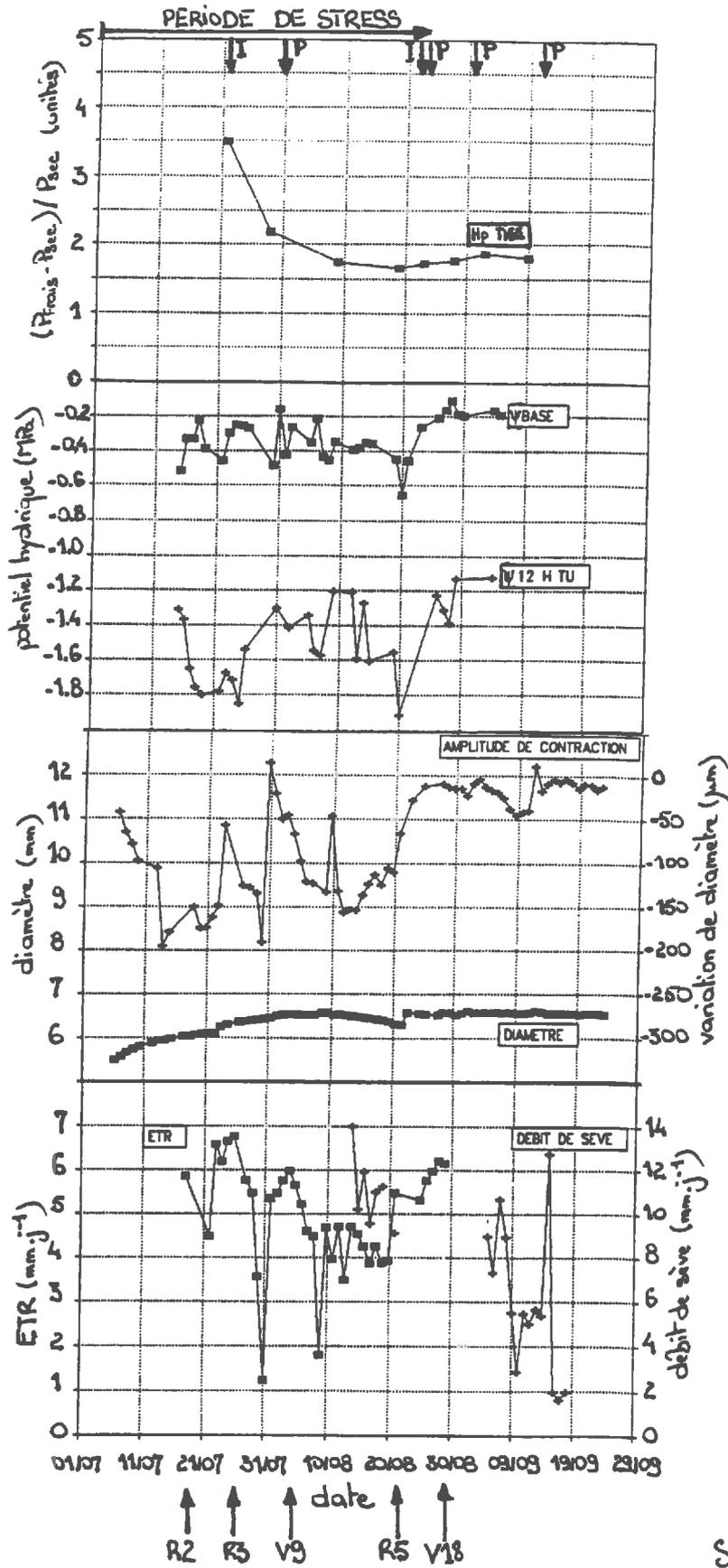


Pluies (P) et Irrigations (I)

Stades phénologiques

GRAPHIQUE n°21: CAMPAGNE 1990

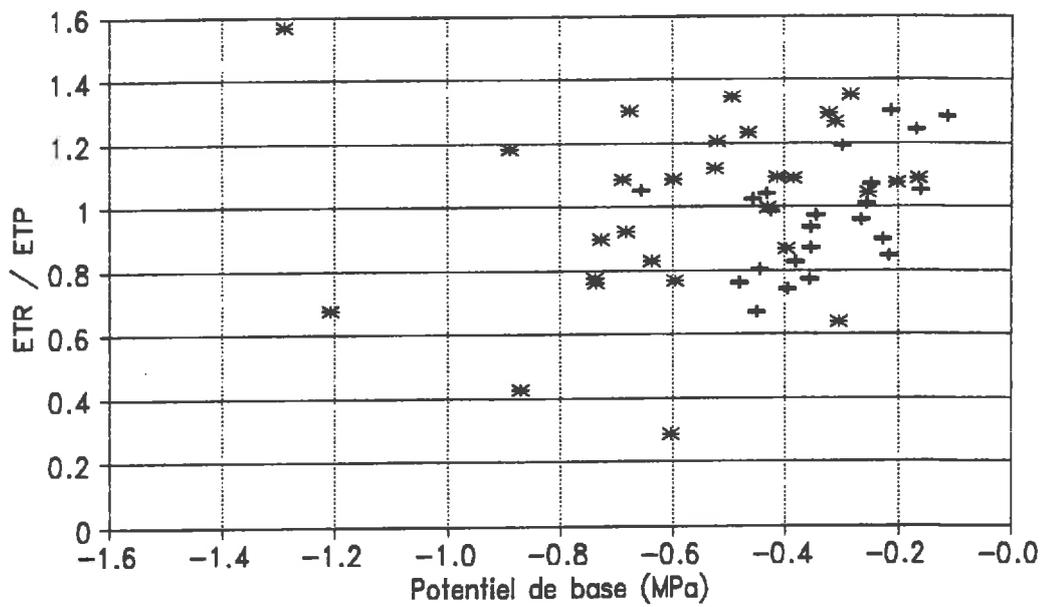
Pluies (P) et Irrigations (I)



Stades phénologiques

GRAPHIQUE n°22: CAMPAGNE 1991

Relation Potentiel de base – ETR/ETP



* 1990 + 1991

GRAPHIQUE n°23

* ensuite par des diminutions de résistance dues à des pluies apparaissant lors de phases de sécheresse (exemple: 9-10 Août 1990).

Cependant, ces résultats doivent être manipulés avec grande précaution car la variabilité de la mesure est très importante: $\sigma=100$ à 200 s.m^{-1} . On ne peut donc parler ici que de tendance.

La mesure étant souvent difficile à opérer (cf lère partie, Chapitre I, 1/, c/), cet indicateur est donc mis en marge pour l'étude du stress hydrique sur plante.

I/ potentiel hydrique de base:

L'intérêt porté au potentiel de base tient au fait que la plante a de nouveau repris un état hydrique maximal en fin de nuit et que cet état dépend peu a priori des conditions climatiques au moment de la mesure. Le potentiel de base est donc proche de zéro et diminue avec l'apparition d'un stress.

Cependant, plusieurs remarques sont à formuler au sujet de cet indicateur:

* Nous avons déjà observé (partie précédente) que la différence entre témoin irrigué et traitement sec est peu importante et surtout elle apparaît relativement tard: baisse nette du potentiel de base à partir de début Septembre en 1990 et à partir du 20 Août en 1991. Or le déficit hydrique subi par les plantes est bien présent avant ces dates.

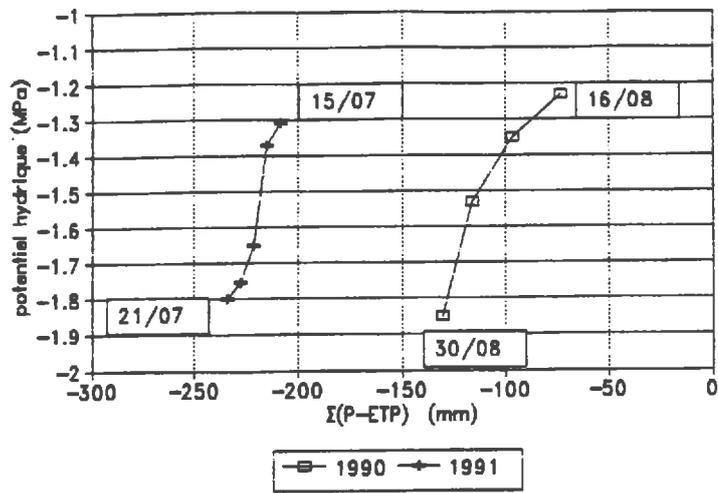
* Les variations du potentiel de base (avant les dates citées ci-dessus) avec l'alternance phase de dessèchement / pluie, ne sont pas nettes, en tout cas bien moins que pour le potentiel hydrique au midi solaire. Ceci rend l'indicateur plus difficile à interpréter car rappelons que l'écart-type est d'environ 0.1 MPa pour ces mesures au lever du soleil qui varient entre 0.2 et 0.5 MPa le plus souvent.

Enfin, il est apparu que le potentiel hydrique de base n'était pas entièrement indépendant des conditions climatiques. En effet, si une éventuelle transpiration, même faible, intervient la nuit, le potentiel hydrique de base réagit alors immédiatement en s'abaissant. Cette transpiration nocturne est le plus fréquemment provoquée par la présence de vent (fort déficit de saturation). A la fin de la campagne 1990, deux pics de potentiel de base ont été observés. Lors de la nuit précédant chaque mesure, un violent Mistral était présent alors qu'il cessait le jour suivant. Le Mistral a donc eu pour effet d'abaisser les valeurs de potentiel de base (avoisinant alors les 0.9 MPa) de 0.4 MPa, ce qui est loin d'être négligeable.

En guise de conclusion, la relation potentiel de base - ETR/ETP a été établie afin d'observer une éventuelle corrélation (ITIER et al, 1990). Le graphique n°23 montre le manque de lien entre ces deux indicateurs en 1990. En 1991, les résultats sont un peu plus corrélés mais la régression logarithmique obtenue:

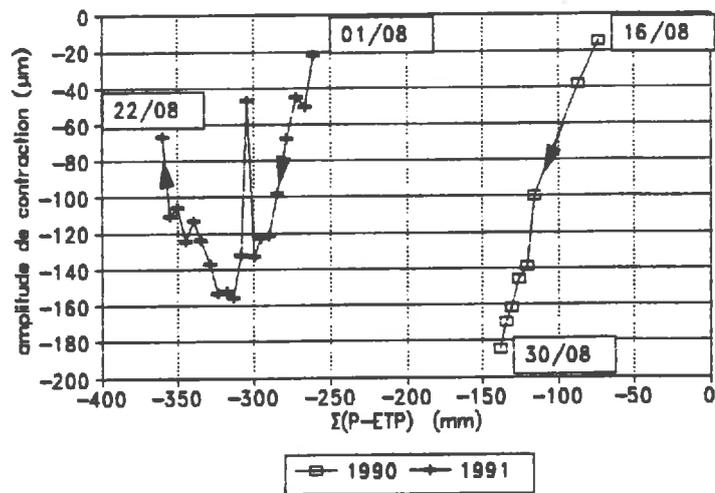
$$\frac{ETR}{ETP} = - 0.29 * \ln(-\Psi_{\text{base}}) + 0.610$$

Potentiel à 12h / Déficit climatique



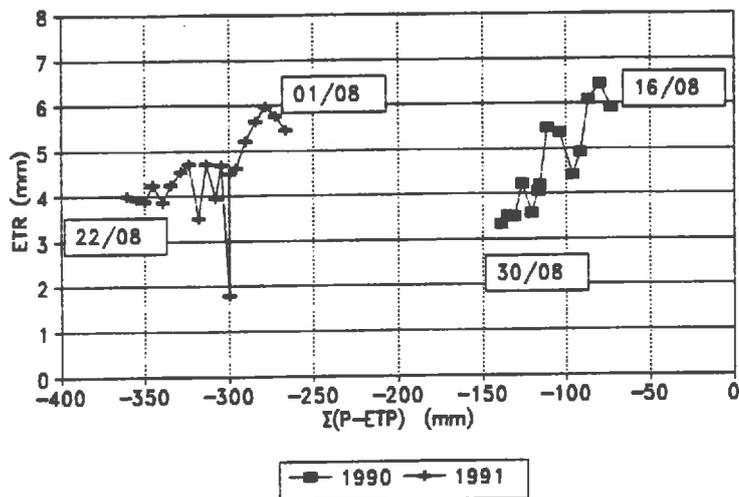
GRAPHIQUE n°24A

ACD en fonction du déficit climatique



GRAPHIQUE n°24B

ETR en fonction du déficit climatique



GRAPHIQUE n°24C

donne des coefficients différents de ceux obtenus par ITIER sur soja au Mas d'Asport (CNBRL, St Gilles, Gard):

$$\frac{ETR}{ETP} = - 0.55 * \ln(-\Psi_{base}) + 0.325$$

Le coefficient de corrélation, déjà peu important dans l'étude d'ITIER ($r^2=0.72$), est très faible dans le cas présent ($r^2=0.43$). Il est donc peu valable dans le cas du soja de se baser sur des mesures de potentiel hydrique de base pour apprécier la satisfaction des besoins en eau de la plante dans un but de gestion des irrigations.

8/ les indicateurs de stress les plus pertinents sur le soja:

Les graphiques n°21 et 22 montrent que le potentiel hydrique au midi solaire, l'amplitude de contraction diurne et l'évapotranspiration réelle ont des cinétiques voisines. La réaction de ces trois indicateurs hydriques face au stress est toujours de sens négatif: le déficit hydrique engendre une baisse de potentiel hydrique, une perte de diamètre et une baisse du flux transpiratoire. Leur réponse comparée face à la contrainte hydrique a été étudiée (cf graphiques n°24A, 24B et 24C). Cette dernière a été ici représentée par le déficit climatique cumulé $\Sigma(P-ETP)$ (cf Chapitre I, 1/ a/). Les graphiques ne concernent que des périodes sans apports d'eau afin de montrer l'évolution de l'indicateur avec un déficit hydrique croissant.

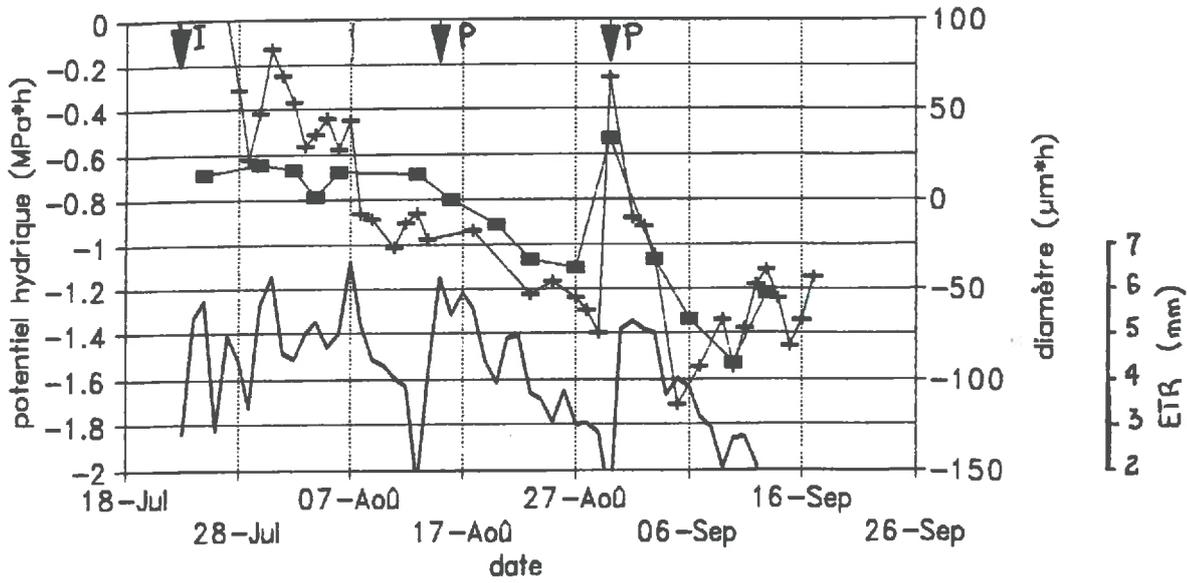
Le graphique n°24A indique que le potentiel hydrique foliaire au midi solaire réagit très rapidement avec l'accentuation du déficit climatique: en 10 jours environ, le potentiel chute de 0.6 MPa environ. Néanmoins, cette diminution de potentiel apparaît relativement tardivement après le début du stress et est de plus en plus forte avec l'intensité du déficit.

L'amplitude de contraction diurne, au graphique n°24B, devient négative dès l'apparition du déficit hydrique et augmente, en valeur absolue, proportionnellement au déficit climatique. La comparaison de l'évolution relative de cet indicateur vis à vis du potentiel hydrique au midi solaire en 1990 pour la même période montre qu'il est plus sensible. Toutefois, l'année 1991 révèle une sensibilité totalement inverse de l'ACD à partir d'une certaine date, comme nous l'avons observé précédemment (2/c/). Nous pouvons ajouter ici que cette particularité n'apparaît pas liée à un seuil de déficit climatique relatif car celui-ci est de l'ordre de -50 mm en 1991 mais aucune sensibilité inverse n'est notée en 1990 alors que le déficit climatique relatif correspondant est déjà de -70 mm. L'ACD semble être un meilleur indicateur de stress que le potentiel au midi solaire mais dont la sensibilité évolue vraisemblablement avec le développement de la plante.

Le graphique n°24C indique une réaction plus atténuée de la consommation réelle du couvert végétal face au déficit climatique: en 1990, toujours sur la même période (16 - 30 Août), la diminution relative d'ETR est beaucoup plus faible que celle de potentiel hydrique à 12h TU ou celle d'ACD. La chute d'ETR n'apparaît pas immédiatement après le début du stress. Elle n'est pas homogène et stagne à partir d'un certain seuil de déficit climatique relatif observé lors des deux années: environ -50 mm. Ainsi, l'ETR ne semble pas descendre en-dessous d'un seuil de 3 à 4 mm/j en cours de campagne.

Intégrales journalières

1990

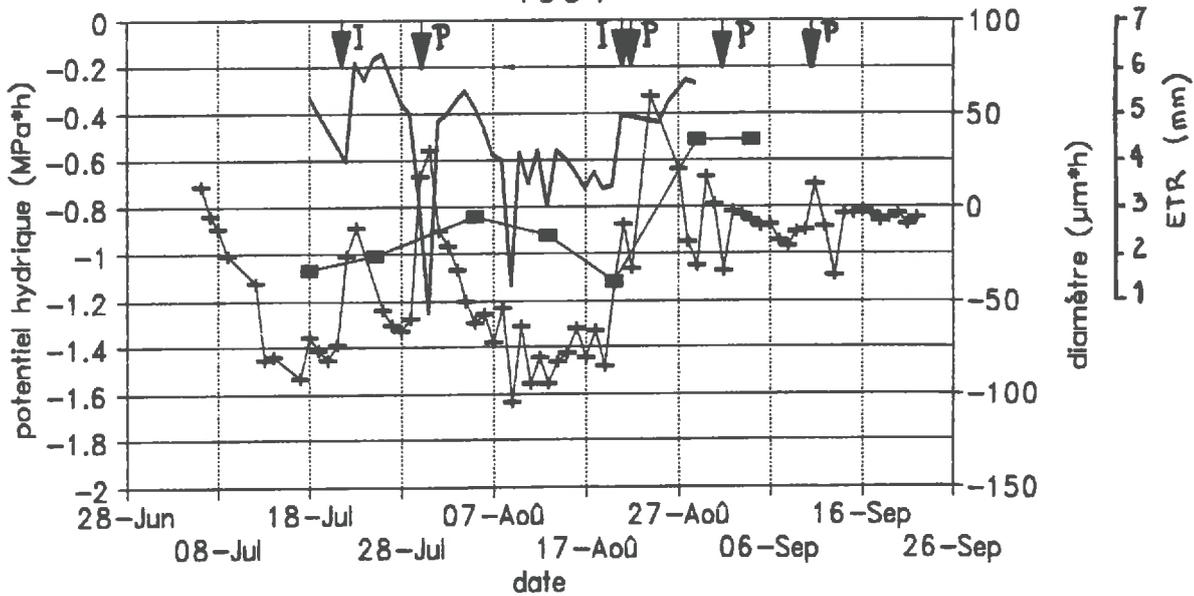


—■— potentiel —+— diamètre — ETR

GRAPHIQUE n°25

Intégrales journalières

1991



—■— potentiel —+— diamètre — ETR

GRAPHIQUE n°26

Cette courte analyse montre que les trois indicateurs de stress les plus pertinents sur le soja ont chacun une réaction propre vis à vis de la contrainte climatique: la précocité de réaction, la validité ou la sensibilité de chacun est différente. Il est alors impossible de préconiser un indicateur universel pour toutes les situations rencontrées. En revanche, suivant la stratégie d'apports d'eau complémentaires visée, il est possible de proposer un indicateur qui rende compte de la situation hydrique de la plante. Cette étude ne sera pas développée dans ce mémoire mais elle paraît intéressante en tant qu'application pratique de ce chapitre.

b/ Comparaison des intégrales journalières d'indicateurs hydriques:

Le calcul de l'intégrale journalière d'un indicateur hydrique nécessite un grand nombre de points de mesure sur des journées entières tout au long de la campagne. De ce fait, et en raison du manque de signification pour certains paramètres vis à vis du déficit hydrique, seuls le potentiel hydrique foliaire et le diamètre de tige ont pu être étudiés dans ce sens sur les deux années de mesure (cf graphiques n°25 et 26). La cinétique d'évapotranspiration réelle journalière, qui est également un cumul de valeurs sur la journée, sert de référence.

Potentiel hydrique et diamètre se comportent de manière identique lors du dessèchement. Ce comportement est moins net en 1991 en raison du manque de journées de mesures pour le potentiel. La cinétique de ces valeurs moyennées est cependant bien meilleure que celle des indicateurs connus car l'intégrale a l'avantage de tenir compte de toute l'information qui est apparue au cours de la journée.

La réaction face à un apport d'eau est fonction de la quantité apportée et du moment où il a lieu au cours du dessèchement. Il semble qu'un faible apport d'eau (<10 mm) en début de stress n'a que peu d'effet sur le potentiel ou le diamètre. En revanche, lorsque le déficit hydrique est bien avancé, même une faible pluie est ressentie par les deux indicateurs.

Les éventuelles divergences entre les moyennes journalières de potentiel hydrique, de diamètre de tige et d'ETR se situent lorsque la plante est encore en croissance. En effet:

* Le potentiel hydrique, mesuré au niveau d'une plante, est relativement indépendant de la croissance puisqu'il est mesuré sur une feuille bien développée dont l'accroissement est terminé.

* Le diamètre de tige est aussi mesuré sur un individu mais il tient compte de l'accroissement en diamètre de la tige par définition. C'est pour cette raison qu'en début de campagne, cette cinétique évolue contrairement à celle du potentiel qui est plate (25 Juillet - 8 Août 1990).

* l'évapotranspiration réelle est mesurée sur un couvert végétal et par conséquent est fonction de l'indice foliaire. Ainsi, la consommation du couvert augmente avec le développement des plantes (23 Juillet - 8 Août 1990).

Ainsi existent deux types d'indicateurs:

- * ceux qui tiennent compte de la croissance et du développement de la plante: diamètre de tige et ETR;
- * celui qui en est peu dépendant: le potentiel hydrique.

Dans le premier cas, pour une bonne utilisation de l'indicateur, il faut une référence en période de croissance car l'évolution n'y est pas linéaire. Une autre solution est de soustraire (ou ajouter) la part "croissance" qui intervient dans la variable afin de ne garder que la réaction de l'indicateur face au seul stress hydrique.

Dans le second cas, l'indicateur est directement utilisable pour l'objectif fixé. Toutefois, il représente un travail lourd en raison du dispositif de mesure (chambre à pression). Deux solutions s'offrent pour résoudre ce problème:

- * soit automatiser la mesure: ce serait le cas pour les mesures de potentiel hydrique de tige par micropsychromètre.
- * soit retranscrire la cinétique journalière du potentiel hydrique à partir de quelques mesures ponctuelles dans la journée (modèles prédictifs de transferts hydriques, cf 3^{ème} partie).

En conclusion, cette partie montre, pour des conditions de dessèchement relativement sévères sur le soja, que les indicateurs hydriques mesurés ont des comportements totalement différents au cours de la saison. L'humidité pondérale ne semble pas réagir à la contrainte hydrique alors que le potentiel hydrique ne paraît évoluer que tard dans la campagne. La micromorphométrie semble dériver plus précocement.

L'intégrale journalière d'un indicateur hydrique apparaît comme étant la forme la plus appropriée de l'indicateur de stress malgré un besoin plus important de données. Elle nous a permis de comparer tous les paramètres mesurés sur une même base et de façon satisfaisante. Rappelons ici qu'il existe d'autres indicateurs hydriques qui pourraient certainement être employés sous forme intégrée. C'est le cas de la température de surface du couvert qui est une mesure aisée et facilement automatisable.

Afin de comprendre l'hétérogénéité des réactions des indicateurs étudiés, il est nécessaire d'analyser plus finement le comportement hydrique de la plante. Pour cela, l'échelle de temps correspondante se réduit à la journée. L'étude consiste alors à déterminer les relations journalières qui existent entre les différents indicateurs afin de comprendre les mécanismes qui gèrent le fonctionnement hydrique de la plante. Cette étude nous amènera à bâtir un modèle de transferts hydriques traduisant les circulations d'eau dans le végétal.

3^{ème} PARTIE

LES INTERACTIONS ENTRE INDICATEURS HYDRIQUES

Les résultats obtenus lors des deux campagnes de mesure sur soja présentent des cinétiques d'indicateurs hydriques comparables à celles classiquement obtenues dans la littérature et ne seront donc pas une nouvelle fois détaillées. En revanche, une originalité de notre travail étant de disposer de mesures simultanées pour plusieurs de ces indicateurs, il est apparu intéressant de les comparer entre elles. Ces relations permettent de mieux caractériser l'évolution des transferts et des régulations dans la plante au cours de la journée. Quatre grandeurs ont pu être utilisées pour de telles comparaisons compte-tenu de la nécessité de disposer de mesures significatives en nombre suffisant:

- * le potentiel hydrique foliaire,
- * le diamètre de la tige,
- * la transpiration du couvert végétal,
- * le débit de sève au pied de la plante.

Cette dernière mesure, quoique douteuse du fait de ses valeurs trop élevées, est conservée car nous avons vu précédemment que la cinétique journalière de cet indicateur semblait satisfaisante. Il est toutefois évident que l'interprétation issue de ces résultats nécessite confirmation.

L'analyse de ces relations entre variables hydriques permet d'établir une chronologie des évolutions simultanées des indicateurs au cours de la journée. L'analyse physiologique liée à cette chronologie doit fournir des informations importantes sur le fonctionnement hydrique interne de la plante, et par suite orienter le choix d'un schéma-type associé à la plante pour l'emploi d'un modèle de transferts hydriques basé sur l'analogie électrique.

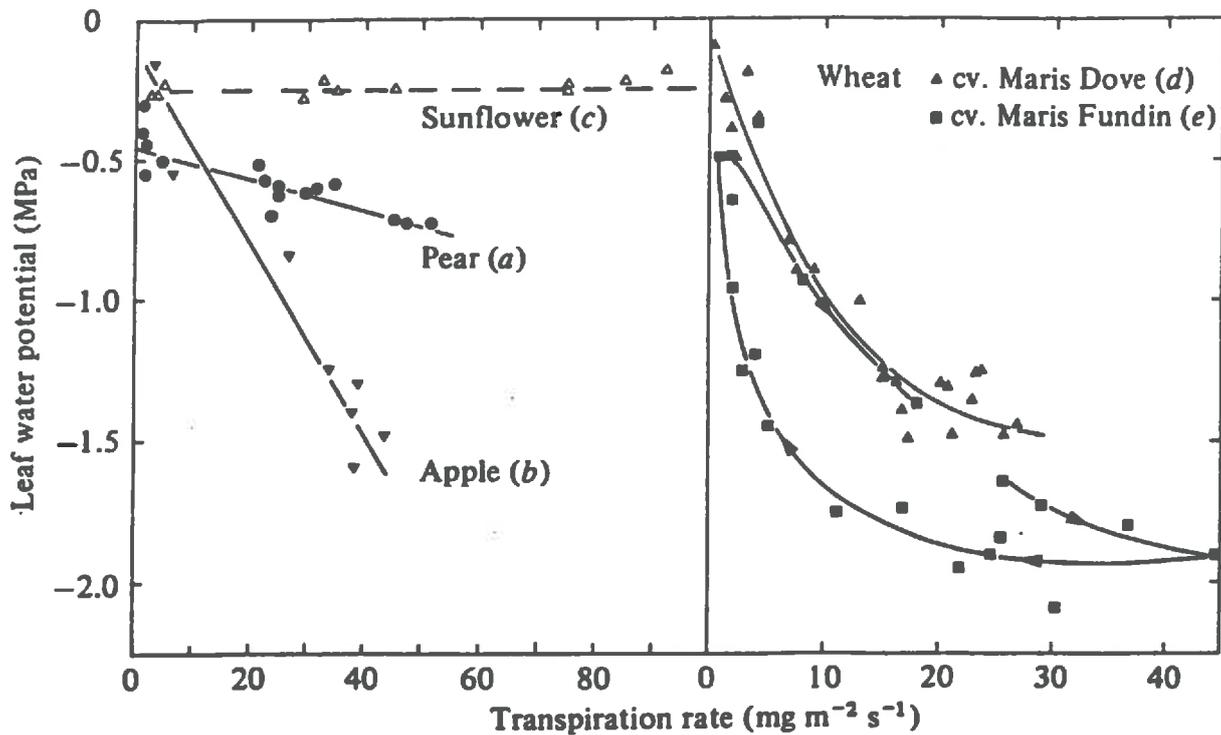


Fig. 4.10. Examples of some of the types of relationship between leaf water potential and transpiration rate that have been observed. The sunflower and pear data are from Camacho-B *et al.* (1974), the apple data from Landsberg *et al.* (1975) and the wheat data from Jones (1978).

FIGURE n°1 (tirée de JONES, 1992)

-CHAPITRE I- FONCTIONNEMENT HYDRIQUE JOURNALIER DU SOJA**1/ Revue bibliographique des relations entre indicateurs hydriques**

Quatre relations sont principalement étudiées. Elles sont à la base de l'étude du fonctionnement hydrique de la plante.

* la relation entre potentiel hydrique foliaire et transpiration est de loin la plus étudiée (BERGER, 1969; STOCKER et WHEATHERLEY, 1971; NEUMANN et al., 1973; KATERJI et al., 1983a; CRUIZIAT, 1985, GARNIER et al., 1988; JONES, 1992 ...). L'analogie électrique des transferts hydriques dans la plante initiée par VAN DEN HONERT (1948) est basée sur une relation liant directement le potentiel hydrique foliaire au flux d'eau traversant la plante. En supposant que le régime hydrique est conservatif, ce flux équivaut à la transpiration. On peut alors écrire:

$$\Psi_{\text{feuille}} - \Psi_{\text{sol}} = R * \text{Transpiration} \quad (1)$$

Le potentiel moyen du sol au voisinage des racines étant très peu variable au cours de la journée (vis à vis du potentiel foliaire), il peut être considéré comme égal au potentiel de base tout au long de la journée. L'équation (1) lie alors directement le potentiel hydrique foliaire à la transpiration par l'intermédiaire d'une résistance R.

La bibliographie sur le sujet révèle trois grands types de relations liant le potentiel hydrique à la transpiration (cf figure n°1):

* une relation linéaire horizontale (potentiel hydrique fixe quelque soit le niveau de transpiration; cas du tournesol)

* une relation linéaire quelconque (potentiel hydrique variable en fonction de la transpiration; cas du poirier et du pommier)

* une relation non linéaire traduisant une hystérésis entre la montée et la descente de transpiration (cas du blé).

(CRUIZIAT, 1985; JONES, 1992)

Notons que l'interprétation des "boucles" représentant cette relation est à l'origine de la notion de "réservoirs" dans la plante.

La relation potentiel foliaire - transpiration est donc d'un intérêt majeur dans le but de savoir si la plante répond au formalisme ohmique de VAN DEN HONERT et si la résistance associée à ce type de schéma électrique est constante dans la journée.

Remarque sur la transpiration:

Dans le cas présent, on suppose que la transpiration représente la grande majorité de l'évapotranspiration réelle (ETR) car seule celle-ci est mesurée sur le couvert végétal. Sur la période d'étude et de mesures, l'indice foliaire (LAI) est supérieur à 2. La plante est donc suffisamment couvrante pour considérer l'approximation comme satisfaisante (SAKURATANI, 1987; HAM et al., 1990).

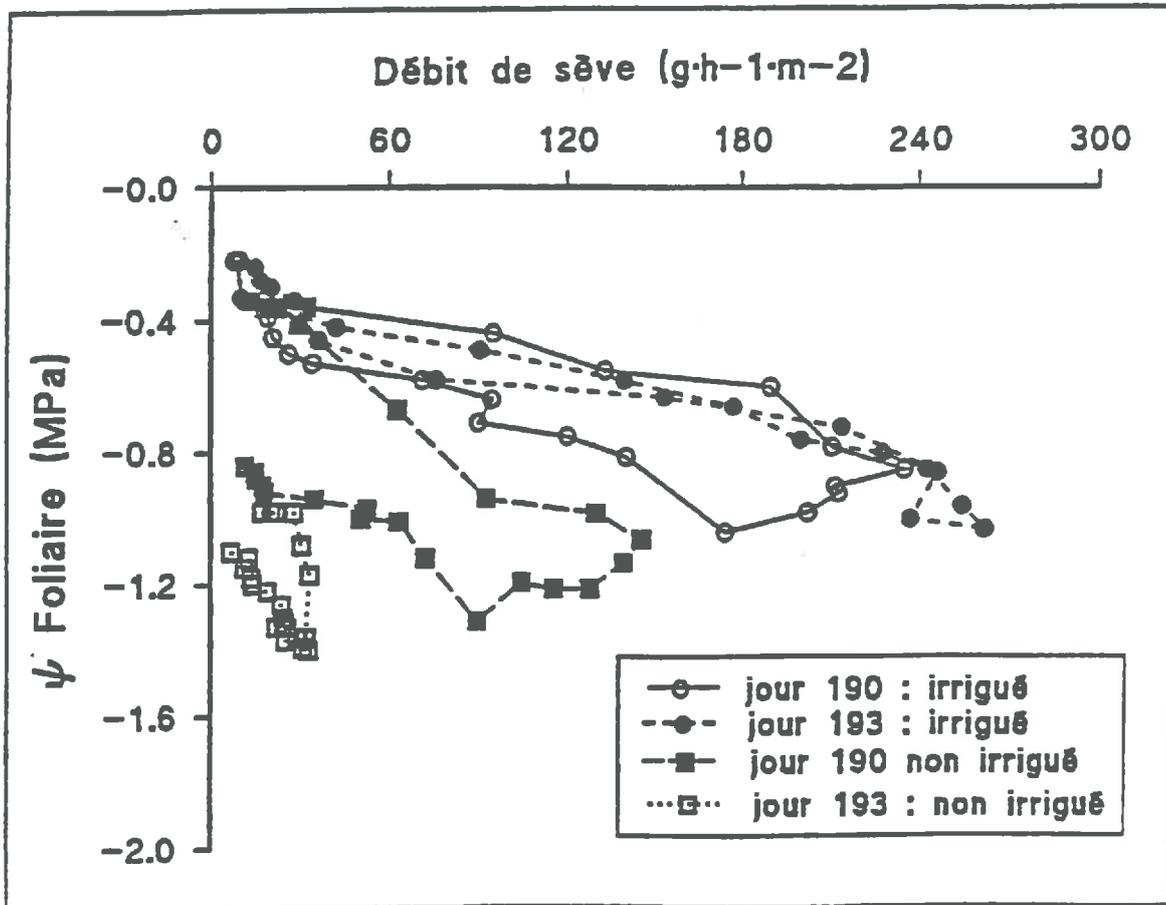


FIGURE n°2 (tirée de AMEGLIO, 1991)

* la relation entre potentiel hydrique foliaire et débit de sève est une relation du même type que la précédente. La transpiration représente le flux d'eau sortant de la plante; le débit de sève pris en bas de tige représente le flux d'eau total provenant des racines. En supposant négligeable la participation des racines en tant que réservoirs d'eau, le débit de sève au collet représente l'absorption totale par la plante.

Cette relation a été très peu étudiée en raison de la difficulté à mesurer l'absorption de la plante. Actuellement, la mesure du débit de sève permet d'y remédier. De récentes études ont montré une relation linéaire lorsque la plante est bien irriguée. Elle évolue sous forme de "boucle" avec l'apparition d'une contrainte hydrique (AMEGLIO, 1991 cf figure n°2).

L'intérêt de cette relation est de savoir si elle est identique à celle obtenue entre potentiel foliaire et transpiration car des écarts éventuels témoignent de la participation de réservoirs dans la plante (SIMONNEAU, 1992).

* la relation entre potentiel hydrique foliaire et diamètre de la tige a fait l'objet d'études dans un but bien précis: remplacer les mesures de potentiel hydrique foliaire manuelles et destructives par une mesure automatique non destructive. En effet, les cinétiques journalières de ces deux indicateurs apparaissent relativement semblables.

La bibliographie offre relativement peu de résultats concernant cette relation. Elle apparaît linéaire en situation hydrique satisfaisante et sous forme de "boucle" lorsque le déficit hydrique survient (MOLZ et KLEPPER, 1972; MAC BURNEY et COSTIGAN, 1984; SCHOCH et al., 1987; AMEGLIO, 1991; cf figures n°3 et 4). Seuls MOLZ et KLEPPER (1972) sont parvenus à modéliser cette relation de façon satisfaisante sur coton.

Au niveau physiologique, cette étude permet de savoir si une relation univoque lie l'état énergétique de l'eau dans la plante (potentiel hydrique) à la quantité d'eau qu'elle contient (diamètre de la tige).

* la relation entre le diamètre de la tige et le débit de sève apparaît comme une relation indirecte.

La bibliographie est également très peu riche dans ce domaine et parfois exempte d'interprétation. Elle est caractérisée par une relation avec un effet d'hystérésis qui semble s'accroître avec le dessèchement (AMEGLIO, 1991; ISBERIE, 1992; cf figure n°5). La relation obtenue indique que le diamètre de tige est nettement relié au flux d'eau circulant dans les tissus conducteurs de sève brute. SIMONNEAU (1992) a même montré qu'il est très fortement lié au débit de stockage (ou de perte d'eau) dans les parties aériennes (correspondant à la différence absorption - transpiration).

Cette relation est la plus précise car elle est issue de mesures automatiques. Elle permet aussi de confirmer les interprétations issues des relations précédentes.

Dans le cadre de notre étude, ces relations ont été obtenues en 1990 en fin de campagne lorsque le soja a fait l'objet d'un fort stress hydrique (27/08 - 10/09) et en 1991 en milieu de campagne alors que le soja subissait un stress modéré. Les résultats d'ensemble apparaissent voisins en 1990 et en 1991 mais cette analyse n'a pu être réalisée sur un témoin irrigué en 1990.

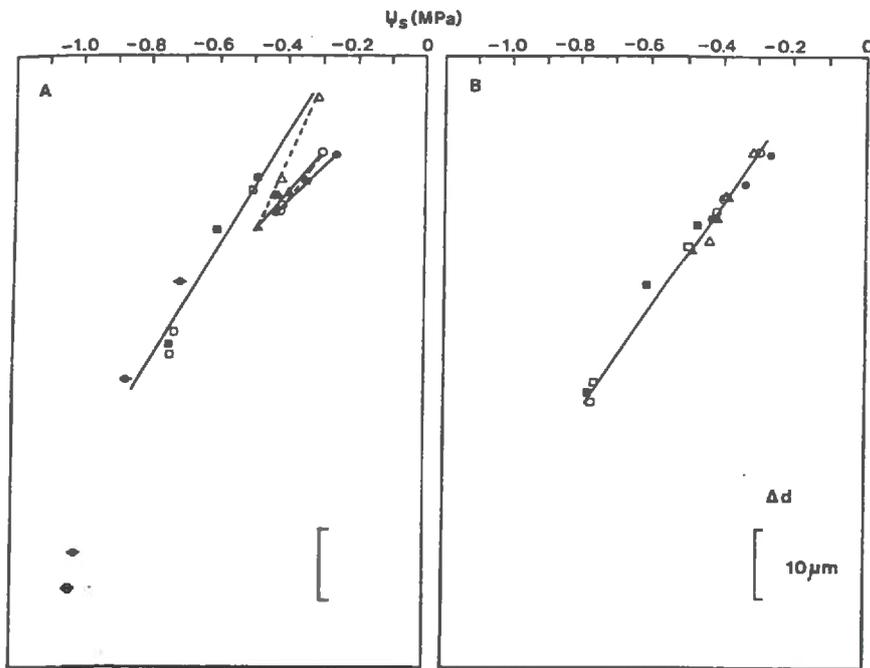


FIG. 3. (A) Plot of steady-state Ψ_s and Δd from the data in Fig. 1. (B) After removal of growth component. Closed symbols \bullet , \blacktriangle , \blacksquare , \bullet represent successive sequences of increasing evaporative demand and open symbols \circ , \triangle , \square , \ominus successive sequences of decreasing evaporative demand.

FIGURE n°3 (tirée de Mc BURNEY et COSTIGAN, 1984)

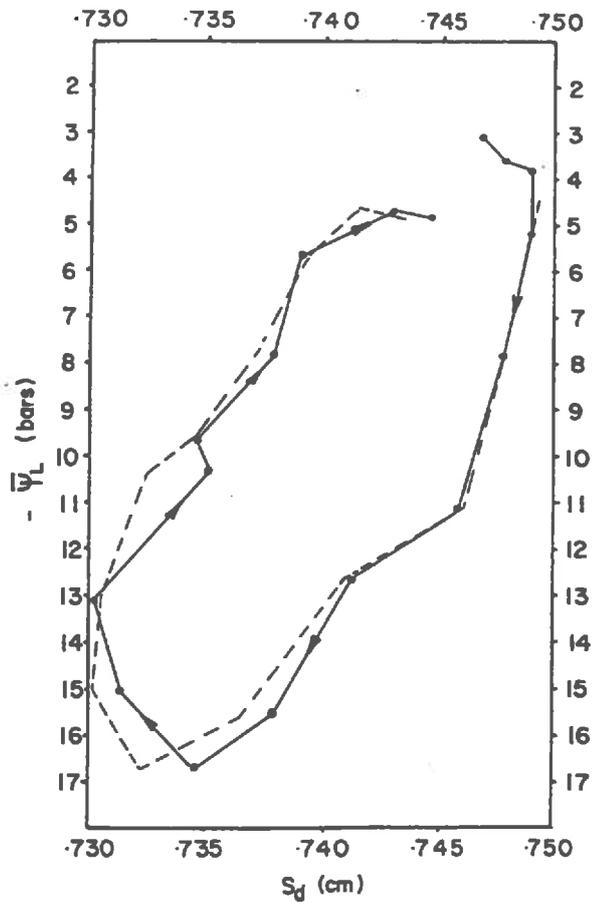


Fig. 7. Relationship between leaf water potential and stem diameter throughout a day. The experimental curve is shown as a solid line, and the calculated curve, as a dashed line.

FIGURE n°4 (tirée de MOLZ et KLEPPER, 1972)

Fig. 125 - Relations entre variations de diamètre et flux de sève pour trois journées particulières. Arbre I. 14 au 16 août 1989.

Fig. 125a -

14 août 1989.

Journée à faibles
ETP (2,7 mm/jour)
et Rg.

Evolution du
diamètre,
10 μ

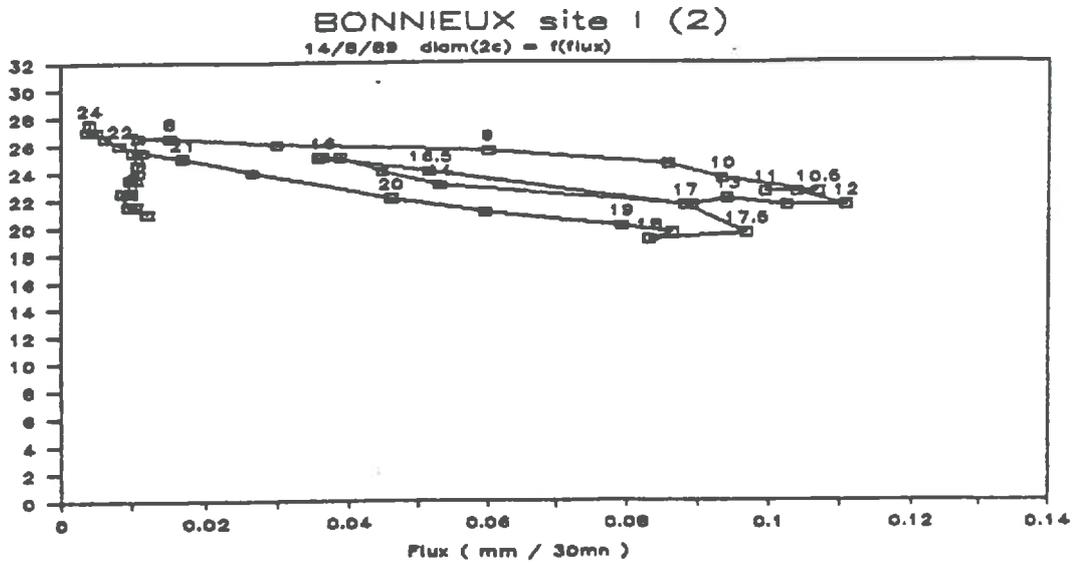


Fig. 125c -

16 août 1989.

Journée "normale":
ETP de la veille
= 4,7 mm/j
ETP du jour
= 4,8 mm/j.

Evolution du
diamètre,
10 μ

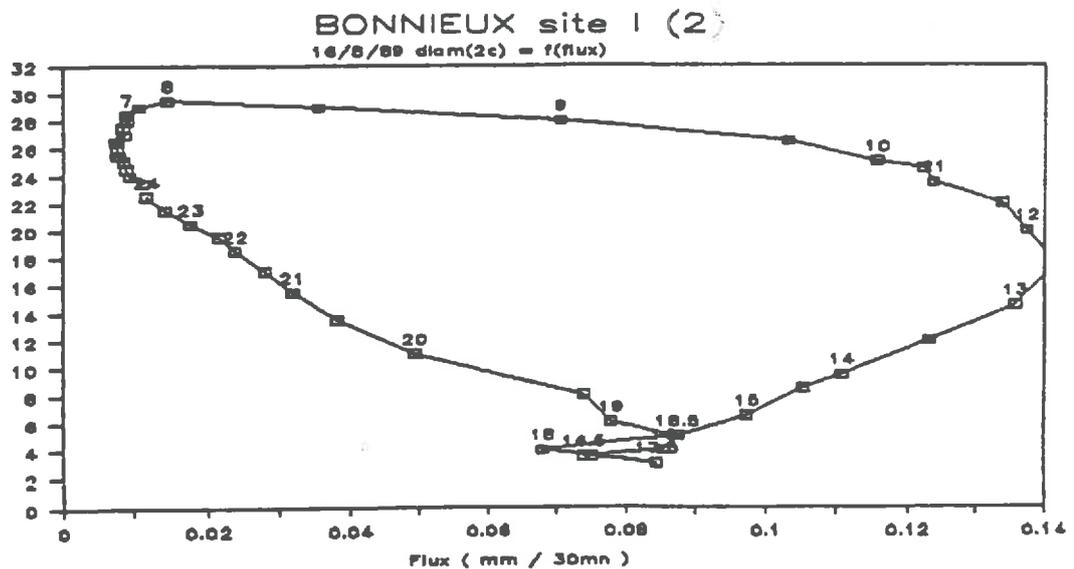
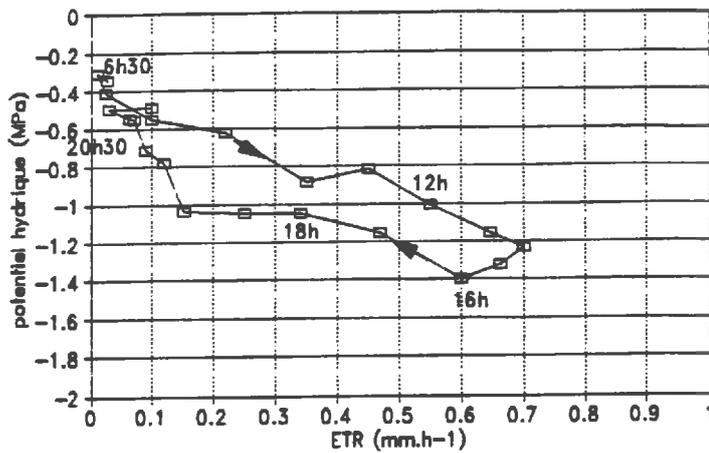


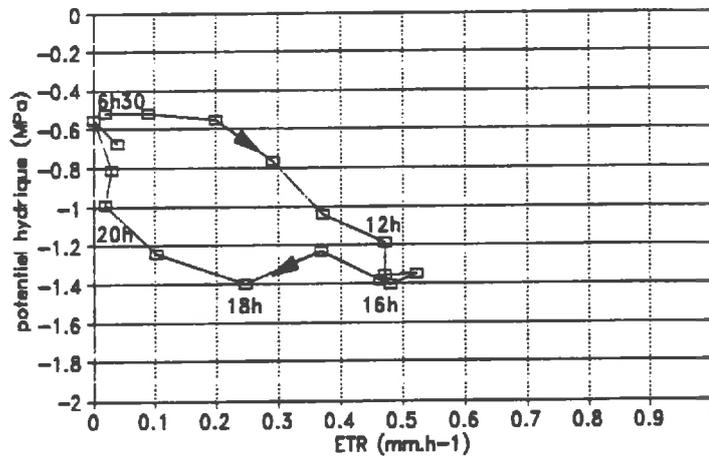
FIGURE n°5 (tirée de ISBERIE, 1992)

Potentiel foliaire – Transpiration
16 AOUT 1990 (APRES PLUIE)



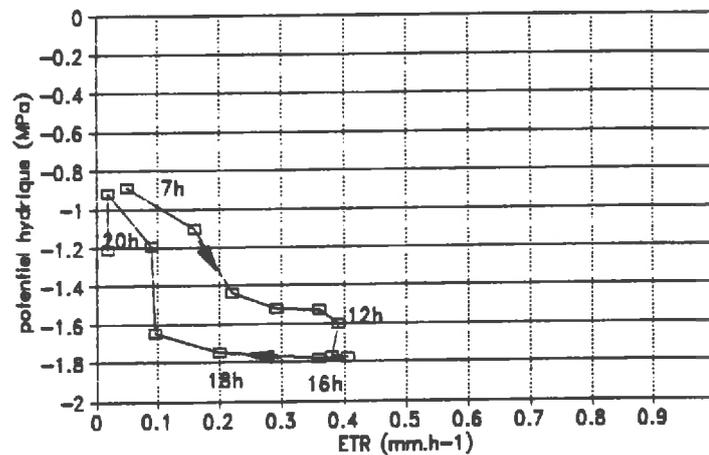
GRAPHIQUE n°1A

Potentiel foliaire – Transpiration
20 AOUT 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°1B

Potentiel foliaire – Transpiration
6 SEPTEMBRE 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°1C

L'objectif de l'étude qui va suivre est d'analyser les quatre relations dans les différentes situations hydriques rencontrées afin de définir des phases caractéristiques de la journée où l'évolution des indicateurs est relativement uniforme. L'interprétation de l'évolution comparée de tous les indicateurs hydriques pendant chaque phase devrait nous permettre alors de mieux comprendre le fonctionnement hydrique de la plante soumise au dessèchement.

Avant de commencer l'étude, il est important de préciser que toutes les relations ont été établies à partir de données acquises lors de journées ensoleillées qui permettent ainsi une comparaison des résultats pour toutes les relations (sauf exceptions comme des journées de pluie par exemple).

2/ Caractérisation des relations entre indicateurs hydriques

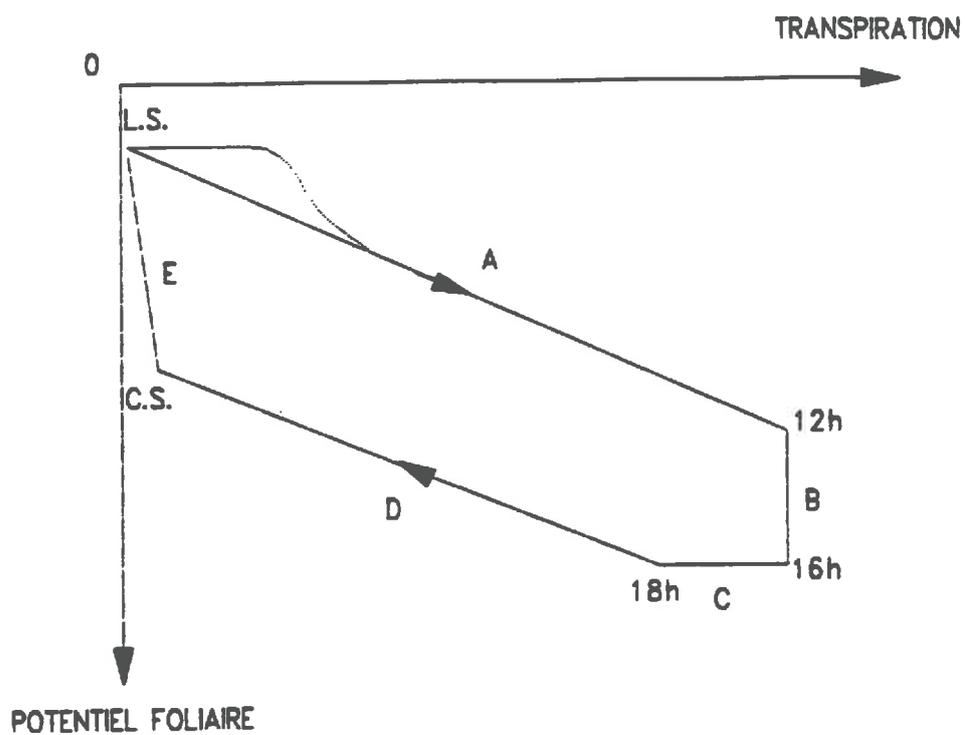
Le but de cette sous-partie est d'obtenir une caractérisation de chacune des quatre relations en plusieurs phases dans la journée correspondant à des évolutions relativement linéaires d'indicateurs. Cette décomposition de la journée est à la base de l'analyse détaillée du comportement hydrique dans chacune des phases.

a/ Relation entre potentiel hydrique foliaire et transpiration:

Elle est toujours sous forme de boucle, plus ou moins prononcée mais aussi plus ou moins inclinée suivant l'état de dessèchement de la plante. En effet, après une pluie (cas du 16 Août 1990, cf graphique n°1A), la relation est presque linéaire. La pente est faible, environ $-1.3 \text{ MPa}/(\text{mm.h}^{-1})$. Le déficit hydrique fait apparaître une boucle en raison d'une hystérésis qui se développe l'après-midi (cf graphique n°1B). Avec l'augmentation de l'intensité du stress, on note une plus forte inclinaison de la relation (-1.7 à $-2.6 \text{ MPa}/(\text{mm.h}^{-1})$ le matin) qui correspond à une plus faible transpiration journalière mais aussi à une chute plus importante de potentiel hydrique (cf graphique n°1C). La boucle potentiel foliaire - transpiration peut être alors décomposée en 5 phases selon le schéma n°1.

En phase de croissance du soja, bien que la transpiration n'égale pas l'ETR, il semble que les résultats soient de la même forme que ceux décrits précédemment.

Cette relation montre que le formalisme ohmique réduit à une simple résistance constante ne s'applique pas ici. Avec ce type de schéma - plante, la résistance définie ci-dessus par l'équation (1) varie considérablement au cours de la journée. Le schéma électrique associé à la plante n'est donc pas satisfaisant. En revanche, la caractérisation de cette relation en forme de boucle ressemble beaucoup plus à celle décrite par KATERJI et al. (1983a) par exemple malgré quelques petites différences. Le circuit électrique simple présenté, à base de deux résistances et d'une capacité semble mieux adapté aux mécanismes de transferts d'eau dans la plante. Ceci sera analysé en détail dans la deuxième sous-partie (cf -CHAPITRE II-).



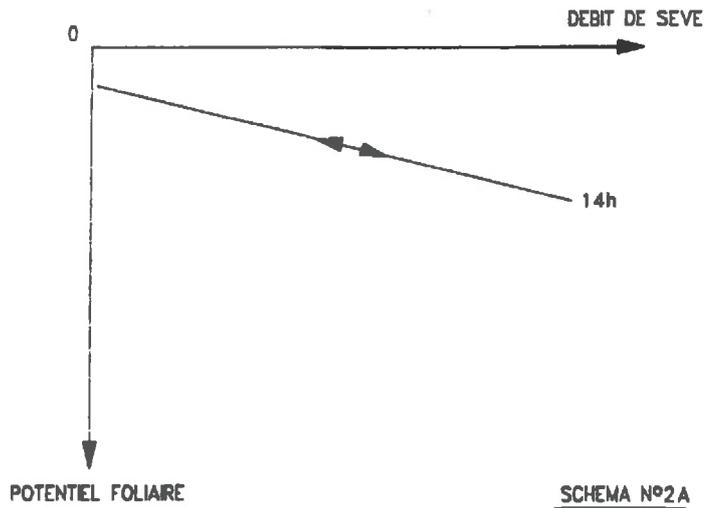
Schématisation de la relation POTENTIEL HYDRIQUE - TRANSPIRATION

SCHEMA n°1

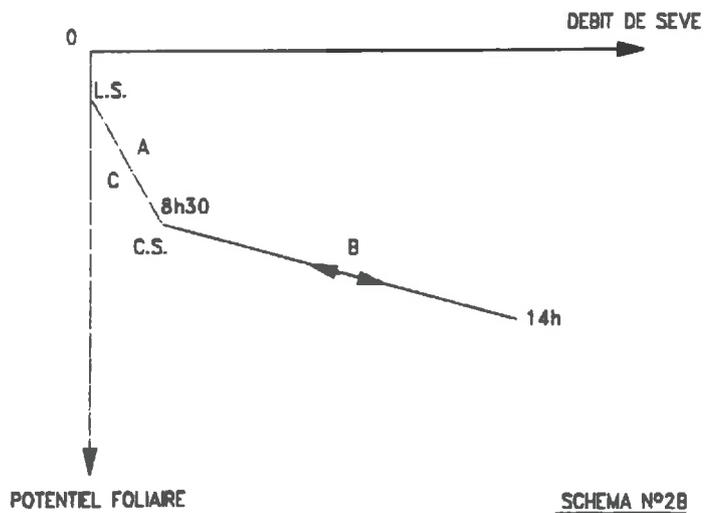
LS. = Lever du Soleil; C.S. = Coucher du Soleil

Note: Les pointillés indiquent la modification de la relation en présence de rosée sur les feuilles, bloquant l'évolution du potentiel hydrique foliaire

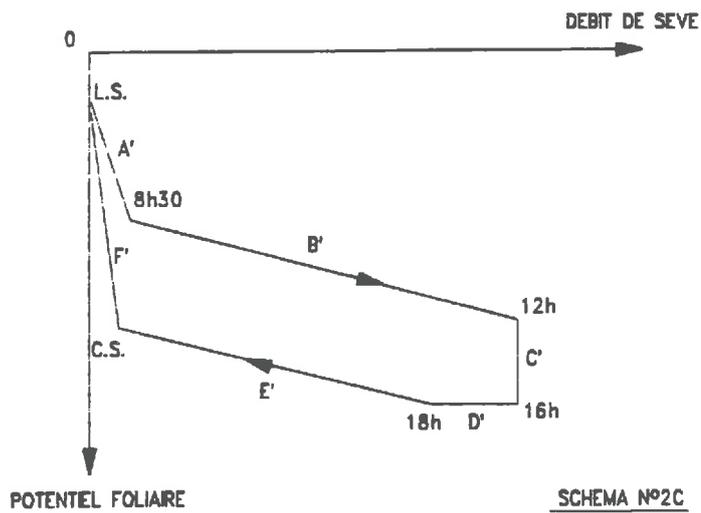
Schématisation de la relation POTENTIEL FOLIAIRE / DEBIT DE SEVE
dans 3 situations hydriques différentes



Situation hydrique satisfaisante

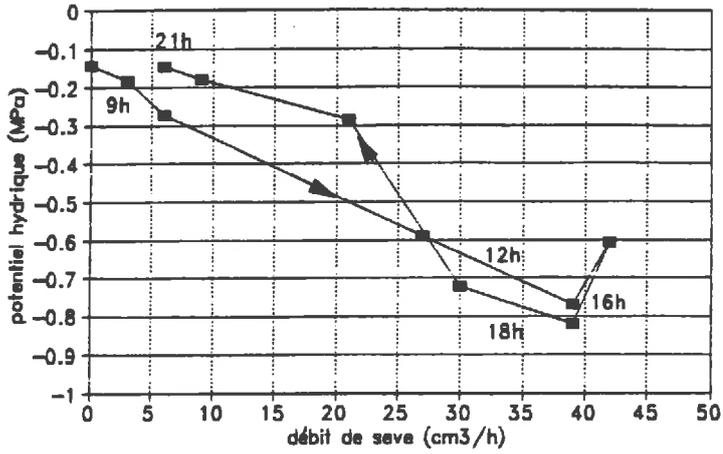


Situation de début de stress



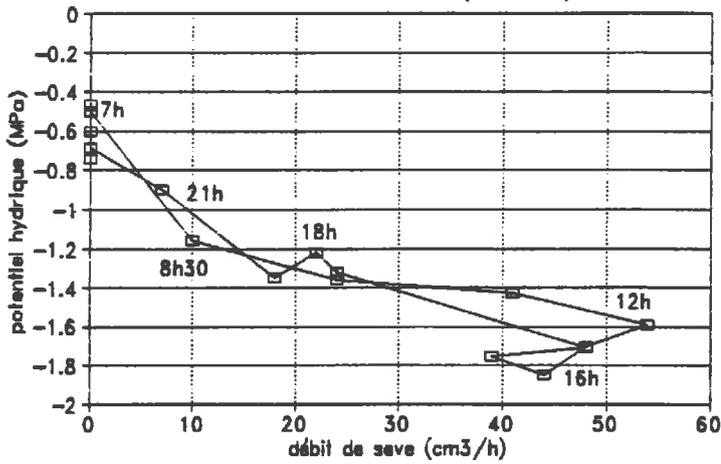
Situation de stress prononcé

Potentiel foliaire – Débit de sève
13 AOUT 1991 (IRRIGUE)



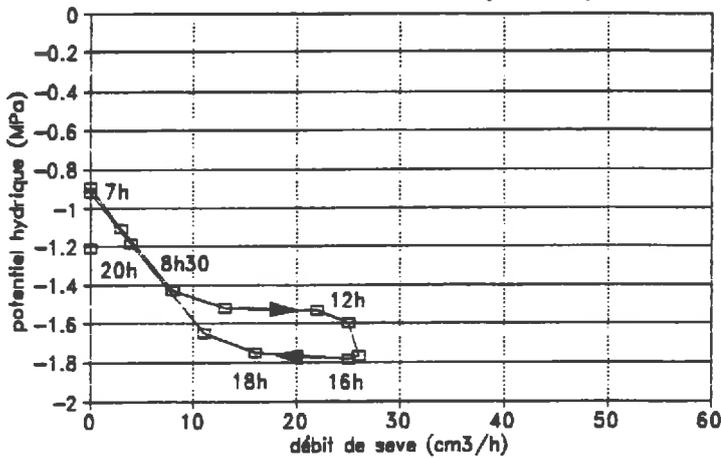
GRAPHIQUE n°2A

Potentiel foliaire – Débit de sève
27 AOUT 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°2B

Potentiel foliaire – Débit de sève
6 SEPTEMBRE 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°2C

b/ relation entre le potentiel hydrique foliaire et le débit de sève au collet:

La relation évolue nettement au cours du dessèchement et par paliers. Elle est différente de la relation décrite ci-dessus. En situation hydrique satisfaisante, on constate une bonne linéarité et une inclinaison relativement faible: environ $-0.016 \text{ MPa}/(\text{cm}^3.\text{h}^{-1})$ le 13 Août 1991 (cf graphique n°2A). Avec l'apparition du déficit hydrique, la linéarité de la relation est rompue (cf graphique n°2B). En tout début de matinée et de nuit, la pente est de plus en plus forte avec le stress (-0.065 puis $-0.076 \text{ MPa}/(\text{cm}^3.\text{h}^{-1})$) alors que vers 8h30 le matin, une cassure intervient pour rétablir une pente voisine de celle obtenue pour le témoin irrigué ($-0.014 \text{ MPa}/(\text{cm}^3.\text{h}^{-1})$). Si le stress perdure, il y a formation d'une boucle dans la journée (cf graphique n°2C).

La relation obtenue semble évoluer d'une manière identique à celle décrite par AMEGLIO (1991) chez le Noyer, et beaucoup plus fortement que sur Pêcher (SIMONNEAU, 1992).

Lorsque le déficit hydrique s'installe, la relation se décompose en 3 phases selon le schéma n°2B. Avec l'apparition de l'hystérésis lors d'un stress prononcé, 3 phases supplémentaires s'intercalent entre les phases B et C précédentes (cf schéma n°2C).

Les mesures de débit de sève étant très tardives dans la saison, aucune relation n'a pu être établie en période de croissance mais il semble que la relation obtenue sur le témoin irrigué ou en début de stress soit valable dans ce cas.

En conclusion, l'analyse détaillée de cette relation montre une divergence avec la précédente. Les différences apparaissent à deux niveaux:

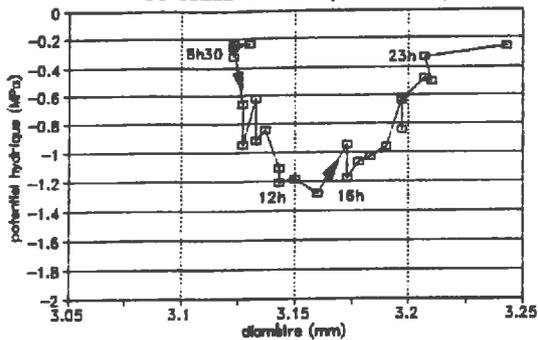
* dans le cas de situations de stress, l'apparition d'une boucle est très tardive dans le cas du débit de sève alors qu'elle est quasi-permanente avec la transpiration;

* au niveau journalier, le décalage de la montée de sève en début de journée par rapport à la chute de potentiel hydrique foliaire n'existe pas pour la transpiration.

c/ Relation entre le potentiel hydrique foliaire et le diamètre de tige:

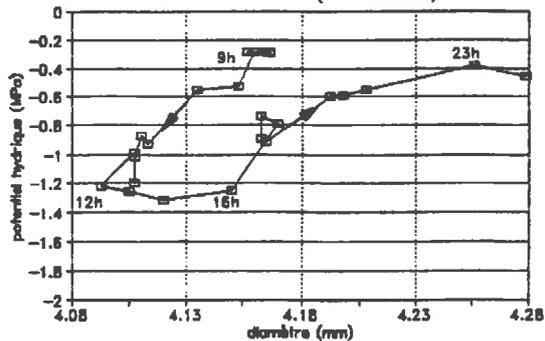
La relation obtenue semble relativement indépendante de l'intensité du déficit hydrique subi par la plante et se présente sous la forme d'une boucle lorsque la tige n'est plus en croissance. Elle est inutilisable quand la tige croît en diamètre car la participation de la tige comme réservoir pour la transpiration (diminution du diamètre) est masquée par la croissance en diamètre. Comme cette dernière évolue au cours du temps, la relation potentiel - diamètre se transforme en permanence (cf graphiques n°3A et 3B) et elle est beaucoup trop complexe à caractériser. Les résultats sont identiques à ceux obtenus par SCHOCH et al. (1987). Ainsi, le potentiel hydrique étant un indicateur de l'état hydrique de la plante, il convient de le comparer au diamètre de tige en tant qu'indicateur hydrique et non indicateur de croissance. Ceci ne peut avoir lieu qu'en dehors de la période de croissance à moins de pouvoir séparer

Potentiel foliaire – Diamètre de tige
30 JUILLET 1990 (CROISSANCE)



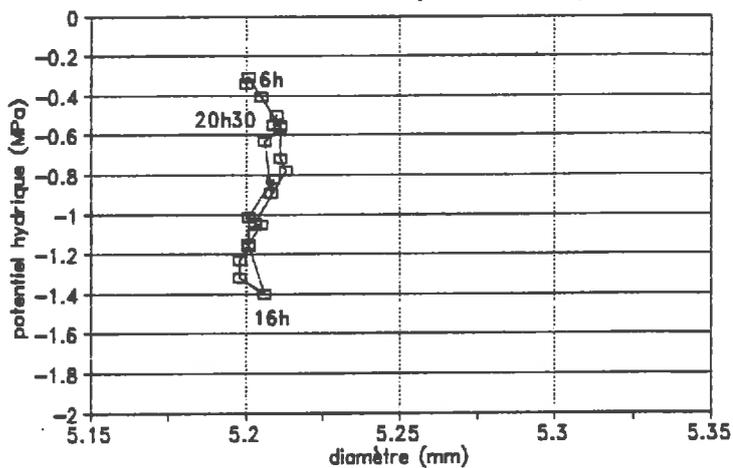
GRAPHIQUE n°3A

Potentiel foliaire – Diamètre de tige
6 AOUT 1990 (CROISSANCE)



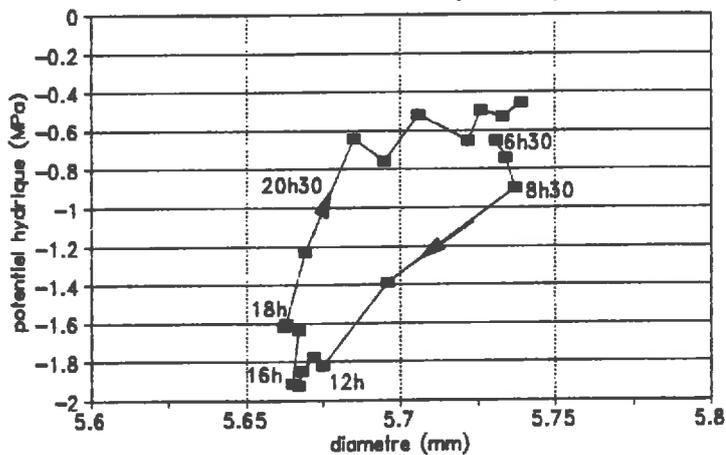
GRAPHIQUE n°3B

Potentiel foliaire – Diamètre de tige
16 AOUT 1990 (APRES PLUIE)



GRAPHIQUE n°3C

Potentiel foliaire – Diamètre de tige
20 AOUT 1991 (STRESS)



GRAPHIQUE n°3D

l'"effet hydrique" de l'"effet croissance" dans la variable diamètre de tige (ce qui n'est pas abordé ici).

Après une pluie relativement importante (cas du 16 Août 1990, cf graphique n°3C), la relation est linéaire mais verticale car la mesure du diamètre de tige a la particularité de peu varier après un épisode pluvieux, contrairement au potentiel hydrique foliaire qui est très lié à la demande climatique. L'absence de variation du diamètre de tige en situation bien irriguée n'est que très peu constatée par d'autres auteurs (HUGUET, 1985; SCHOCH et al., 1987) et apparait ici comme une particularité intéressante du soja.

Lorsque la plante n'est plus en croissance et qu'elle est soumise à un dessèchement, la relation potentiel foliaire - diamètre de tige prend la forme d'une boucle (cf graphique n°3D). Celle-ci parait indépendante de l'état d'avancement du dessèchement. Elle se décompose en 5 phases selon le schéma n°3.

Les résultats obtenus sont conformes à ceux décrits par SCHOCH et al. (1987) sur l'aubergine et ceux de AMEGLIO (1991) sur Noyer.

Remarque:

Cette relation a été établie pour deux variables mesurées à deux niveaux différents sur le végétal, même s'ils ont été pris le plus près possible:

- * le diamètre de tige est mesuré à 50cm environ au-dessus du sol alors que

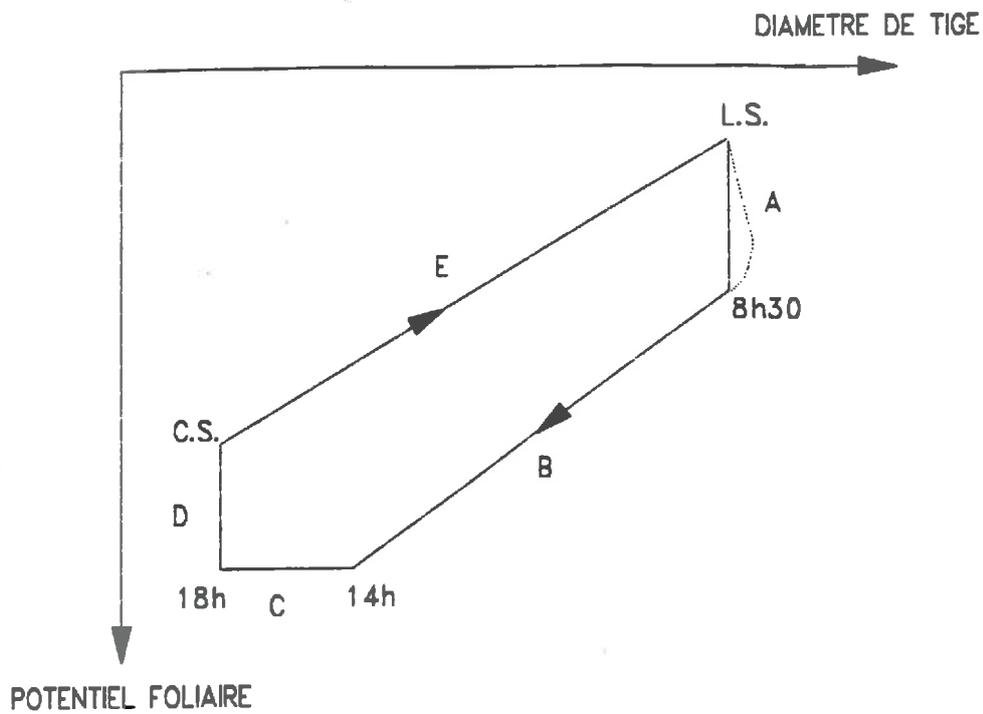
- * le potentiel hydrique est mesuré sur une feuille bien développée du haut de la plante.

Les organes mesurés sont de toute façon différents pour le potentiel hydrique (feuilles) et pour le diamètre (tige). Etant donné le doute encore émis sur la justesse des données issues des micropsychromètres de tige, la relation entre potentiel et diamètre de tige au niveau bas de la plante ne peut être considérée qu'avec grande précaution mais il semble qu'elle soit plus atténuée que celle étudiée ci-dessus (cf graphique n°4).

La relation que nous venons de décrire n'est donc intéressante que dans certains cas mais le diamètre de tige ne peut en aucune manière remplacer les mesures de potentiel hydrique foliaire en raison de l'hystérésis journalière qui les différencie. Cependant, si une étude plus poussée est entreprise sur le potentiel hydrique de tige par micropsychromètre, la question pourra de nouveau être posée et la réponse sera peut-être plus affirmative.

d/ Relation entre le diamètre de tige et le débit de sève:

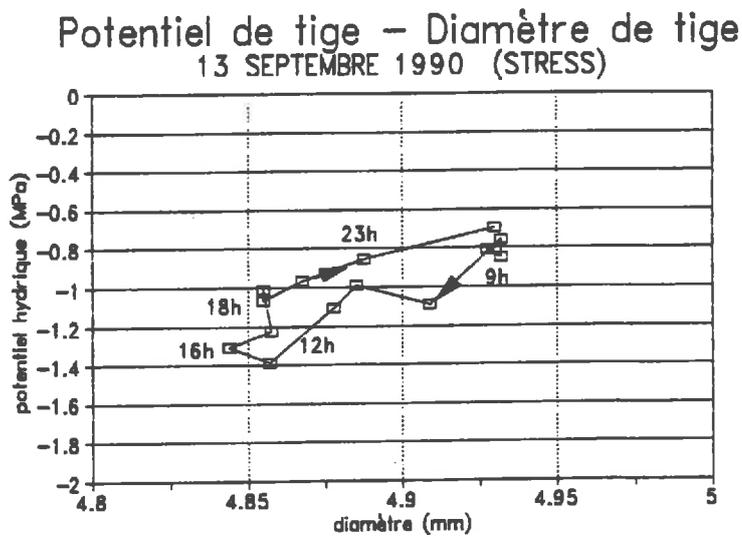
Cette relation est établie avec des variables mesurées au même niveau, à savoir le pied de la plante. Elle se présente également sous la forme d'une droite qui évolue en boucle avec l'intensité du stress hydrique. En effet, lorsque les besoins en eau de la plante sont satisfaits, nous avons déjà montré que le diamètre de tige ne varie pas, indépendamment des conditions climatiques. La relation diamètre de tige - débit de sève se traduit ainsi presque exactement par une droite horizontale (cf graphique n°5A). En revanche, lorsque le déficit hydrique apparait, un décalage des cinétiques de diamètre et de débit de sève dans la journée apparait, provoquant l'hystérésis dans la relation. Cette boucle évolue en fonction de l'intensité du



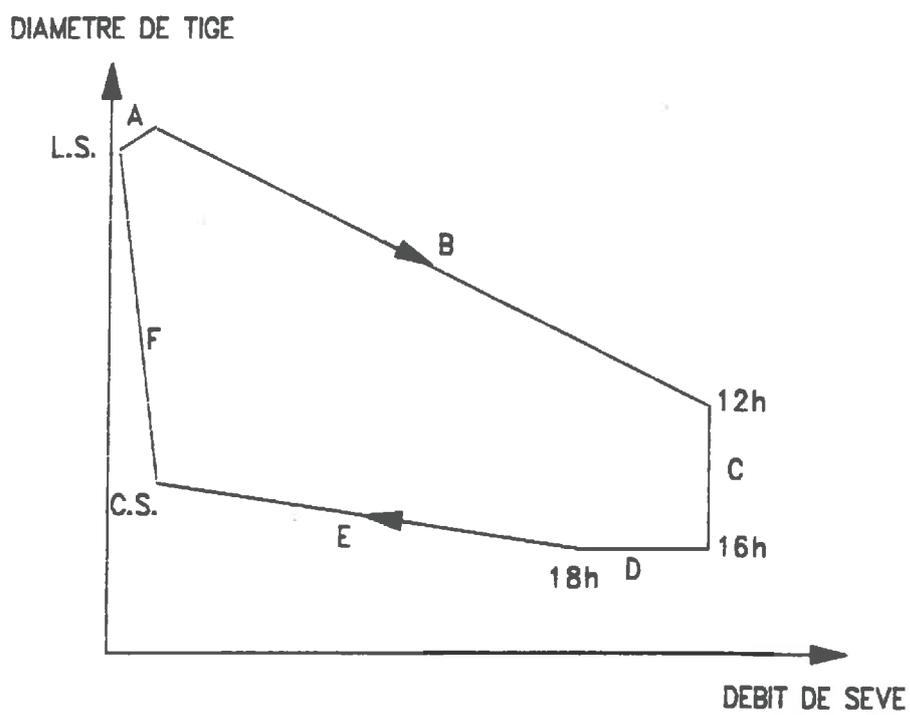
Schématisation de la relation POTENTIEL FOLIAIRE – DIAMETRE DE TIGE

SCHEMA n°3

Note: Pendant les deux premières heures suivant le lever du soleil, le diamètre de tige peut augmenter, mais très faiblement.



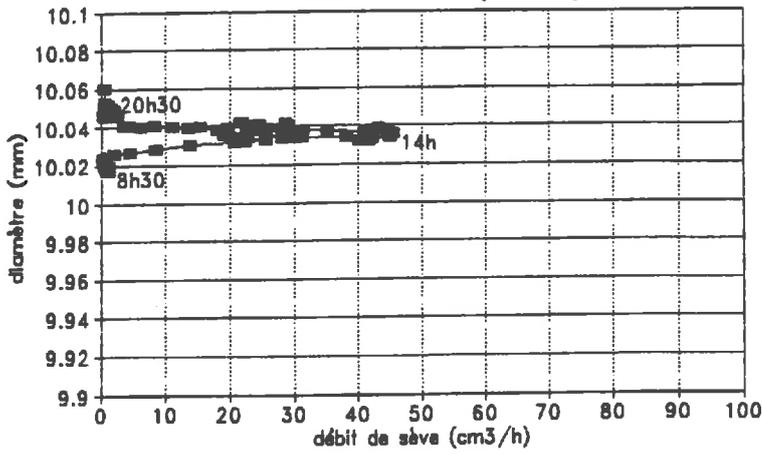
GRAPHIQUE n°4



Schématisation de la relation DIAMETRE DE TIGE – DEBIT DE SEVE

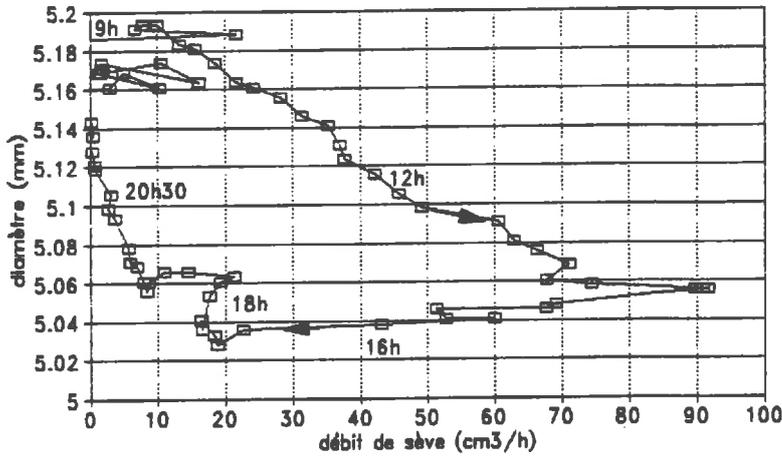
SCHEMA n°4

Diamètre de tige - Débit de sève
9 AOUT 1991 (IRRIGUE)



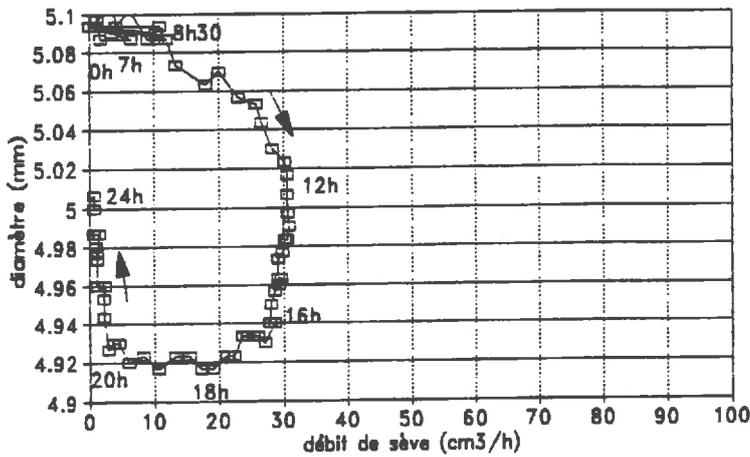
GRAPHIQUE n°5A

Diamètre de tige - Débit de sève
27 AOUT 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°5B

Diamètre de tige - Débit de sève
6 SEPTEMBRE 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°5C

dessèchement dans le sens d'une diminution de la consommation d'eau ainsi qu'un agrandissement des contractions journalières, tout du moins dans un premier temps (cf graphiques n°5B et 5C). Pendant cette période de déficit hydrique, la relation a été décomposée en 6 phases selon le schéma n°4.

Cette caractérisation est en accord avec des résultats sur Noyer (AMEGLIO, 1991) et sur Cerisier (ISBERIE, 1992).

La période de croissance a été abandonnée car elle n'est pas concernée par l'étude mais aussi pour les raisons énoncées au paragraphe précédent (c/).

En considérant que les hystérésis observées dans chacune des relations sont causées par des décalages de cinétiques dans le temps, cette étude montre globalement que, pendant la période de stress:

- * le débit de sève est en retard par rapport à la transpiration;

- * le potentiel hydrique est faiblement en retard par rapport au débit de sève (principalement en situation de stress prolongé, mais excepté le matin);

- * le diamètre de tige est en retard par rapport au potentiel foliaire.

Ainsi, le diamètre de tige est "très" en retard par rapport au débit de sève et provoque une hystérésis dans cette relation qui est de loin la plus marquée par rapport aux autres.

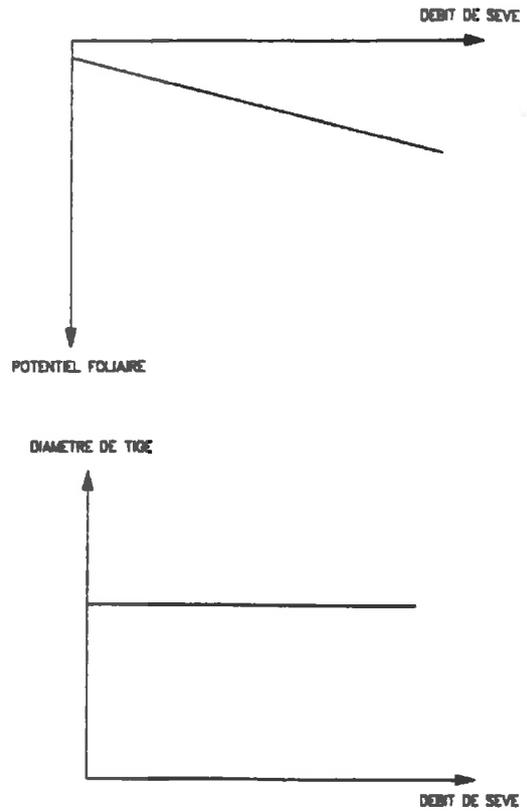
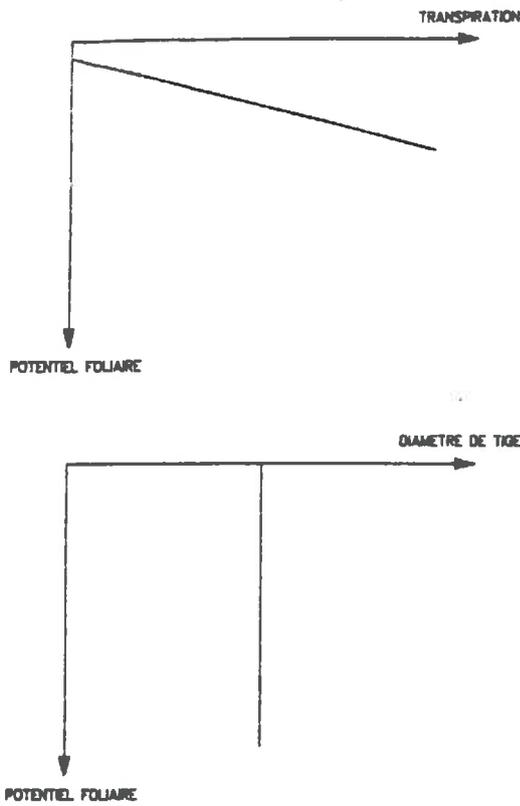
e/ Interprétation synthétique des mécanismes hydriques au cours de la journée

L'analyse détaillée précédente a montré que les indicateurs hydriques n'offraient pas les mêmes relations ni les mêmes interprétations en phase de croissance, en situation hydrique satisfaisante et en phase de dessèchement prononcé. Suivant la situation et la relation étudiée, plusieurs phases de la journée caractéristique ont été définies correspondant à des intervalles de temps où les indicateurs évoluent de manière uniforme. L'étude suivante consiste à homogénéiser et définir des phases de la journée valables pour toutes les relations et donner les évolutions comparées de chaque indicateur dans chacune de ces phases.

a/ remarque sur la période de croissance:

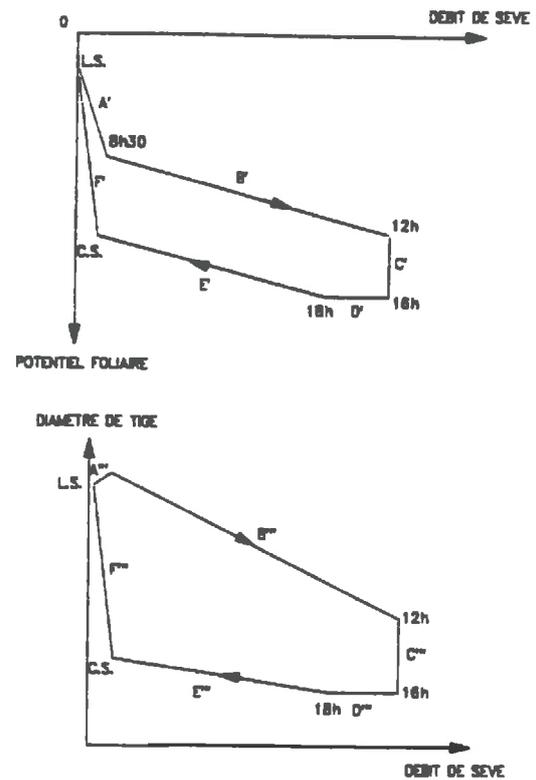
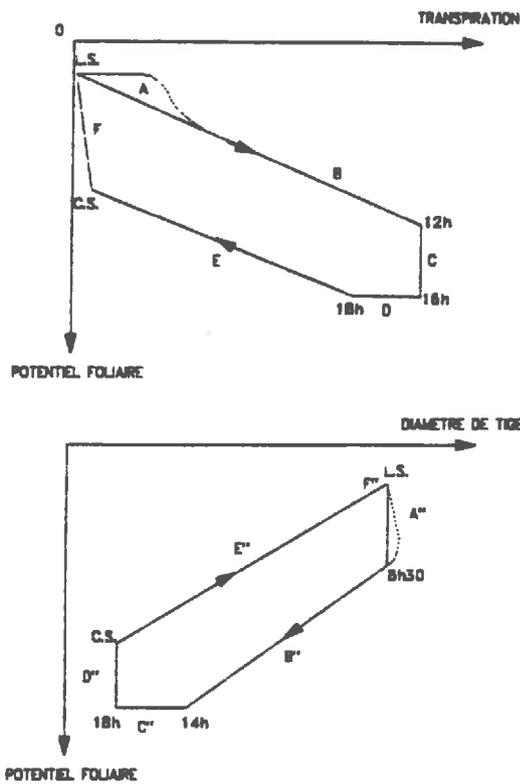
Nous avons vu précédemment (2/c/) que la croissance avait une influence prépondérante sur le diamètre de tige. Ainsi, toutes les relations entre le diamètre de tige et d'autres indicateurs pendant la phase de croissance ne permettent pas de fournir des informations directes quant aux mécanismes hydriques que la plante développe dans la journée.

En revanche, potentiel hydrique, débit de sève et transpiration apparaissent relativement indépendants de la croissance. Dans ce cas, le phénomène de croissance ne semble pas avoir d'influence sur les relations obtenues dans les situations développées ci-dessous et donc ne pas engendrer un comportement hydrique particulier.



Schématisation des relations entre variables en situation hydrique satisfaisante

SCHEMA n°5



Schématisation des relations entre variables en situation de stress hydrique prononcé

SCHEMA n°6

B/ situation hydrique satisfaisante:

Les relations entre potentiel hydrique foliaire et débit de sève ou transpiration montrent une bonne linéarité avec une pente de droite relativement faible mais fixe. L'évolution du potentiel foliaire est donc liée uniformément au débit de sève ou à la transpiration. En revanche, le diamètre de tige est toujours constant dans cette situation quelque soit l'état de la demande climatique.

La schématisation des relations est représentée sur le schéma n°5. La caractérisation de la journée qui en découle se décompose en 2 phases:

Phase	Période	Transpiration	Débit de sève	Ψ feuilles	\emptyset tige
A	LS.(j) --> 12h				
B	12h --> LS.(j+1)				

(L.S. = Lever du soleil)

Tableau n°1

Γ/ situation de déficit hydrique:

Toutes les relations entre indicateurs hydriques évoluent peu pendant la phase de dessèchement, à l'exception de la relation entre potentiel foliaire et débit de sève. En effet, sous forme de ligne brisée en début de stress, elle se transforme en boucle si le stress perdure. Toutefois, lors de la progression du dessèchement, toutes les relations ont des phases qui évoluent en durée et en intensité. Ces évolutions seront décrites dans un deuxième temps.

* définition des différentes phases de la journée:

La schématisation des différentes relations en phase de stress hydrique est donnée dans le schéma n°6.

Bien que apparemment différentes, ces phases s'homogénéisent afin d'être valables pour toute relation. On obtient un découpage de la journée en 6 phases décrites dans le tableau suivant:

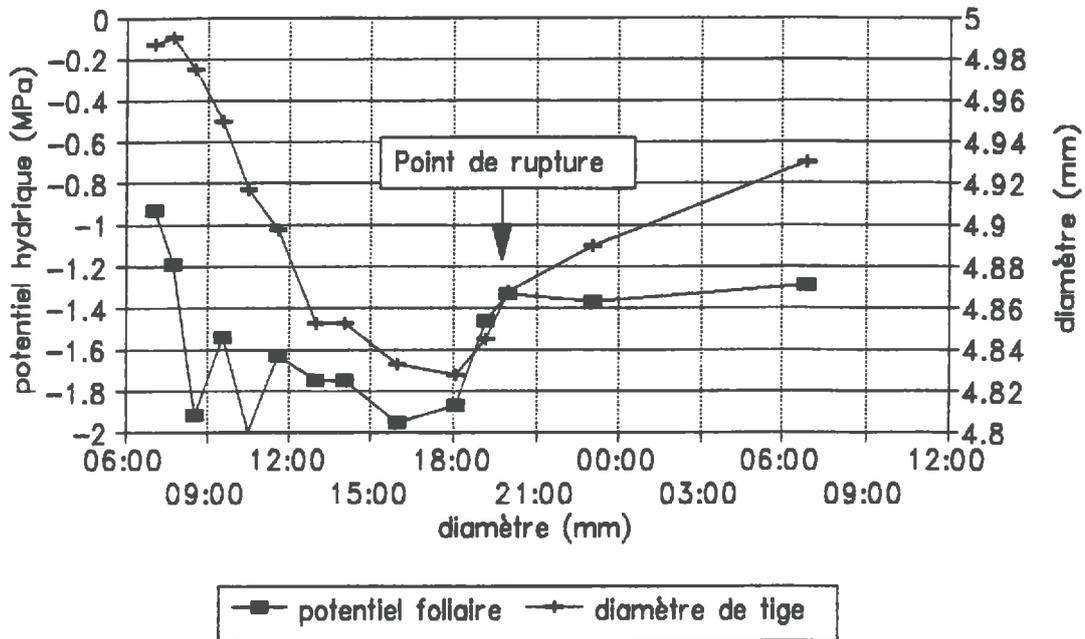
Phase	Période	Transpiration	Débit de sève	Ψ feuilles	\emptyset tige
A	LS.(j) --> 8h30				
B	8h30 --> 12h				
C	12h --> 16h	MAX	MAX		
D	16h --> 18h			MIN	MIN
E	18h --> C.S.(j)				
F	C.S.(j) --> LS.(j+1)	0	0		

(L.S.= Lever du soleil; C.S.= Coucher du soleil; le signe (-) accompagnant une flèche indique une tendance plus faible d'augmentation ou de diminution)

Tableau n°2

Potentiel foliaire et diamètre de tige

10 SEPTEMBRE 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°6

Remarques:

* Dans le tableau n°2, il faut préciser qu'à la phase C, attribuée à la période 12h - 16h, correspond une demande climatique maximale due au rayonnement solaire principalement).

* Les relations entre variables masquent facilement l'échelle de temps et, si certaines phases ont été différenciées dans le tableau en raison d'évolutions contrastées des indicateurs, ces phases sont d'une durée souvent courte et se manifestent peu au niveau de la cinétique de chaque indicateur (cas des phases A,C,D).

En revanche, certains paramètres semblent évoluer de la même manière entre les différentes phases car celles-ci paraissent identiques en durée. Or, il n'en est rien si l'on considère les cinétiques d'indicateurs. Par exemple, sur le tableau, potentiel foliaire et diamètre de tige semblent réaugmenter de la même façon dans les phases E et F alors qu'en réalité une cassure nette est observée sur les cinétiques de ces deux indicateurs (cf graphique n°6): la remontée est beaucoup plus faible et plus longue en F qu'en E.

En conclusion, les relations entre indicateurs hydriques sont très intéressantes pour déceler certains comportements hydriques particuliers dans la journée qui n'auraient pu l'être sur de simples cinétiques. Elles ont permis de dresser un tableau chronologique des réactions conjointes de chaque indicateur au cours de la journée. Néanmoins, de par sa construction, il est très flou quant à l'intensité des évolutions de chaque indicateur dans chaque phase (tendance uniquement). Afin d'éviter toute distorsion dans l'interprétation, il est bon de se rapporter en dernier lieu aux cinétiques journalières de chaque indicateur.

* évolution graduelle de la journée caractéristique au cours du dessèchement:

La schématisation des relations obtenues en phase de stress hydrique prononcé est bien différente de celle en situation hydrique non limitante et il est clair qu'une évolution graduelle s'installe face au dessèchement.

* Tout d'abord, dès que la situation hydrique n'est plus optimale, des contractions apparaissent sur la tige. Toutes les relations linéaires se transforment en boucle puisque nous avons déjà observé le retard de cinétique du diamètre de tige par rapport à celle de potentiel foliaire et bien plus encore par rapport à celle de débit de sève. Ces relations en forme de boucle apparaissent donc très tôt (à l'exception de la relation potentiel foliaire - débit de sève) et n'évolueront guère qu'en fonction d'une diminution générale de toutes les valeurs au cours de la saison.

* Ensuite, la relation entre potentiel hydrique foliaire et débit de sève évolue lentement, contrairement aux autres. La droite obtenue en absence de déficit hydrique évolue par une cassure le matin vers 8h30 et le soir au coucher du soleil, scindant la relation en deux segments de droite. Avec le dessèchement, le premier segment devient de plus en plus vertical, offrant sensiblement la même chute de potentiel foliaire pour une augmentation de débit de sève de plus en plus faible. Cependant, la deuxième partie de la relation reste de pente identique à celle

obtenue en conditions hydriques non limitantes. Si le déficit hydrique est important, la relation devient celle décrite ci-dessus avec un premier segment de droite retrouvé mais quasi-vertical et la formation d'une boucle. Cette boucle apparaît en raison de la chute continue de potentiel foliaire, alors que le débit de sève est devenu constant en milieu de journée (cf graphique n°2A, 2B, 2C).

L'évolution de cette relation au cours du dessèchement montre bien la différence importante qui existe entre débit de sève et transpiration ainsi que l'importance de leurs rôles respectifs dans les relations avec d'autres variables.

En conclusion, la caractérisation d'une journée-type en situation hydrique satisfaisante est très rapidement remplacée par celles en situations de stress. Seule la relation potentiel foliaire - débit de sève permet de décrire un stade intermédiaire. Elle est assurément la meilleure relation pour décrire l'évolution des mécanismes hydriques de la plante lors du déficit hydrique. Toutefois, la caractérisation de la journée en plusieurs phases, où chaque indicateur a une évolution propre, indique une circulation de l'eau bien particulière. Il reste à la comprendre pour les différentes phases caractéristiques de la journée définies ci-dessus, afin d'établir un schéma hydraulique du système plante satisfaisant dans toutes les situations rencontrées.

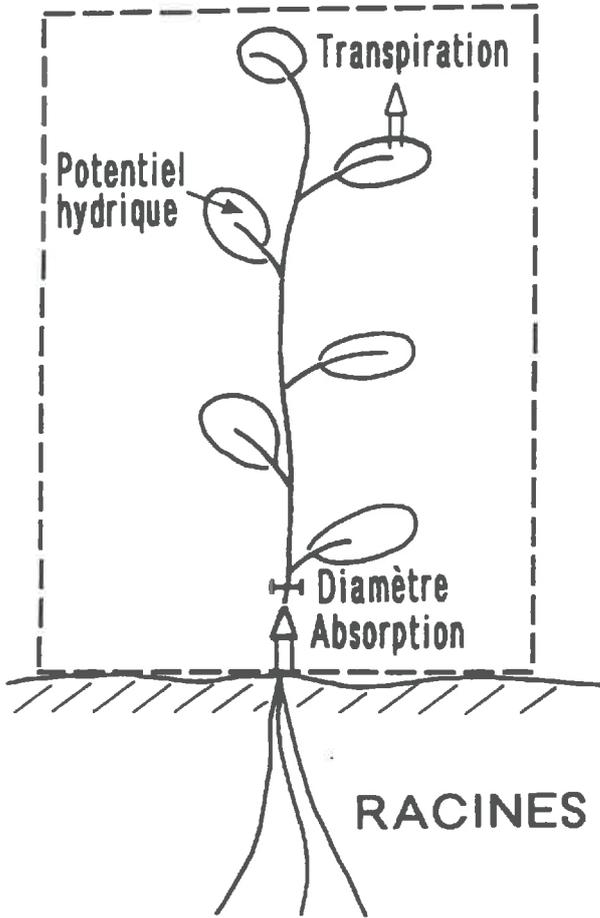
3/ Signification physiologique des mécanismes hydriques mis en jeu lors d'une journée de stress

Lorsque le soja n'est atteint par aucun déficit hydrique notable, son fonctionnement hydrique est simple car l'analyse précédente montre que la transpiration égale l'absorption à tout instant. Le flux d'eau à travers la plante est donc conservatif. Le seul et unique trajet de l'eau est celui qui vient du sol, traverse les racines, la tige et les feuilles dans les vaisseaux conducteurs de sève brute, avant de se vaporiser au niveau des stomates pour s'échapper dans l'atmosphère. Tous les paramètres qui ne sont pas concernés par ce trajet de l'eau dans la plante ne varient pas (cas du diamètre de tige par exemple). Le soja est alors assimilable à une canalisation transportant l'eau du sol vers l'atmosphère.

En revanche, dès que l'alimentation hydrique du soja n'est plus optimale, le schéma de circulation de l'eau dans la plante se transforme. La raison principale de ce changement réside dans le flux d'eau qui n'est plus conservatif. De ce fait, pour que le système puisse fonctionner, la plante fait appel à des réservoirs afin de combler le déficit qui s'instaure entre transpiration et absorption (BERGER, 1978; CRUIZIAT, 1978; WARING et RUNNING, 1978; KATERJI et CRUIZIAT, 1984).

A l'exception de la relation potentiel foliaire - débit de sève, toutes les autres relations prennent vite la forme d'une boucle avec l'apparition du déficit hydrique. La caractérisation de la journée de stress prononcée donnée en 3/c/a/ servira de base dans l'étude. La relation potentiel foliaire - débit de sève qui évolue graduellement au cours du stress permettra de nuancer l'analyse qui aura été faite et de préciser l'évolution des mécanismes de fonctionnement hydrique.

ATMOSPHERE



Système "Plante" (Tige/Feuilles)

SCHEMA n°7

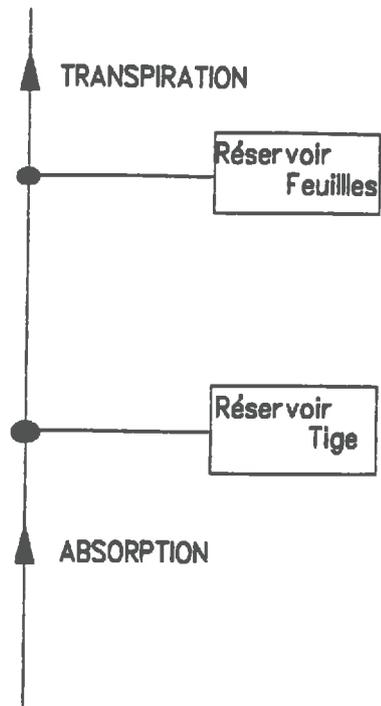


Schéma hydraulique associé

a/ Remarques préliminaires:

Avant de commencer l'interprétation des différentes phases, il est nécessaire de préciser en premier lieu la signification de chaque paramètre étudié.

* L'évapotranspiration réelle (ETR) mesurée au niveau du couvert est assimilée à la transpiration de chaque plante (moyennant un facteur de conversion) en raison d'une couverture végétative considérée comme suffisante pour négliger l'évaporation du sol. La transpiration correspond à la perte d'eau obligatoirement subie par la plante. Elle constitue le flux d'eau de sortie du "système plante".

* Le débit de sève mesuré au pied de la plante correspond à l'entrée d'eau totale au bas de la tige issue des racines. Ce flux d'eau est assimilable à l'absorption racinaire additionnée ou retranchée d'éventuelles participations d'un réservoir racinaire. Le terme d'absorption sera employé pour désigner ce flux.

* Le potentiel hydrique foliaire représente l'état énergétique de l'eau dans une feuille. La mesure du potentiel étant réalisée par chambre de pression, celui-ci s'adresse aux tissus conducteurs de sève brute (xylème) sur l'ensemble de la feuille. Cependant, la feuille étant aussi considérée comme un réservoir d'eau, la fonction du potentiel hydrique est ici double. Il renseigne sur:

- * l'intensité du courant d'eau dans les vaisseaux conducteurs de sève brute;
- * l'état hydrique du réservoir feuille.

* le diamètre de tige est un indicateur du volume total de tige. Les variations de cet indicateur au cours de la journée sont directement proportionnelles aux variations du volume de tige. Celles-ci sont dues:

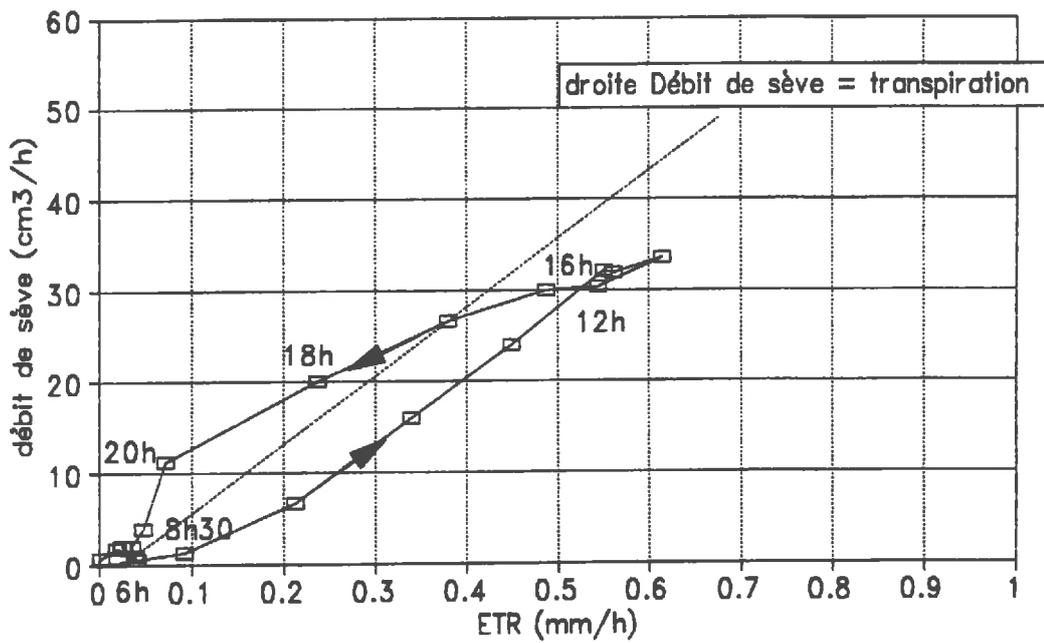
- * soit aux phénomènes de dilatation,
- * soit à une variation du contenu en eau.

La dilatation de la tige étant négligeable, le diamètre de tige apparaît donc comme un indicateur de l'état hydrique du réservoir tige.

Au total, nous sommes en possession de deux indicateurs d'entrée et sortie d'eau du système et de deux indicateurs de l'état hydrique de deux réservoirs (feuilles et tige). N'ayant pas d'information quant à l'état hydrique des racines et à leur absorption d'eau, le système plante étudié se résume à la partie aérienne, à savoir la tige et les feuilles (cf schéma n°7). Le schéma hydraulique de base associé est constitué d'un circuit principal sur lequel sont connectés deux réservoirs différents: le réservoir "feuilles" et le réservoir "tige". L'absorption et la transpiration sont les flux entrant et sortant respectivement du circuit (cf schéma n°7).

Débit de sève – Transpiration

3 SEPTEMBRE 1990 (STRESS)



GRAPHIQUE n°7

b/ Fonctionnement hydrique de la plante au cours d'une journée de stress:

L'intérêt de cette partie est de comprendre pourquoi les indicateurs hydriques s'agencent de telle ou telle manière lors d'un dessèchement, grâce aux informations que l'on a pu tirer des analyses précédentes, et dans le but de schématiser ultérieurement le plus simplement possible le fonctionnement hydrique de la plante.

L'étude est menée à l'aide du tableau n°2 établi au paragraphe 2/e/Γ/ pour une situation de stress prononcé.

*** Phase A: du lever du soleil à 8h30 environ:**

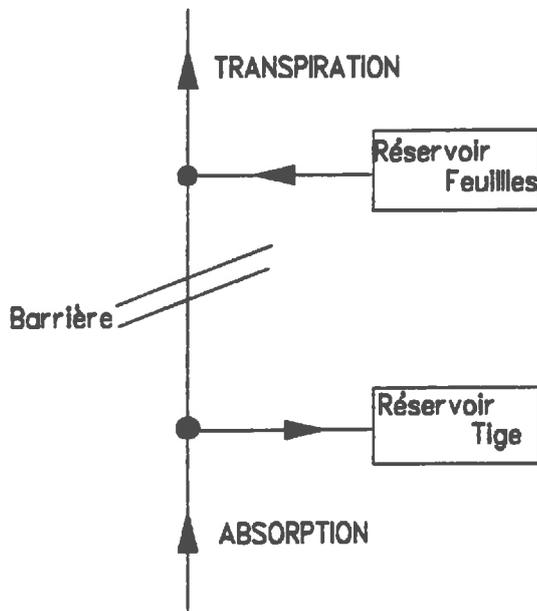
Cette première phase met en évidence la non-conservation du flux d'eau à travers la plante: la transpiration augmente très vite suite à l'ouverture stomatique alors que l'absorption augmente peu. Le graphique n°7 illustre ce résultat.

Ce décalage entre transpiration et absorption doit être obligatoirement comblé par la participation d'un ou plusieurs réservoirs. Pendant cette période, seule la feuille semble participer au flux transpiratoire car son potentiel hydrique chute de façon importante. La tige ne semble pas mise en cause car son diamètre n'évolue guère.

Ce résultat indique la présence d'une "barrière" au transfert d'eau dans le circuit principal en-dessous des feuilles qui freine fortement l'arrivée d'eau en provenance des racines et qui provoque par conséquent la perte d'eau du réservoir feuille.

En ce qui concerne le réservoir tige, les éventuelles variations de son diamètre sont toujours positives, ce qui traduit un remplissage. Ceci suppose que la "barrière" au transfert d'eau dans le circuit principal se situe au-dessus du réservoir tige, et que l'absorption en début de journée participe au faible remplissage du réservoir tige.

Le schéma de circulation de l'eau durant cette phase découlant de cette analyse est le suivant:



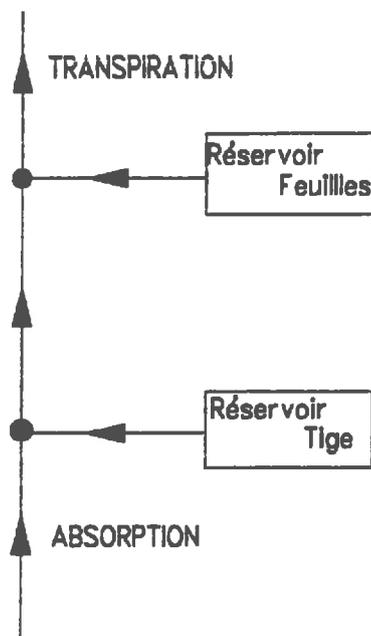
Le sens des flux est matérialisé par une flèche

*** Phase B: de 8h30 à 12h environ:**

A partir de 8h30, le flux d'absorption augmente de façon significative mais le décalage avec la transpiration persiste. La participation des réservoirs a donc toujours lieu. Toutefois, si le potentiel hydrique foliaire diminue toujours, indiquant une participation du réservoir feuille, le diamètre de tige entame également sa décroissance, indiquant lui aussi la participation du réservoir tige.

La "barrière" qui était présente dans la phase précédente est ici levée brusquement vers 8h30. L'absorption et la participation du réservoir tige ne sont donc plus négligeables.

Pendant cette phase où tous les indicateurs évoluent de manière relativement homogène, la circulation de l'eau se schématise ainsi:



*** Phase C: de 12h à 16h environ:**

La transpiration et l'absorption sont relativement constantes et maximales car la demande climatique est elle-même maximale. Néanmoins, les réservoirs participent toujours au processus transpiratoire car potentiel foliaire et diamètre de tige continuent à diminuer jusqu'à 16h environ. L'absorption est donc toujours en défaut vis à vis de la transpiration.

Le schéma de circulation de l'eau est identique à celui de la phase précédente avec cependant des flux entrant et sortant maximaux constants.

*** Phase D: de 16h à 18h environ:**

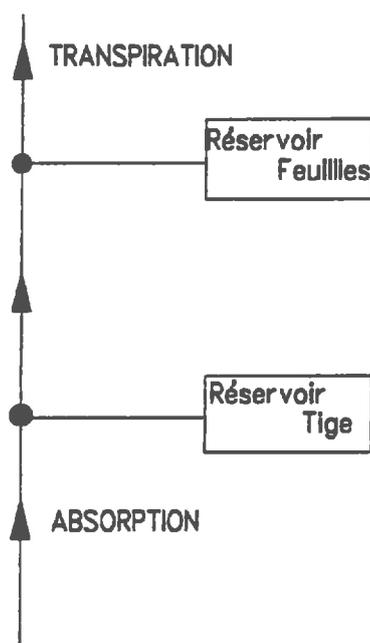
La demande climatique diminuant, la transpiration chute ainsi que l'absorption. Potentiel foliaire et diamètre de tige ne diminuent plus et restent constants et minimaux, signe que la participation des réservoirs est terminée. Ils ne se remplissent cependant pas pour autant.

Ainsi, entre 16h et 18h, le flux d'eau redevient conservatif car la participation des réservoirs étant nulle, le flux entrant d'absorption égale le flux sortant transpiratoire.

Remarque:

Contrairement au passage brutal de la phase A à la phase B, le passage des phases C à D est progressif car il entraîne implicitement une réduction de la transpiration pour atteindre le niveau de l'absorption. D'après le graphique n°7, il semble que cette baisse de transpiration pour un débit de sève constant ait lieu entre 14h et 16h environ, donc en fin de phase C. Cette particularité n'avait pas été observée sur les relations entre variables car il s'agit de différences relativement faibles entre absorption et transpiration.

La schématisation de la circulation de l'eau dans le système pendant la phase D est donc la suivante:



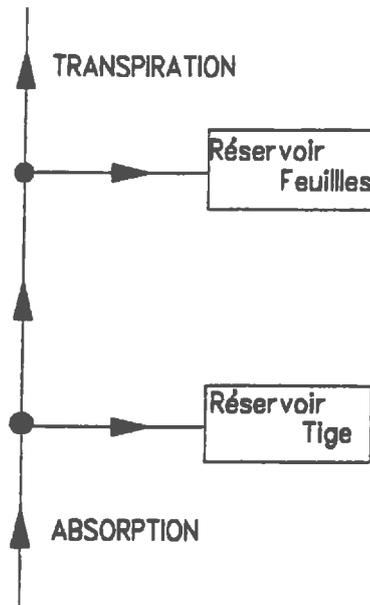
*** Phase E: de 18h au coucher du soleil:**

Transpiration et absorption chutent durant cette phase jusqu'à atteindre une valeur nulle au coucher du soleil. La remontée du potentiel hydrique foliaire ainsi que du diamètre de tige indique un remplissage de ces deux réservoirs. Le remplissage ne peut avoir effectivement lieu que si le flux entrant d'absorption est supérieur au flux sortant de transpiration obligatoire commandé par la demande climatique. Ceci signifie que le flux d'eau dans le système n'est de nouveau plus conservatif mais, cette fois-ci, pour une raison opposée. Ce décalage, peu visible sur les relations entre indicateurs, se vérifie sur la relation entre débit de sève et ETR (cf graphique n°7).

La même remarque que celle donnée à la phase D est à formuler ici quant au passage de la phase D à la phase E. En effet, celui-ci implique une diminution plus rapide de la transpiration par rapport à l'absorption. Le graphique n°7 indique que celle-ci a lieu entre 16h et le coucher du soleil, c'est-à-dire durant les deux phases D et E. Rappelons que ces "ajustements" entre absorption et transpiration sont très faibles mais aussi que les passages entre les phases C,D et E sont très

progressifs: ils correspondent en réalité à des boucles pour chaque relation (ces boucles ayant été tronquées pour une analyse plus aisée des mécanismes).

Pour la phase E, la schématisation des flux d'eau dans le système est la suivante:

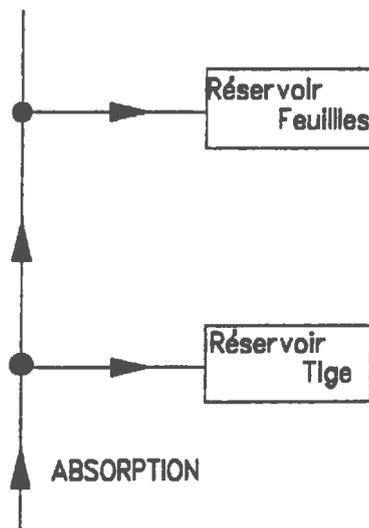


*** Phase F: la nuit du coucher du soleil au lever du soleil du jour suivant:**

Lorsque le soleil se couche, les stomates se ferment, bloquant ainsi la transpiration. L'absorption paraît également stoppée. Cependant, les réservoirs n'ont pas terminé leur remplissage: le potentiel hydrique foliaire ainsi que le diamètre de tige continuent leur ascension quoique beaucoup plus lentement.

Ce remplissage des réserves la nuit impose la présence d'une absorption même faible. En raison d'une précision de la mesure du débit de sève trop petite de nuit, cette absorption n'est pas décelable. Néanmoins, la relation ETR - débit de sève (graphique n°7) montre que ce dernier n'est pas encore tout à fait nul lorsque la transpiration a cessé.

La schématisation des circuits d'eau dans le système lors de cette dernière phase de la journée est la suivante:



c/ Evolution du fonctionnement au cours du dessèchement

La relation entre potentiel hydrique foliaire et débit de sève est la seule qui témoigne d'une évolution graduelle au cours du dessèchement (cf graphiques n°2A, 2B, 2C). En se référant aux phases décrites ci-dessus, l'intensité du stress provoque:

* une accentuation de la première phase A dans le sens d'une chute plus forte du potentiel hydrique foliaire pour une montée de sève de plus en plus faible; la participation de la feuille rapportée au courant d'absorption est donc de plus en plus forte.

* puis l'apparition de la phase C, à savoir une chute de plus en plus importante du potentiel hydrique foliaire et du diamètre de tige de 12h à 16h environ alors que débit de sève et transpiration sont constants; les participations de la feuille et de la tige se prolongent ainsi de plus en plus tard dans la journée.

Cette chute toujours plus importante du potentiel foliaire et du diamètre de la tige sur toute la journée entraîne une "récupération" plus difficile la nuit. Ce manque de réhydratation de la plante aboutit à une baisse générale de toutes les valeurs d'un jour sur l'autre: les valeurs obtenues au lever du soleil le jour J ne sont plus atteintes à l'aube du jour J+1.

Toute l'analyse précédente a permis de comprendre et de décomposer le fonctionnement hydrique de la plante au cours de la journée avec la participation de réservoirs qui ont été mis en évidence. Ce fonctionnement ressemble à celui décrit par KATERJI et al. (1983a) sur luzerne excepté en début de matinée où les auteurs considèrent un changement de pente dans la relation "potentiel - transpiration". Les réservoirs de la plante sont donc d'une grande importance pour le bon fonctionnement hydrique du système. Ils ont été analysés plus précisément ci-dessous afin de mieux les localiser dans la plante et de mieux comprendre leur mécanisme de fonctionnement.

4/ Les réservoirs d'eau dans la plante

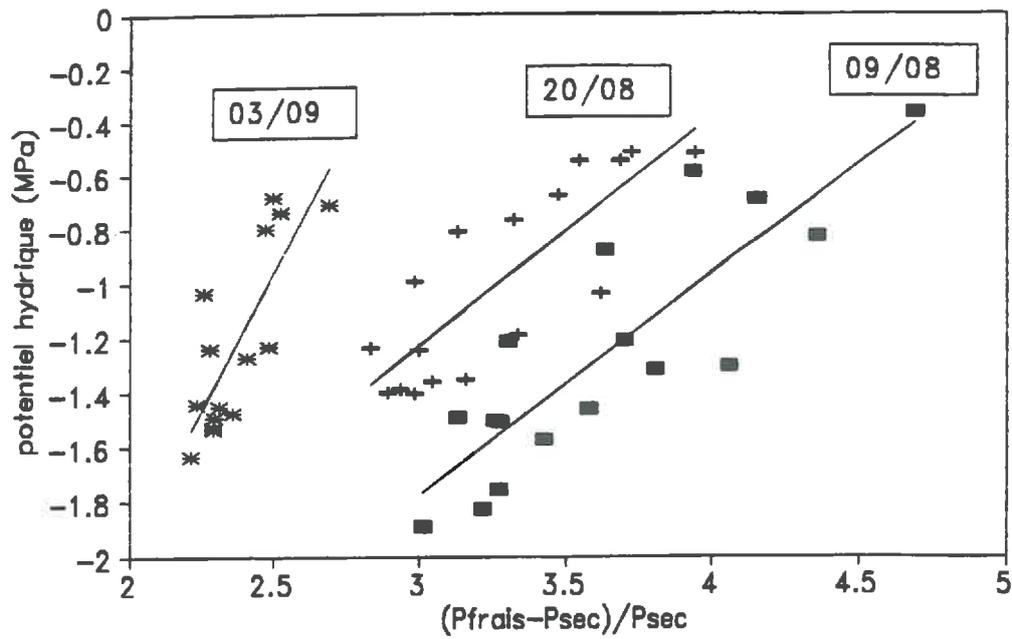
Les remarques établies précédemment quant au fonctionnement des réservoirs ont été formulées à partir de l'étude des variables mesurées disponibles, à savoir potentiel hydrique pour les feuilles et diamètre pour la tige. Cependant, ces variables ne renseignent qu'imparfaitement sur les réservoirs en question. D'autres relations et d'autres observations sont nécessaires pour bien les définir et comprendre leur fonctionnement. Si l'étude bibliographique renseigne sur l'importance relative des différents réservoirs (CRUIZIAT, 1974; WARING et RUNNING, 1978), elle est peu abondante en ce qui concerne le fonctionnement de ces réservoirs dans le système "plante".

a/ Le réservoir "feuilles": unicité

Le potentiel hydrique foliaire a pu être relié de façon satisfaisante à l'humidité pondérale des feuilles. La liaison paraît relativement bonne et linéaire (cf graphique n°8). Elle est

Potentiel – Humidité pondérale

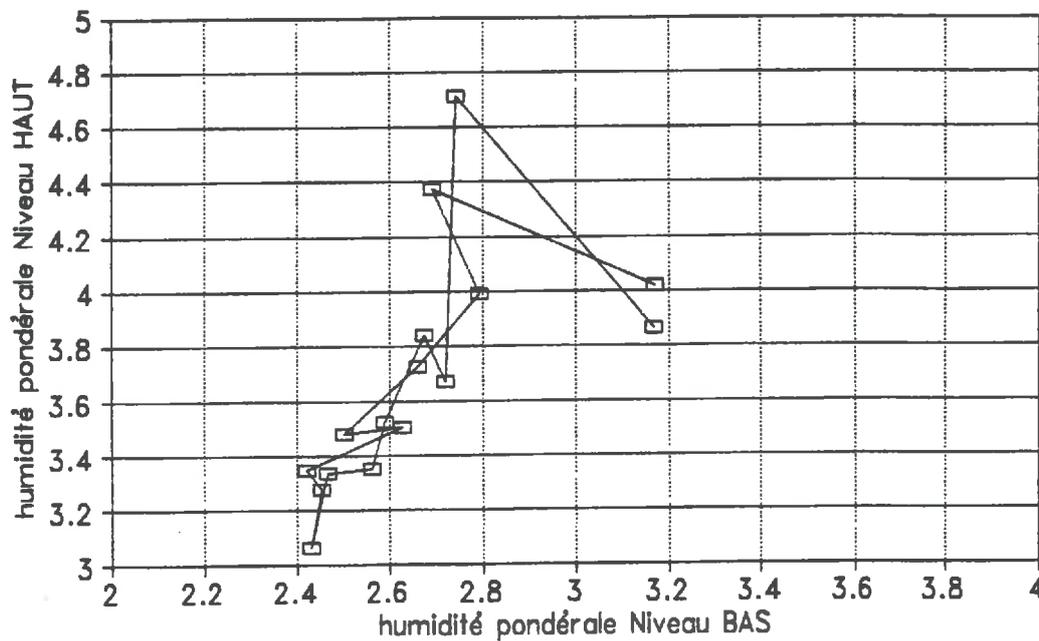
FEUILLES du HAUT du couvert / 1990



GRAPHIQUE n°8

Humidité pondérale de feuilles

HAUT – BAS le 27 AOUT 1990



GRAPHIQUE n°9

en accord avec des résultats de JONES (1978) sur blé. La régression entre les deux indicateurs hydriques offre un coefficient de corrélation d'environ $r^2=0.65$ sur 15 points de mesure répétés sur trois journées complètes (9 et 20/08, 03/09/90). En période de croissance et de début de stress, la relation est la suivante:

$$\Psi_{\text{feuille}} = 0.9 \cdot H_{\text{p feuille}} - 4.0$$

Elle évolue dans le sens d'une augmentation de la pente et d'une diminution de l'ordonnée à l'origine:

09/08	$\Psi_{\text{feuille}} = 0.803 \cdot H_{\text{p feuille}} - 4.2$
20/08	$\Psi_{\text{feuille}} = 0.844 \cdot H_{\text{p feuille}} - 3.8$
23/08	$\Psi_{\text{feuille}} = 1.390 \cdot H_{\text{p feuille}} - 5.3$
27/08	$\Psi_{\text{feuille}} = 1.548 \cdot H_{\text{p feuille}} - 5.4$
03/09	$\Psi_{\text{feuille}} = 2.012 \cdot H_{\text{p feuille}} - 6.0$

Seul un faible effet d'hystérésis apparaît principalement le 9 Août 1990 certainement en raison de la croissance qui est encore présente sur les feuilles mesurées à cette période.

Du fait de la linéarité entre ces deux variables, l'interprétation proposée pour le fonctionnement de ce réservoir semble donc justifiée.

Les relations établies à partir du potentiel hydrique foliaire s'attachent toujours aux feuilles du haut du couvert (même lorsqu'elles sont en croissance, cas du 9 Août 1990). Toutefois, des relations identiques ont été obtenues avec les feuilles du bas du couvert. Ceci prouve que le réservoir "feuilles" s'adresse à toutes les feuilles quelque soit leur niveau dans la plante.

La relation obtenue entre les humidités pondérales des feuilles du haut et des feuilles du bas du couvert ne révèle aucune hystérésis (cf graphique n°9). Il n'y a donc aucun décalage de fonctionnement des réservoirs feuilles entre différents niveaux dans la plante: la participation des feuilles est homogène à tous les niveaux pendant toute la journée. Par conséquent, on peut considérer que toutes les feuilles de la plante se regroupent pour former un réservoir "feuilles" unique.

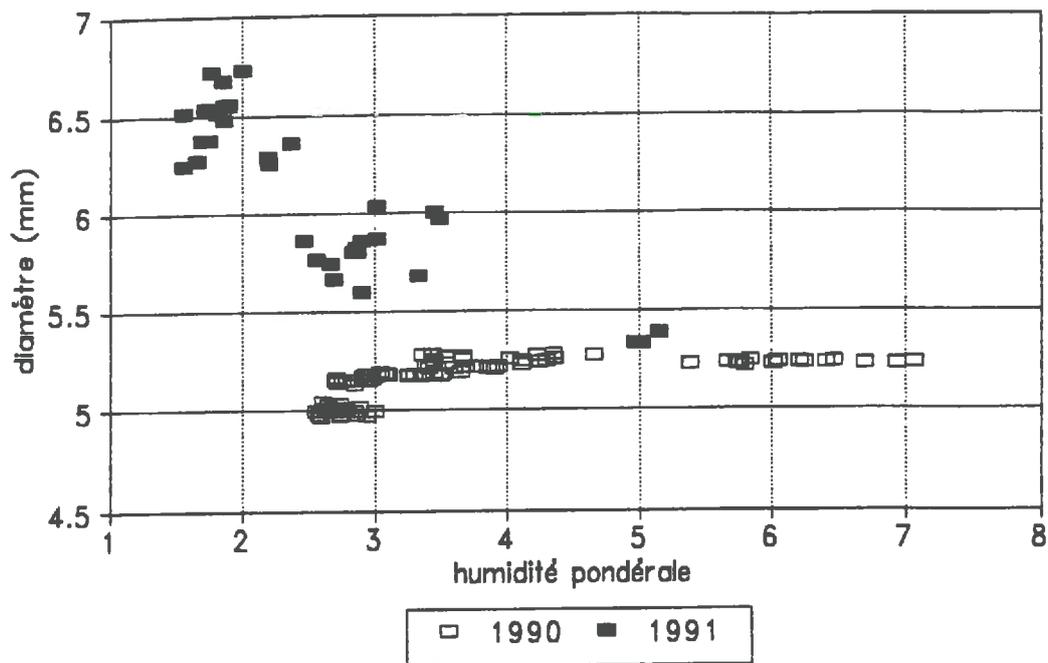
Au niveau histologique, le réservoir doit être sans doute constitué des tissus jouxtant le système vasculaire, c'est-à-dire du parenchyme.

b/ Le réservoir "tige": duplicité

a/ mise en évidence:

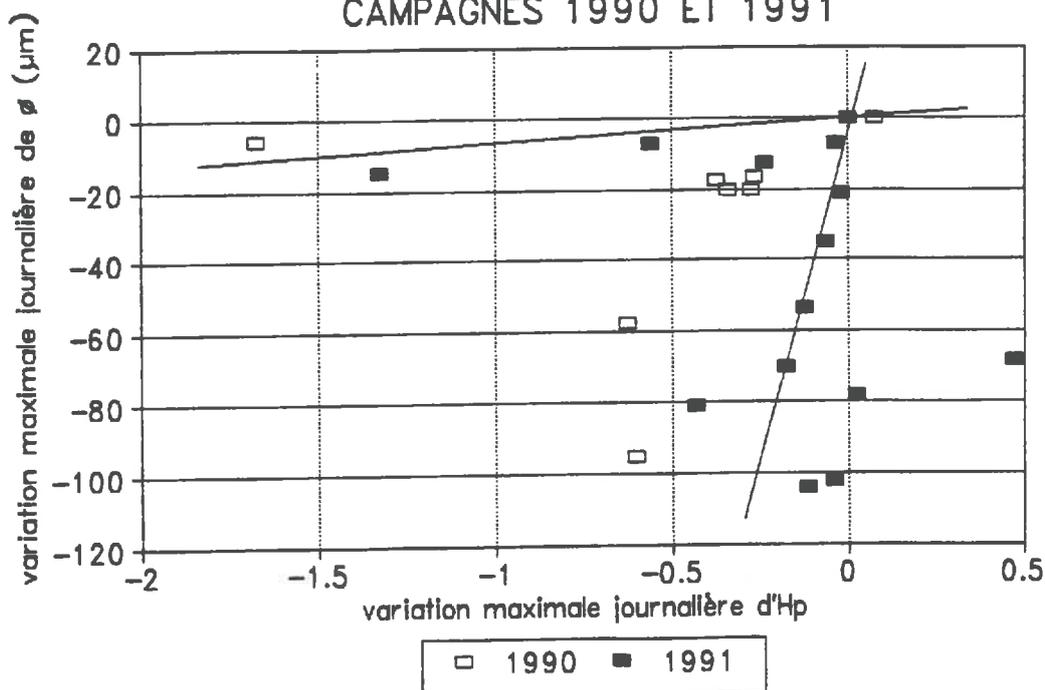
La liaison entre le diamètre de tige et la quantité d'eau contenue dans la tige n'est pas aussi évidente que l'on aurait pu penser. Tout d'abord, la relation entre diamètre et humidité pondérale, quoique très particulière, ne peut être interprétée en raison de l'influence prépondérante de la croissance sur le diamètre de la tige. En effet, les relations sont totalement différentes en 1990 et en 1991 à cause des croissances différentes de la tige pendant la période de mesure (cf graphique n°10).

Diamètre – Humidité pondérale de tige CAMPAGNES 1990 ET 1991



GRAPHIQUE n°10

Diamètre – Humidité pondérale de tige CAMPAGNES 1990 ET 1991



GRAPHIQUE n°11

L'utilisation des écarts maximaux d'humidité pondérale correspondant aux écarts maximaux de diamètre de tige permet de pallier les effets de la croissance. La relation entre ces deux nouveaux indicateurs est plus homogène pour les deux campagnes mais offre une duplicité nettement marquée. Le graphique n°11 présente deux axes principaux:

- * un axe quasiment vertical offrant une faible variation d'humidité pondérale pour une plus ou moins forte variation de diamètre;

- * un axe quasiment horizontal traduisant une plus ou moins forte variation d'humidité pondérale pour une très faible variation de diamètre.

Le deuxième axe du graphique est représenté par un nombre peu important de points. Ils correspondent toujours à des journées faisant suite à des épisodes pluvieux, donc lorsque la plante est en situation hydrique satisfaisante, contrairement aux autres points du premier axe qui sont issus de journées où le déficit hydrique est de plus en plus fort.

La forme de cette relation pourrait s'expliquer par la présence de deux réservoirs différents à l'intérieur de la tige qui agissent indépendamment et consécutivement:

- * un premier réservoir important faisant varier fortement l'humidité pondérale en situation hydrique satisfaisante mais qui n'est pas mesurable par la variation de diamètre et qui, lors des mesures, évolue très rapidement.

- * un second réservoir peu important par sa quantité et sa participation mais qui évolue très lentement lors du déficit hydrique et qui est détecté principalement par la variation du diamètre de la tige.

B/ à quoi correspondent ces réservoirs dans la tige ?

Les coupes transversales de tige de soja effectuées tout au long de la campagne ont permis de décrire une structure de tige caractéristique (cf photos n°1 à 4). Au cours du dessèchement, la moelle de la tige évolue très vite pour donner un tissu mort. Le xylème, originellement en plots régulièrement espacés, se transforme rapidement en un anneau qui devient de plus en plus épais, réduisant ainsi la taille de la moelle.

Le premier réservoir peut être reconnu comme étant la moelle car:

- * elle est de volume important (cf photos n°1 et 3);

- * elle peut se remplir soit par turgescence (lorsqu'elle est vivante), soit par capillarité (lorsqu'elle est morte), donc évolue rapidement;

- * elle n'engendre pas de variation du diamètre de tige car le xylème qui l'entoure forme a priori une enveloppe rigide composée de lignine qui empêche toute variation extérieure (MOLZ et KLEPPER, 1973).

Le second réservoir peut être le phloème et les tissus périphériques extérieurs car:

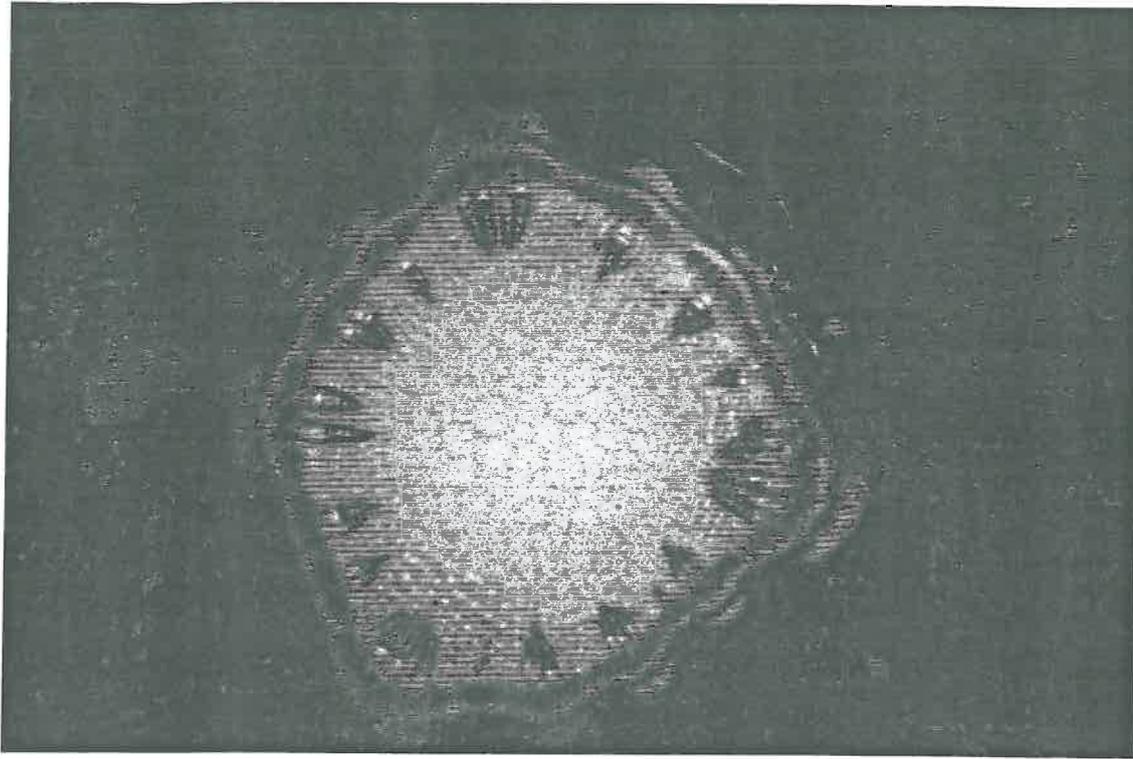
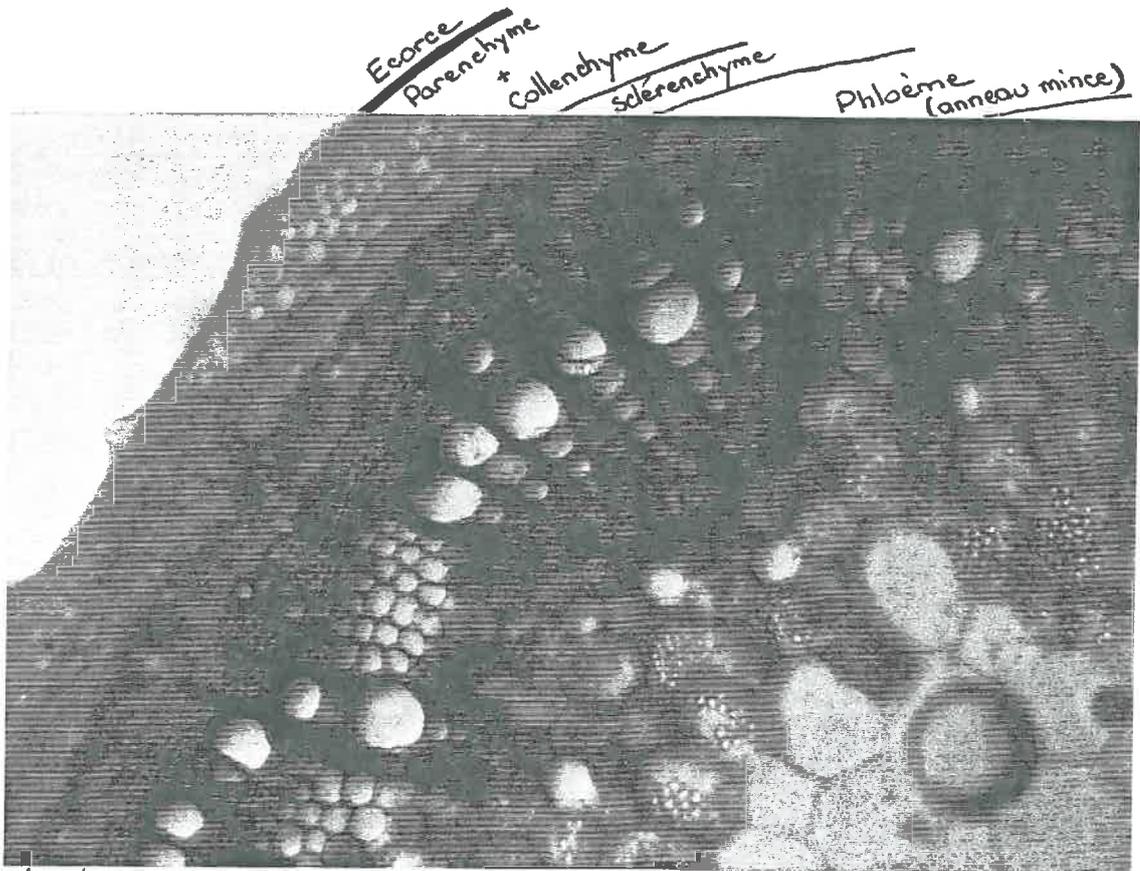


PHOTO n°1 (Vue d'ensemble)

COUPES TRANSVERSALES DE TIGE DE SOJA (jeune ou haut de la tige)



Phloème / xylème par plots /

Moelle pleine

PHOTO n°2 (Détail)

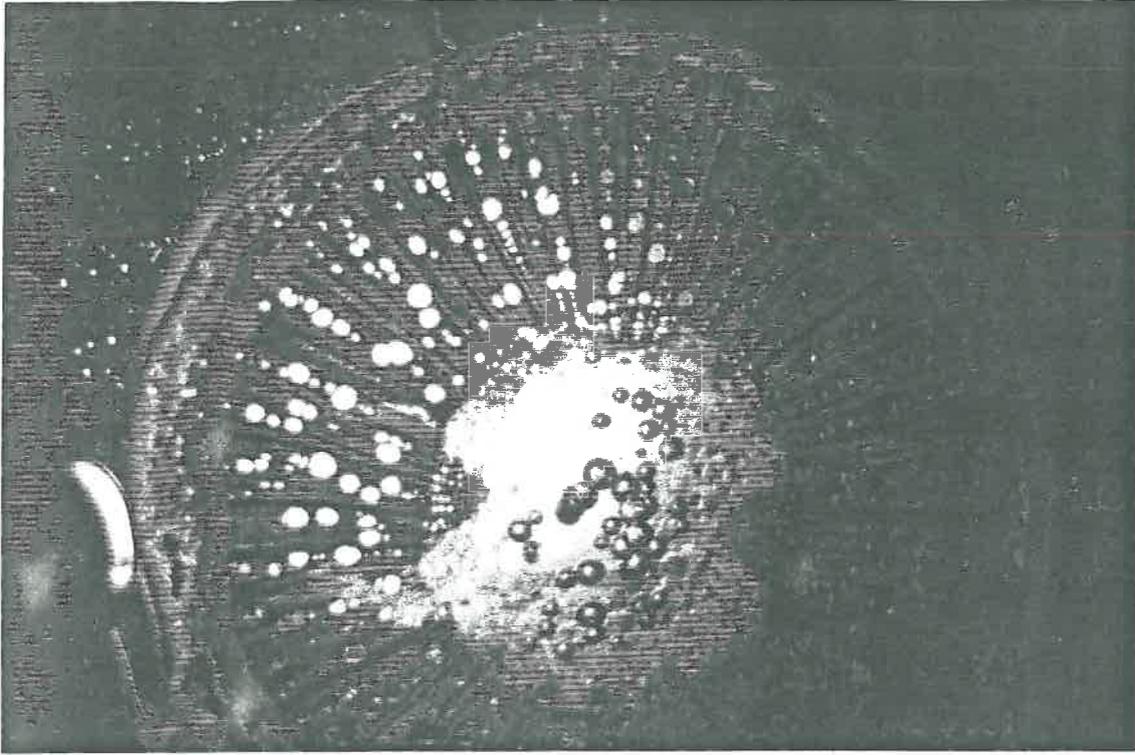


PHOTO n°3 (Vue d'ensemble)

COUPES TRANSVERSALES DE TIGE DE SOJA (âgé au bas de la lige)

Moelle vide

Xylème en anneau

Phloème

Sclérenchyme

Parenchyme +

Collenchyme

Ecorce

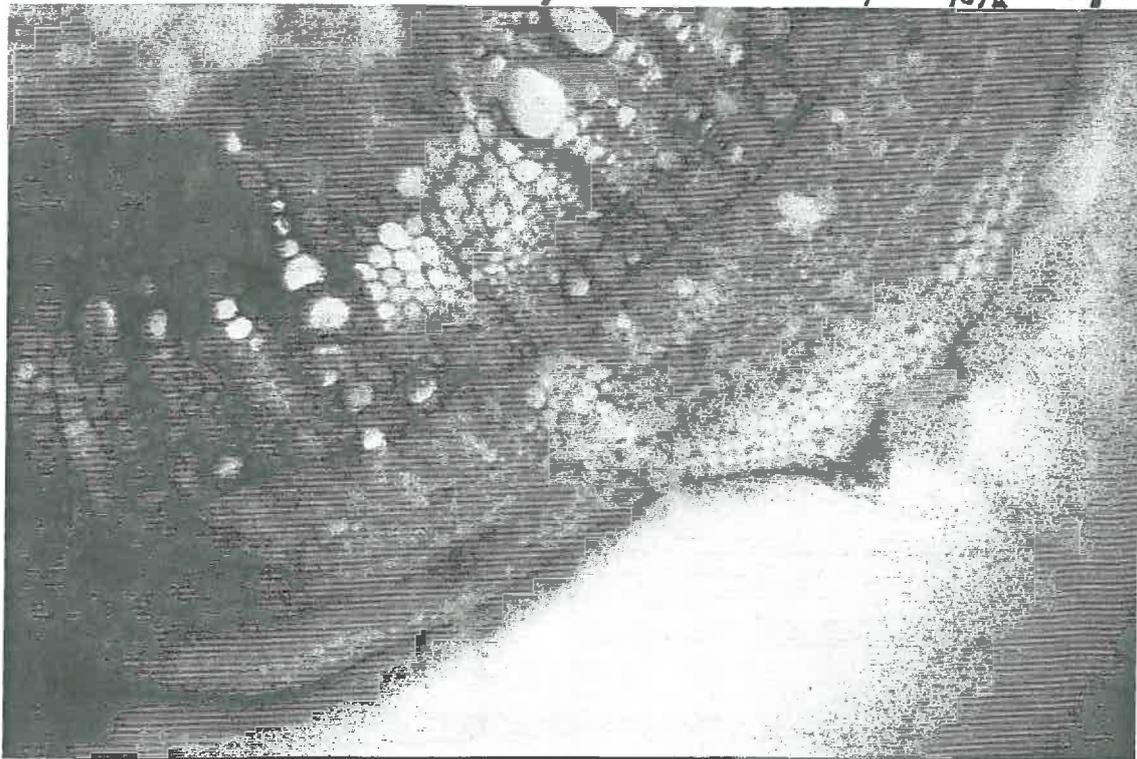
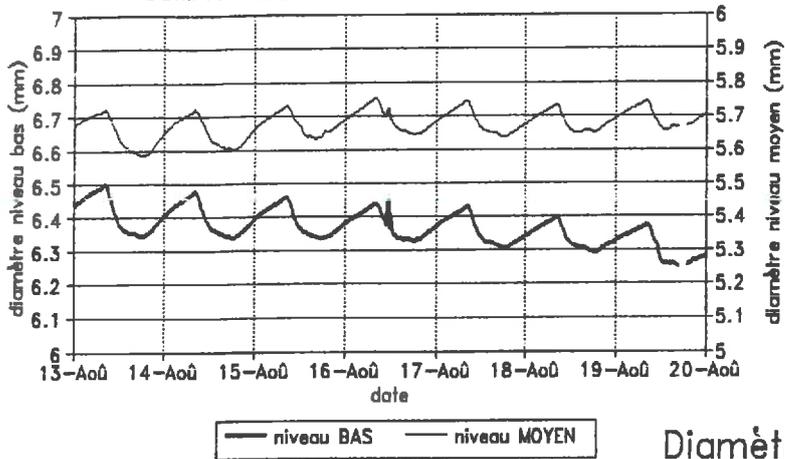


PHOTO n°4 (Détail)

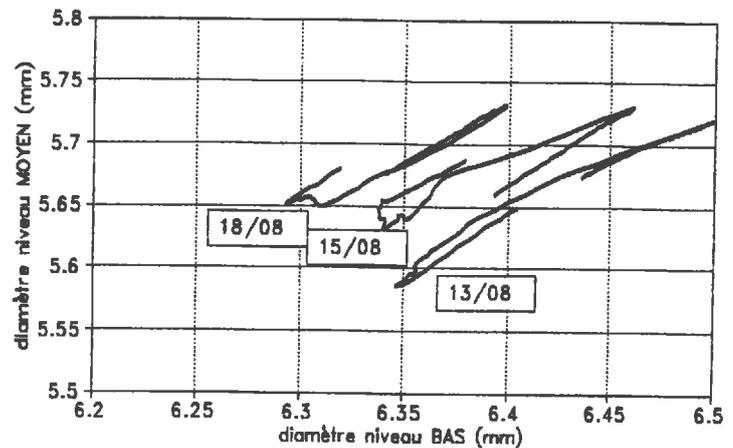
Cinétiques du diamètre de tige en 1991

COMPARAISON NIVEAU BAS - NIVEAU MOYEN



GRAPHIQUE n°12A

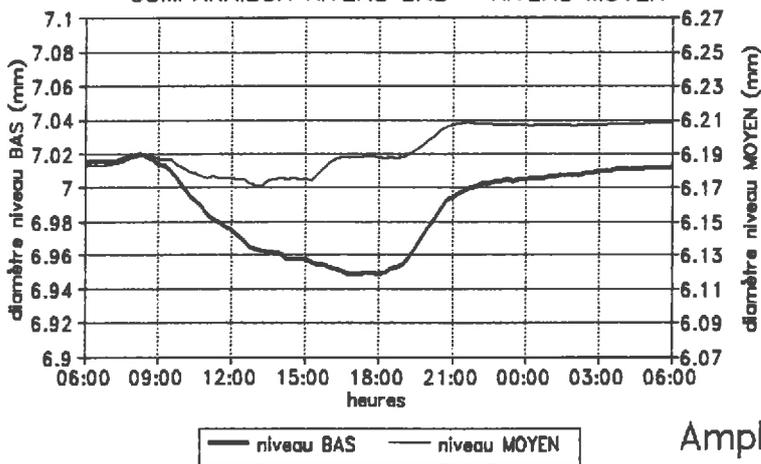
Diamètres de tige niveaux MOYEN - BAS du 13 au 20 AOUT 1991



GRAPHIQUE n°12B

Diamètres de tige le 17 AOUT 1991

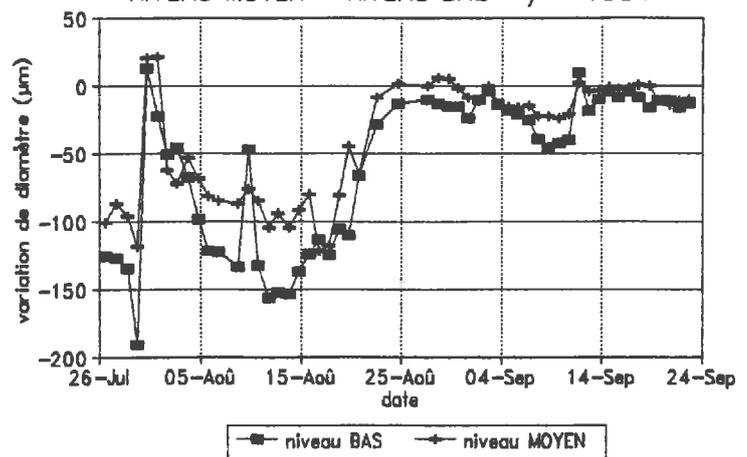
COMPARAISON NIVEAU BAS - NIVEAU MOYEN



GRAPHIQUE n°13A

Amplitude de contraction diurne de tige

NIVEAU MOYEN - NIVEAU BAS / 1991



GRAPHIQUE n°13B

* cet ensemble est de plus faible dimension (cf photos n°2 et 4);

* il peut être alimenté par la sève élaborée et donc est peu susceptible d'évoluer;

* il est mesurable par les variations du diamètre de tige puisqu'il est situé entre le xylème et l'épiderme et que ces couches de cellules sont supposées bien transmettre une éventuelle variation de morphologie du phloème (JARVIS (1975) cité par BERGER, 1978; HUGUET, résultats non publiés; BERGER, communication personnelle).

L'existence et l'équivalence physiologique de ces réservoirs se confirme par l'explication qu'ils fournissent aux deux résultats particuliers suivants:

* Lorsque la plante débute le remplissage de ses gousses en phase de stress hydrique, on remarque que le diamètre de la tige au collet commence à chuter globalement pendant plusieurs jours alors que le diamètre de tige au milieu de la plante n'évolue pas, en dehors des contractions journalières (cf graphique n°12A). Cet écart ne peut provenir que d'une quantité d'eau différente entre les niveaux, et non d'une différence de fonctionnement du réservoir car la proportionnalité entre le diamètre de tige des niveaux moyen et bas est maintenue (cf graphique n°12B).

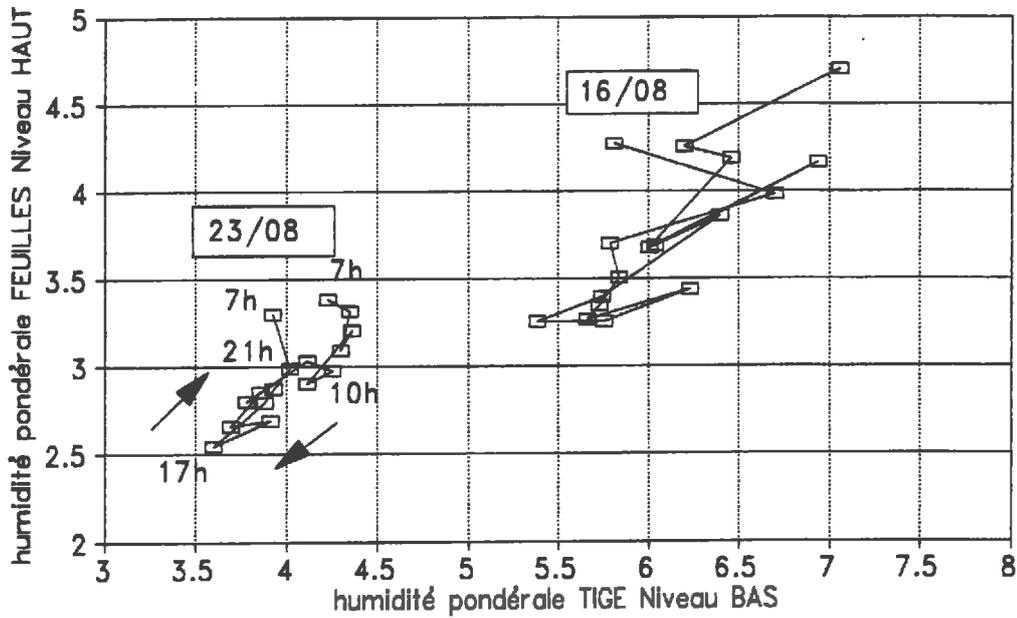
En période de déficit hydrique prononcé et d'après les hypothèses énoncées ci-dessus, la variation de diamètre diurne représente la perte d'eau subie par le phloème et les tissus périphériques. Or le remplissage des gousses s'effectue grâce à la sève élaborée. Celle-ci alimentant toutes les gousses de la plante, la descente de sève élaborée vers les racines est alors fortement limitée. La tige au niveau du collet ayant son diamètre qui diminue, l'hypothèse d'une alimentation du réservoir "phloème + tissus corticaux" par la sève élaborée semble pertinente.

Ce résultat est en accord avec des résultats sur tomate (SCHOCH et al., 1989 et 1990). En effet, les auteurs montrent que la variation de diamètre de la tige sous l'insertion du fruit devient de plus en plus faible lorsque celui-ci apparaît. La mesure du diamètre de tige est alors liée à la modification de répartition des assimilats dans la plante. En revanche, MOLZ et al. (1973) montrent sur coton par une expérience de décortication que l'eau utilisée pour la réhydratation du phloème provient uniquement du xylème. Les thèses sur le sujet sont donc partagées mais les résultats ici obtenus vont dans le sens d'une participation de la sève élaborée pour le remplissage du réservoir "phloème + tissus périphériques".

* Lors d'un déficit hydrique, le collet de la plante subit des contractions journalières toujours supérieures ou égales à celles d'un niveau médian ou haut. Cette différence apparaît toute la journée (cf graphique n°13A) mais se répète aussi sur toute la saison (cf graphique n°13B). La structure de la tige étant celle décrite précédemment, on constate lors d'un stress une moelle vide au pied de la plante. Le niveau haut porte à l'opposé une moelle bien vivante et turgescence et le phloème est sous la forme d'un anneau très mince. Par conséquent, les participations à la transpiration de la tige au niveau bas ont tendance à ne s'effectuer qu'à partir du phloème et des tissus périphériques alors qu'en haut, les participations de la moelle l'emportent sur

Humidités pondérales

FEUILLES DU HAUT - TIGE EN BAS / 1990



GRAPHIQUE n°14

celles du phloème. Comme les variations du diamètre de tige représentent l'état du phloème en période de stress, il n'est donc pas surprenant d'obtenir une contraction toujours plus importante en bas qu'en haut de la tige (la participation de la moelle n'étant pas décelable par la variation du diamètre de tige en raison de la présence de l'anneau de xylème qui l'entoure).

En conclusion, la tige apparaît comme composée de deux réservoirs qui se complètent dans leur fonctionnement:

1/ la moelle se vide en participant à la transpiration et se remplit par turgescence lorsqu'elle est vivante ou par capillarité lorsqu'elle est vide, en tout cas grâce à un état hydrique satisfaisant retrouvé. Sa participation à la transpiration est importante mais elle n'est pas mesurable par le diamètre de tige.

2/ lorsque le réservoir constitué par la moelle est épuisé, le phloème et les tissus périphériques se vident en participant également à la transpiration mais se remplissent grâce en partie à l'arrivée de sève élaborée en provenance des feuilles. Sa participation au flux transpiratoire est très faible mais elle est entièrement retranscrite par la mesure du diamètre de la tige.

Si la cause de la vidange de ces deux réservoirs est identique (transpiration), le facteur de remplissage est tout-à-fait différent (état hydrique plante satisfaisant pour la moelle / descente de sève élaborée pour le phloème).

Remarque:

A l'issue de cette analyse, la mesure des variations de diamètre en période de stress apparaît comme un indicateur de faible participation hydrique au flux transpiratoire mais toutefois fortement lié au flux de sève élaborée provenant des feuilles et relativement indépendant du circuit principal de sève brute, ce qui confirme les hypothèses émises par SCHOCH et al. (1989).

c/ Fonctionnement des réservoirs dans la plante

La relation entre le potentiel hydrique foliaire et le diamètre de tige montre que la participation du "sous-réservoir phloème de tige" est en retard le matin par rapport au réservoir "feuilles" (cf graphique n°3D). La relation entre les humidités pondérales de feuilles et de tige apporte des informations plus générales quant à l'ordre de fonctionnement des réservoirs (cf graphique n°14). En effet:

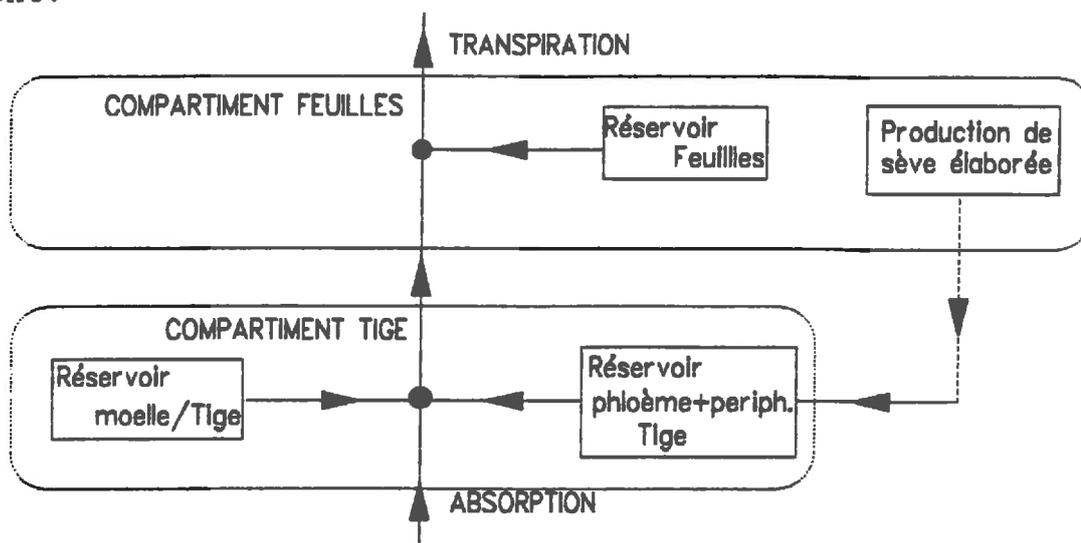
* en situation hydrique satisfaisante (16 Août 1990), la relation est relativement linéaire car la "barrière" définie au paragraphe b/ est presque inexistante, ce qui amène les réservoirs feuilles et tige à fonctionner en même temps;

* en situation de stress, la "barrière" existe mais le réservoir "moelle - tige" est presque vide et n'intervient quasiment plus dans le processus transpiratoire. Seule la participation du phloème de la tige conduit à un décalage horaire de fonctionnement. Le 23 Août 1990, un retard de participation de la tige vis à vis des feuilles se produit effectivement le matin du lever du soleil à 10h environ. De même, à partir de 21h, la

tige a déjà récupéré ce qu'elle a perdu dans la journée alors que les feuilles continuent leur remplissage. Ce déphasage coïncide avec l'hystérésis obtenue dans la relation "potentiel foliaire - diamètre de tige".

Ainsi, la tige participe plus tardivement à la transpiration que les feuilles mais commence à récupérer bien avant.

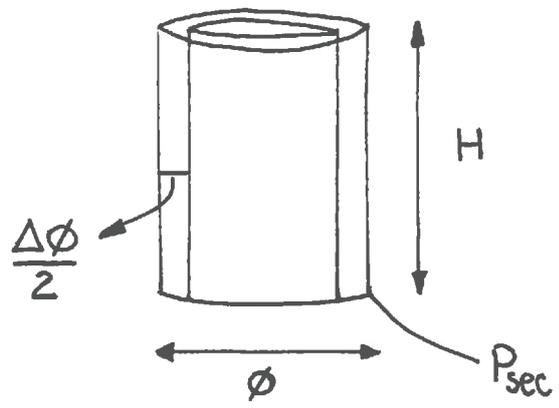
Si le fonctionnement du réservoir "feuilles" décrit dans les différentes phases au 3/b/ est justifié par l'étude précédente, celui du réservoir "tige" est modifié en raison de sa double origine et de la liaison d'une partie de celui-ci avec un flux d'eau provenant des feuilles. Le schéma général de circulation de l'eau et de participation des réservoirs est donc modifié et devient:



Ainsi, toute l'interprétation développée dans le paragraphe 3/b/ au sujet du réservoir "tige" reste vraie mais ne concerne plus qu'une partie de ce réservoir, à savoir le phloème et les tissus périphériques. Notons enfin que la moelle ne semble intervenir que lorsque la situation hydrique est satisfaisante, c'est-à-dire après une pluie en situation de stress. Le manque d'information sur la moelle ne permet pas d'aller plus loin dans l'interprétation du fonctionnement de ce réservoir.

Afin de conclure cette étude des réservoirs, il est intéressant de quantifier la proportion des participations des différents réservoirs à la transpiration vis à vis du flux transpiratoire principal provenant du sol.

La relation entre débit de sève et transpiration permet d'apprécier la participation relative du réservoir "feuilles" le matin (cf graphique n°7). Du lever du soleil à 8h30 environ, le débit de sève est nul alors que la transpiration augmente jusqu'à 0.1 mm.h⁻¹ environ. La transpiration étant issue d'une perte d'eau du réservoir feuilles quasi uniquement, son débit peut donc atteindre 0.1 mm.h⁻¹. Le graphique n°14 pour la journée du 23 Août 1990 montre que la participation des feuilles dans les trois premières heures de la journée (7h - 10h) de 0.5 unité environ avoisine celle du reste de la journée (10h - 17h). Si la participation atteint 0.1 mm.h⁻¹ dans la première phase, le volume d'eau approximatif cédé pendant les 3 premières heures est de $0.1 \times 3/2 = 0.15$ mm. Si le même volume est cédé de 10h à 17h, on



obtient une participation moyenne de $0.15/7 = 0.021 \text{ mm.h}^{-1}$ pendant cette deuxième phase. Elle représente alors environ 5 % du flux d'eau total de transpiration en milieu de journée.

La participation de la tige ne peut être chiffrée actuellement. Toutefois, le graphique n°14 montre que la participation de la tige de 0.6 unité entre 10h et 17h avoisine celle de la feuille (0.5 unité) en période de stress (23 Août 1990). Elle est relativement importante lorsque la moelle est encore vivante mais beaucoup plus faible en période de stress. En effet, si une amplitude de contraction diurne de $100 \mu\text{m}$ est entièrement mise à profit pour une participation hydrique au flux principal, la variation d'humidité pondérale correspondante est alors de 0.47 unités (pour un morceau de tige de 6 mm de diamètre, 50 mm de hauteur et de poids sec constant égal à 0.1g (résultat 1990)):

$$\Delta V_{\text{eau}} = \pi \cdot H \cdot \frac{\emptyset}{2} \cdot \Delta \emptyset = 47 \text{ mm}^3$$

$$\Rightarrow \Delta H_p = \frac{\Delta P_{\text{eau}}}{P_{\text{sec}}} = \frac{\Delta V_{\text{eau}}}{P_{\text{sec}}} = 0.47 \text{ unité}$$

Cet écart journalier avoisine l'écart observé lors d'un stress hydrique mais est nettement moins élevé que celui obtenu en absence de stress (atteignant parfois 2.5 unités). Ceci indique que la participation journalière de la seule moelle dans ce cas est de l'ordre de 5 fois plus forte que la participation de l'ensemble "phloème + tissus périphériques" en situation de stress hydrique. Cette faible participation est confirmée par les travaux de SCHOCH et al. (1987).

En conclusion, l'étude des relations entre les variables mesurées a permis de caractériser le fonctionnement hydrique de la plante au cours de la journée ainsi que son évolution lors d'un dessèchement. Toutefois, il est clair que ces interprétations nécessitent encore des confirmations. D'autre part, la signification physiologique proposée ne répond pas à toutes les questions. Nous avons observé par exemple qu'il existait une barrière au transfert d'eau sous les feuilles en période de stress le matin jusqu'à 8h30. En fait, elle se met en place la veille au coucher du soleil. Pourquoi cette barrière s'installe-t-elle au coucher du soleil ? Quel est le mécanisme qui lève celle-ci le matin toujours vers la même heure (8h30 environ) indépendamment de l'intensité du stress ? Ces questions sont encore en suspens et elles nous empêchent à l'heure actuelle d'avoir une compréhension complète de la circulation de l'eau dans le système "plante" au cours de la journée.

Néanmoins, les informations déjà recueillies nous permettent déjà d'associer un schéma hydraulique à la plante qui, transformé en schéma électrique, doit alors justifier les relations qui existent entre les indicateurs hydriques.

-CHAPITRE II- MODELISATION DES TRANSFERTS HYDRIQUES

Cette partie est destinée à valoriser le jeu de données recueillies lors des deux campagnes de mesures. Le but est de construire une image de la plante relativement simple et d'observer si le comportement qu'on lui associe est validé par les données entrées.

Les notions de barrière au transfert d'eau et de réservoir cités précédemment incitent à appliquer une analogie électrique au système plante. De nombreux auteurs ont étudié ce type d'analogie et des résultats très satisfaisants ont pu être obtenus quant à la retranscription de certains indicateurs à partir du flux transpiratoire. VAN DEN HONERT (1948) est l'instigateur de cette approche et considère la plante comme une simple résistance au flux d'eau du sol vers l'atmosphère. Ce formalisme Ohmique n'est cependant pas souvent vérifié. En effet, la relation "potentiel hydrique - transpiration" est fréquemment marquée par une hystérésis. Celle-ci a été interprétée par la présence de "réservoirs" dans la plante, comme nous venons d'en décrire précédemment. Le schéma électrique associé à la plante est donc maintenant composé non seulement de résistances mais aussi de capacités (BERGER, 1969; JONES, 1978; KATERJI et al., 1983a; HINCKLEY et al., 1991). Toutes ces études ont le plus souvent été effectuées dans le cadre de plantes en situation hydrique satisfaisante.

Les résultats obtenus précédemment sur le fonctionnement de la plante sont repris ici pour construire un modèle électrique cohérent. Le modèle est ensuite testé dans plusieurs situations de déficit hydrique croissant à partir des données recueillies afin de savoir si l'image de la plante que l'on s'est fixée est juste.

1/ Image du système "plante" utilisée pour la modélisation

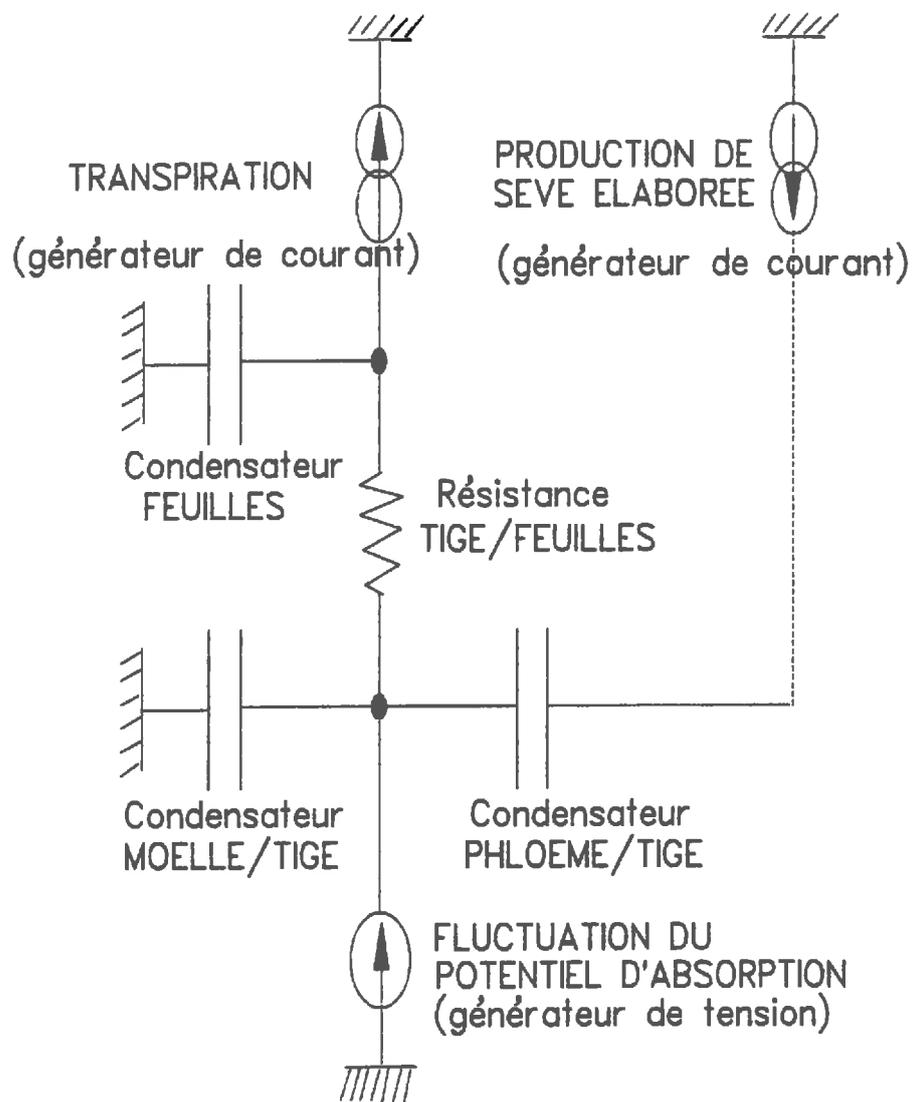
a/ Récapitulatif des enseignements apportés sur le fonctionnement hydrique du soja

Rappelons tout d'abord que les enseignements tirés des paragraphes précédents portent sur la partie aérienne de la plante. L'image donnée à la plante concerne donc uniquement cette partie et on considère que le flux d'eau arrivant au bas de la plante s'appelle absorption.

Le paragraphe 4/c/ au chapitre I offre le schéma récapitulatif de la plante le plus complet possible actuellement avec le sens des flux d'eau lors de la participation des réservoirs de la plante. Ce schéma se caractérise par un circuit principal et trois réservoirs dont deux situés à l'intérieur de la tige et un rassemblant toutes les feuilles. En tout début de matinée, la phase A de la journée caractéristique indique la présence supplémentaire d'une barrière au transfert d'eau dans le circuit principal entre les feuilles et la tige.

b/ Equivalence électrique du schéma - plante

Nous avons choisi l'analogie électrique pour le schéma hydraulique simplifié décrit ci-dessus en raison de sa simplicité d'utilisation. Il en résulte les équivalences suivantes:



SCHEMA n°8

* tous les conduits hydrauliques sont remplacés par des fils électriques sans résistance;

* tous les réservoirs sont remplacés par des condensateurs électriques (ceux-ci sont en principe liés au circuit principal par des résistances mais qui sont considérées ici comme négligeables);

* la barrière au transfert d'eau est remplacée par une résistance électrique entre tige et feuilles.

* la transpiration, forcée par la demande climatique, est le moteur de tous les flux d'eau dans l'installation hydraulique. Elle est équivalente à un générateur de courant.

* à l'absorption, le potentiel hydrique évolue en fonction de l'état hydrique du sol et d'éventuels réservoirs situés sous la tige. On peut assimiler globalement cette évolution de potentiel à un générateur de tension.

* enfin, le réservoir "phloème + tissus périphériques" au niveau de la tige est probablement alimenté par la sève élaborée qui provient des feuilles par un circuit différent du circuit hydraulique principal. La photosynthèse est à la source de ce flux. La production d'eau à l'origine du mouvement de la sève élaborée équivaut à un deuxième générateur de courant.

Le schéma électrique analogue au schéma hydraulique décrit plus haut est représenté sur le schéma n°8.

Note: Le condensateur "phloème + tissus périphériques" sera désormais dénommé "phloème" pour des raisons de simplification (uniquement).

2/ Caractéristiques du modèle

L'objectif du présent modèle est de vérifier si l'image du système "plante" que l'on s'est fixée est validée par les données issues des campagnes de mesures. La validation consiste à retrouver les cinétiques de certains indicateurs, voir même de retrouver des relations entre indicateurs.

Le modèle doit permettre ensuite de comprendre l'agencement des différents flux d'eau à l'intérieur du système "plante" ainsi que de connaître la valeur du potentiel en certains points.

Un modèle se caractérise par des entrées que l'on fournit, ou variables de forçage, des sorties calculées et aussi par des paramètres préalablement fixés. Ces caractéristiques sont présentées ci-dessous.

a/ Variables d'entrée

a/ la transpiration:

Le circuit ne peut fonctionner que grâce à un ou plusieurs moteurs (ou générateurs électriques). Il s'agit avant tout de la transpiration foliaire, commandée par l'ouverture des stomates, et par la demande climatique. Le courant de transpiration correspondant au flux de sortie d'eau obligatoire est la variable d'entrée principale du modèle. L'ETR étant mesurée sur le couvert végétal, on considère que le courant de transpiration égale ce flux, rapporté à une plante (cf 1^{ère} Partie, Chapitre I, 2/b/ε/).

B/ le diamètre de tige:

Nous avons observé précédemment que le réservoir "phloème" était vraisemblablement alimenté par un courant de sève élaborée. Malheureusement, l'intensité délivrée par ce générateur est totalement inconnue car aucune mesure n'a été entreprise sur la sève élaborée. Le courant de sève élaborée ne peut donc être utilisé comme variable d'entrée. Toutefois, le courant recherché dans le circuit est celui qui sort du condensateur "phloème - tige". Il s'appréhende par la dérivée par rapport au temps de la charge électrique q_{ph} sortant du condensateur. Or celle-ci peut être considérée comme l'analogie électrique du volume d'eau V_{ph} retenu par le phloème et les tissus périphériques. Le courant issu du condensateur "phloème" I_{ph} peut donc être assimilé à une variation de volume d'eau subie par l'ensemble "phloème-tissus périphériques" par intervalle de temps. En supposant que le volume de cet ensemble est entièrement rempli d'eau, le courant de sève élaborée est alors directement relié à la variation de diamètre de la tige par rapport au temps car cette dernière explique en majorité les mouvements du phloème et des tissus périphériques (cf -CHAPITRE I-4/b/B/):

$$I_{ph} \leftrightarrow - \frac{\Delta V_{ph}}{\Delta t} = - \frac{\pi \cdot H_t \cdot \emptyset_t}{2} \cdot \frac{\Delta \emptyset_t}{\Delta t}$$

avec: I_{ph} = courant de participation du phloème/tige en $cm^3 \cdot h^{-1}$

H_t = hauteur totale de la tige (cm)

\emptyset_t = diamètre de tige pris au pied de la plante (cm)

t = temps (h)

(cf Annexe n°8)

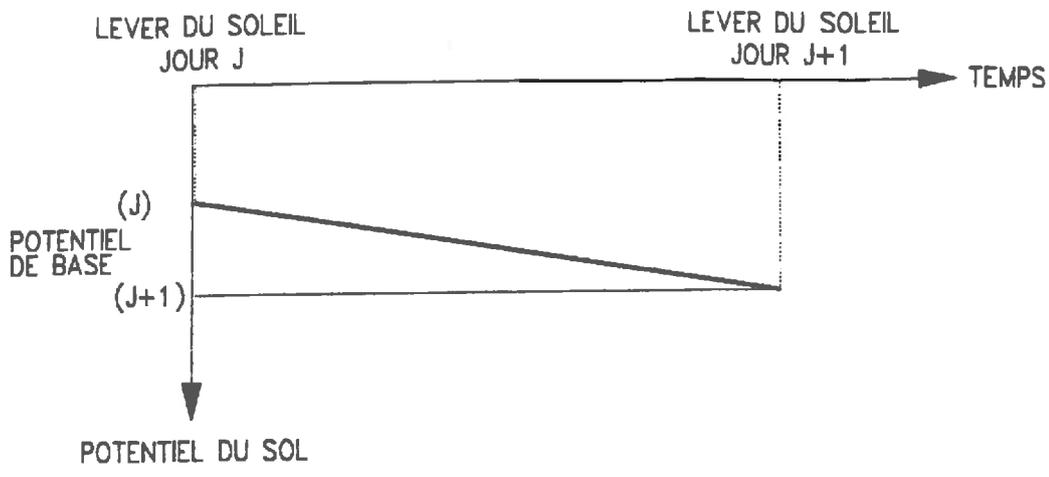
Rappelons que ce courant, ainsi défini, est certainement surestimé puisque l'on a supposé que toute la variation de dimension du phloème est causée uniquement par l'eau et que la section de la tige est surestimée en haut de la plante. En tout cas, la variation du diamètre de la tige qui est mesurée permet de remplacer avantageusement le terme de courant provenant du condensateur "phloème": elle est ainsi la deuxième variable d'entrée.

Γ/ le potentiel du sol:

Enfin, évoluant avec le dessèchement, le potentiel à l'absorption est une autre entrée obligatoire du système. Elle n'est cependant pas mesurée. On suppose alors que ce potentiel est directement relié au potentiel hydrique du sol au voisinage des racines par l'intermédiaire d'une résistance sol-plante et du courant d'absorption d'eau:

$$\Psi_{abs} - \Psi_{sol} = R_{sp} * Absorption$$

En fin de nuit, le potentiel du sol au voisinage des racines est considéré comme étant le potentiel d'équilibre avec la plante, c'est-à-dire le potentiel de base. Cette hypothèse est utilisée



SCHEMA n°9

par d'autres auteurs tels que KATERJI et al. (1986) mais elle est aussi justifiée par JENSEN et al. (1989). L'hypothèse revient à exprimer que ce potentiel évolue peu et uniquement linéairement au cours de la journée pour atteindre une nouvelle valeur de potentiel de base le lendemain à l'aube (cf schéma n°9).

Il est donc nécessaire de recalculer le potentiel du sol au voisinage des racines sur toute la journée à partir des valeurs de potentiel de base des jours J et J+1.

Ainsi, le potentiel du sol devient la troisième variable d'entrée et la résistance sol-plante un nouveau paramètre. Le générateur de tension est ainsi décalé vers le bas et se situe maintenant au niveau du sol. Cette hypothèse court-circuite les racines, ce qui signifie:

* soit qu'elles ne participent pas à la transpiration (ce qui est peu vraisemblable);

* soit qu'elles fonctionnent de façon identique au réservoir tige et dans ce cas, tige et racines s'unissent pour former un seul compartiment "tige-racines". Cette hypothèse est synonyme d'une résistance nulle entre racines et tige.

Cette dernière interprétation est très importante car elle permet de considérer la plante dans son ensemble (racines - tige - feuilles). Elle est donc utilisée par la suite en extrapolant toutefois au réservoir "tige + racines" la donnée d'entrée "courant de participation du réservoir -phloème-" et le paramètre "capacité -moelle-".

La capacité "moelle" est déterminée directement lors de l'ajustement des paramètres.

Le courant I_{ph} provenant du sous-réservoir "phloème" est fonction du diamètre total et de la longueur de la tige. Afin d'étendre ce courant au réservoir "tige + racines", on considère de façon arbitraire que l'ensemble des racines est équivalent à une seule grosse racine de diamètre et de structure interne (position du phloème par rapport au diamètre de tige) identiques à la tige et de longueur égale à la profondeur racinaire maximale (P_{max}). Ainsi:

$$I_{ph} \leftrightarrow - \frac{\Delta V_{ph}}{\Delta t} = - \frac{\pi \cdot (H_t + P_{max}) \cdot \emptyset_t}{2} \cdot \frac{\Delta \emptyset_t}{\Delta t}$$

avec: I_{ph} = courant de participation du phloème/tige en $cm^3 \cdot h^{-1}$

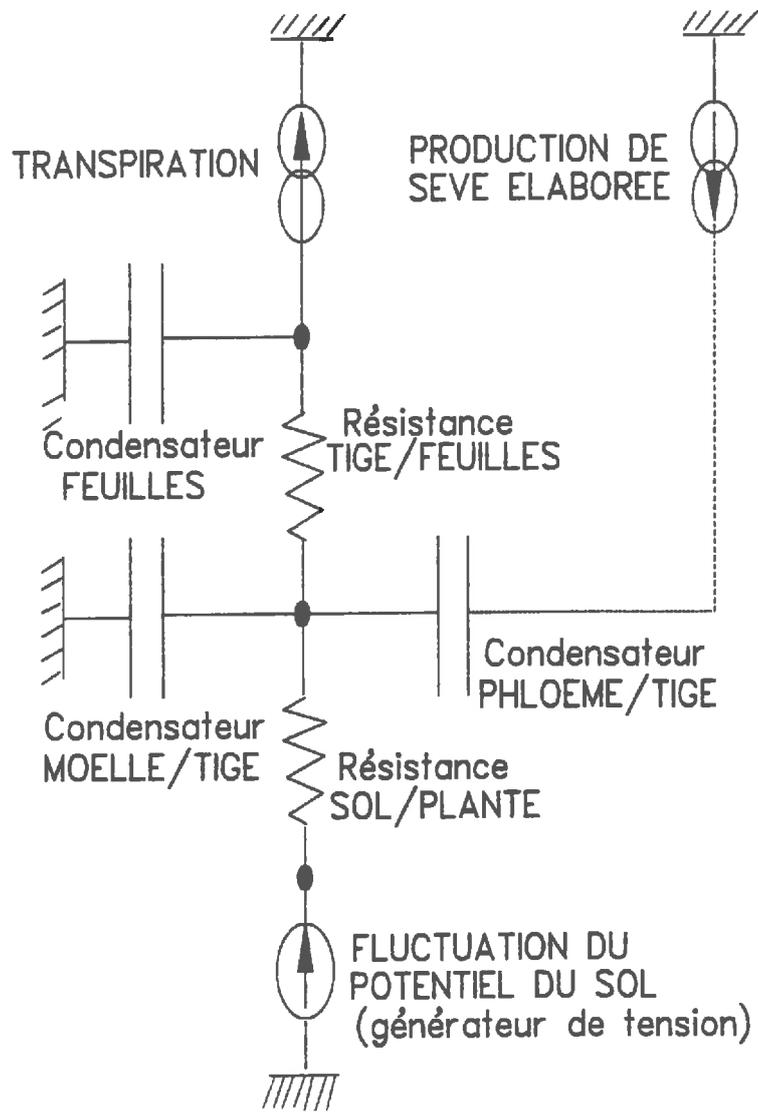
H_t = hauteur totale de la tige (cm)

P_{max} = profondeur maximale d'enracinement (cm)

\emptyset_t = diamètre de tige pris au pied de la plante (cm)

t = temps (h)

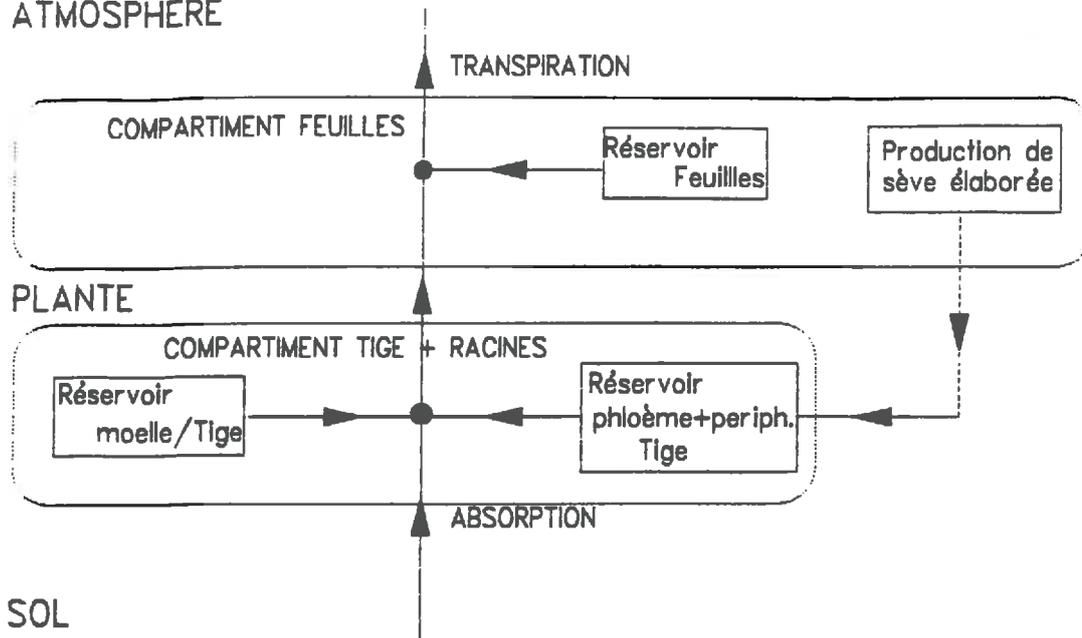
A l'issue de ces remarques, le schéma hydraulique général est légèrement modifié:



SCHEMA n°10

ATMOSPHERE

-81-



Le schéma électrique qui en découle est également modifié (cf schéma n°10).

En résumé, le modèle comporte 3 variables d'entrée

- * le flux de transpiration: I_{tr} ($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$) (ETR)
- * le diamètre de tige pris au pied de la plante: \varnothing_t (cm) et par conséquent le courant provenant du condensateur phloème (racines + tige): I_{ph} ($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$)
- * le potentiel de base ψ_{base} (MPa) aux jour J et J+1 et donc le potentiel du sol au voisinage des racines: V_s (MPa) ($E^{\circ} \text{sol}$)

b/ Variables de sortie:

Les variables de sorties sont les courants existants dans toutes les parties du circuit:

- * courant d'absorption d'eau: I_{abs} ($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$) (équivalent au débit de sève au collet)
- * courant de participation des différents réservoirs:
 - * feuilles: I_{fe} ($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$)
 - * moelle/tige: I_{mo} ($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$)
- * courant entre tige et feuilles dans le circuit principal: I_{int} ($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$)

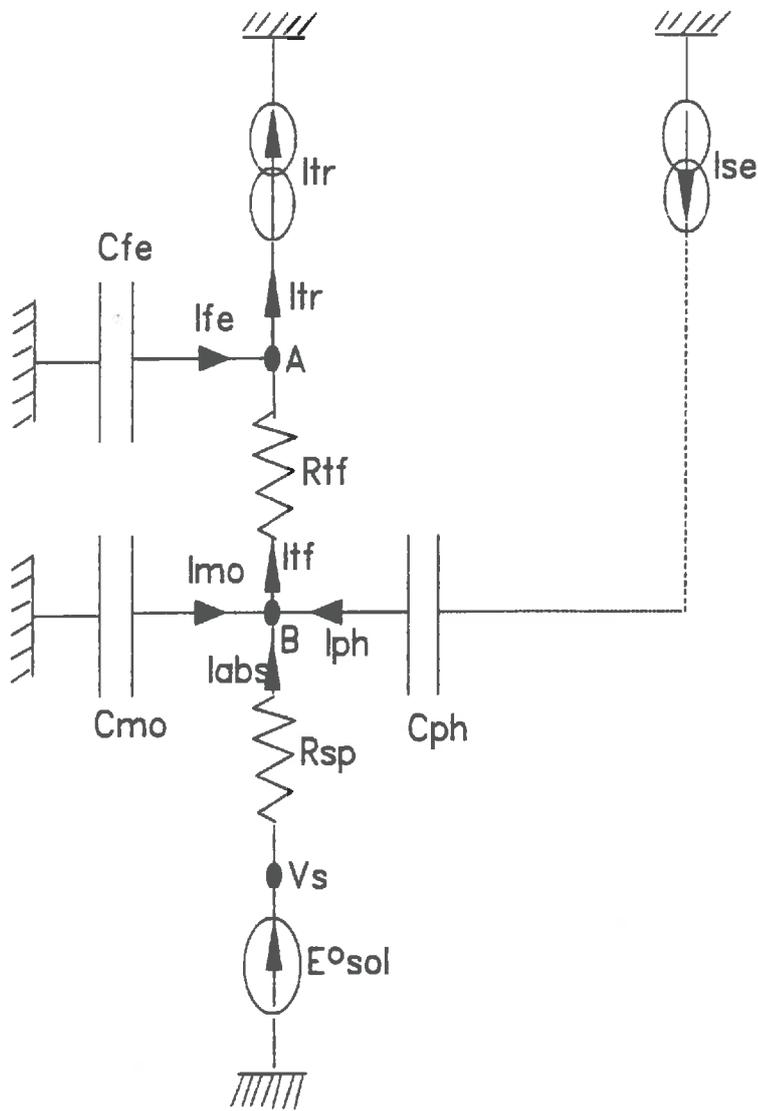
ainsi que le potentiel en plusieurs points:

- * potentiel foliaire: $V_{fe} = V_A$ (MPa) (ψ_{fe})
- * potentiel à l'absorption: $V_{abs} = V_B$ (MPa)

c/ Paramètres:

Les paramètres du modèle sont les valeurs des caractéristiques des composants branchés dans le circuit, à savoir:

- * la résistance entre tige et feuilles sur le circuit principal: R_{tf} (MPa/($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$))
- * la résistance entre sol et plante définie ci-dessus: R_{sp} (MPa/($\text{cm}^3 \cdot \text{h}^{-1}$))
- * les capacités des deux condensateurs:
 - * feuilles: C_{fe} ($\text{cm}^3 \cdot \text{MPa}^{-1}$)
 - * moelle (racines+tige): C_{mo} ($\text{cm}^3 \cdot \text{MPa}^{-1}$)



SCHEMA n°11

La capacité du troisième condensateur (C_{ph}) n'est pas nécessaire dans la résolution du système puisque le courant de sortie de celui-ci est une donnée d'entrée.

En conclusion, l'image du système "plante" utilisée pour le modèle est différente de celle décrite par KATERJI at al. (1983a) et JONES (1978). Le circuit électrique est composé de:

* 3 condensateurs différents mais de capacité constante au cours de la journée, rattachés au circuit principal par des résistances négligeables; le courant issu d'un des condensateurs est directement mesurable par la variation du diamètre de la tige;

* 2 résistances différentes et constantes dans le circuit principal.

Sa relative complexité est toutefois issue uniquement de l'analyse approfondie des relations entre les différents indicateurs hydriques.

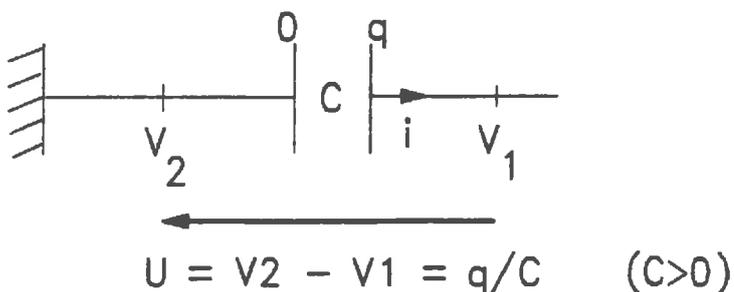
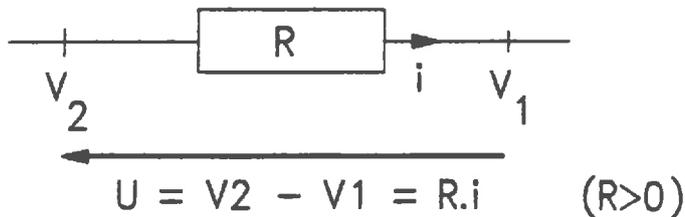
3/ Résolution du système

a/ L'équation différentielle du système:

Le schéma électrique analogue "plante" étant maintenant clairement représenté et annoté (cf schéma n°11), le système électrique peut être résolu en cherchant à obtenir les variables de sortie en fonction de celles d'entrée et des paramètres. Le système est composé d'équations s'attachant aux courants et d'autres aux tensions. Les noeuds et branches utilisés pour l'écriture de ces équations sont représentés au schéma n°11.

Remarque: Conventions employées pour les dipôles électriques:

Les courants circulants à travers les résistances et les condensateurs (lors d'une décharge) sont toujours positifs alors que les potentiels sont toujours négatifs. Afin d'obtenir des capacités et des résistances positives, il convient d'orienter convenablement le sens des tensions pour les deux types de dipôles:



Transcription du circuit électrique en système d'équations:

Noeuds: A: $I_{tr} = I_{tf} + I_{fe}$ (A)

B: $I_{tf} = I_{abs} + I_{mo} + I_{ph}$ (B)

Branches: 1: $E_0 \text{ sol} - R_{sp} \cdot I_{abs} + \frac{q_{mo}}{C_{mo}} = 0$ (1)

2: $E_0 \text{ sol} - R_{sp} \cdot I_{abs} - R_{tf} \cdot I_{tf} + \frac{q_{fe}}{C_{fe}} = 0$ (2)

Rappelons que I_{tr} , I_{ph} , $E_0 \text{ sol}$ sont les trois données d'entrée et que R_{sp} , R_{tf} , C_{fe} et C_{mo} sont les quatre paramètres.

Note: q_{ph} et I_{ph} sont directement reliés au diamètre et à sa variation (cf 2/a/ équation (0)) et sont donc considérées comme des variables d'entrée.

La résolution du système d'équations s'effectue par combinaison des équations pour obtenir une équation différentielle. Tous les termes inconnus sont alors exprimés en fonction de l'intensité du courant à l'absorption: I_{abs} .

* courant provenant du condensateur "moelle":

en dérivant (1), on obtient:

$$I_{mo} = C_{mo} \left[- \frac{dE_0 \text{ sol}}{dt} + R_{sp} \cdot \frac{dI_{abs}}{dt} \right] \quad (C)$$

* courant entre tige et feuilles:

$$(B) + (C) \implies I_{tf} = I_{abs} + C_{mo} \cdot \left[- \frac{dE_0 \text{ sol}}{dt} + R_{sp} \cdot \frac{dI_{abs}}{dt} \right] + I_{ph} \quad (D)$$

* courant provenant du condensateur "feuilles":

$$(A) + (B) \implies I_{fe} = I_{tr} - I_{abs} - I_{mo} - I_{ph}$$

En remplaçant I_{mo} par son correspondant issu de l'équation (C), on obtient:

$$I_{fe} = I_{tr} - I_{abs} - C_{mo} \cdot \left[- \frac{dE_0 \text{ sol}}{dt} + R_{sp} \cdot \frac{dI_{abs}}{dt} \right] - I_{ph} \quad (E)$$

Pour obtenir l'équation différentielle, il suffit alors de dériver l'équation (2) par rapport au temps:

$$\frac{dE_{0 \text{ sol}}}{dt} - R_{sp} \cdot \frac{dI_{abs}}{dt} - R_{tf} \cdot \frac{dI_{tf}}{dt} + \frac{1}{C_{fe}} \cdot I_{fe} = 0$$

et on remplace les courants I_{tf} et I_{fe} par leur correspondant issu des équations (D) et (E):

$$\begin{aligned} \frac{dE_{0 \text{ sol}}}{dt} - R_{sp} \frac{dI_{abs}}{dt} - R_{tf} \left[\frac{dI_{abs}}{dt} + C_{mo} \left[- \frac{d^2 E_{0 \text{ sol}}}{dt^2} + R_{sp} \frac{d^2 I_{abs}}{dt^2} \right] + \frac{dI_{ph}}{dt} \right] \\ + \frac{1}{C_{fe}} \left[I_{tr} - I_{abs} - C_{mo} \left[- \frac{dE_{0 \text{ sol}}}{dt} + R_{sp} \frac{dI_{abs}}{dt} \right] - I_{ph} \right] = 0 \end{aligned}$$

Cette équation se présente sous la forme d'une équation différentielle du second ordre en I_{abs} :

$$A \cdot \frac{d^2 I_{abs}}{dt^2} + B \cdot \frac{dI_{abs}}{dt} + C \cdot I_{abs} = D(t) \quad (3)$$

où: $A = C_{mo} \cdot R_{sp} \cdot R_{tf}$

$$B = R_{sp} \cdot \left[1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right] + R_{tf}$$

$$C = \frac{1}{C_{fe}}$$

$$\begin{aligned} D(t) = \frac{I_{tr}}{C_{fe}} + \left[1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right] \cdot \frac{dE_{0 \text{ sol}}}{dt} + C_{mo} \cdot R_{tf} \cdot \frac{d^2 E_{0 \text{ sol}}}{dt^2} \\ - \frac{1}{C_{fe}} \cdot I_{ph} - R_{tf} \cdot \frac{dI_{ph}}{dt} \end{aligned}$$

b/ Résolution:

Les termes A, B et C sont des constantes mais D est une somme de termes qui évoluent au cours du temps. Afin de résoudre beaucoup plus facilement l'équation différentielle, on suppose le terme D constant sur un pas de temps donné. Ce dernier correspond à l'intervalle de temps séparant deux mesures: $\Delta t'$. Ceci signifie que les cinétiques de toutes les variables d'entrée se présentent sous forme d'escalier. Cette approximation sous-entend le fait qu'un pas de temps très fin conduit à des résultats beaucoup plus justes.

L'hypothèse a pour conséquence de rendre constants I_{tr} , I_{ph} , $\frac{dE_0 \text{ sol}}{dt}$, ce qui implique: $\frac{d^2 E_0 \text{ sol}}{dt^2} = \frac{dI_{ph}}{dt} = 0$, d'où une première simplification.

Les paramètres C_{mo} , R_{sp} et R_{tf} sont considérés comme étant différents de zéro. Les cas particuliers où ils pourraient être nuls sont étudiés à part.

a/ Détermination du courant d'absorption I_{abs} :

L'équation différentielle est résolue par une solution générale de l'équation (3) sans second membre, additionnée d'une solution particulière très simple.

* Solution générale de l'équation (3) sans second membre (D=0):

On associe à cette équation l'équation caractéristique:

$$A.r^2 + B.r + C = 0 \quad (3bis)$$

et on cherche les solutions de l'équation (3) sans second membre sous la forme: $I_{abs} = \exp^{(rt)}$.

On démontre que, en remplaçant A, B et C par leur correspondant, le discriminant de l'équation caractéristique est toujours strictement positif (cf Annexe n°9). L'équation caractéristique possède deux solutions distinctes:

$$\alpha = \frac{-B + \sqrt{\Delta}}{2A} \quad \beta = \frac{-B - \sqrt{\Delta}}{2A}$$

La solution générale de l'équation (3) sans second membre s'écrit donc:

$$I_{abs} = \lambda \cdot \exp^{\alpha t} + \mu \cdot \exp^{\beta t}$$

où λ et μ sont des constantes qui seront déterminées grâce aux conditions initiales de chaque intervalle de temps.

* Solution particulière de l'équation (3) complète:

Elle est recherchée sous la forme d'une constante: $I_{abs} = I$

En remplaçant dans (3), on obtient:

$$0 + 0 + C \cdot I = D \quad \Rightarrow \quad I = \frac{D}{C} = I_{tr} - I_{ph} + C_{fe} \cdot \left[1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right] \cdot \frac{dE_0 \text{ sol}}{dt}$$

La solution complète de l'équation (3) s'écrit donc:

$$I_{abs} = I_{tr} - I_{ph} + C_{fe} \cdot \left[1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right] \cdot \frac{dE_{0\ sol}}{dt} + \lambda \cdot \exp^{\alpha t} + \mu \cdot \exp^{\beta t}$$

Comme pour le courant de transpiration et celui provenant du condensateur "phloème/Tige", on peut faire l'hypothèse que le potentiel du sol, déjà peu variable dans la journée, est constant sur l'intervalle de temps utilisé. Sa dérivée par rapport au temps (dE_{0sol}/dt) est donc nulle et le courant d'absorption se simplifie:

$$I_{abs} = I_{tr} - I_{ph} + \lambda \cdot \exp^{\alpha t} + \mu \cdot \exp^{\beta t} \quad (4)$$

β / Détermination des autres inconnues:

* courant I_{mo} : (C) ==>

$$I_{mo} = C_{mo} \cdot R_{sp} \cdot \left[\alpha \cdot \lambda \cdot \exp^{\alpha t} + \beta \cdot \mu \cdot \exp^{\beta t} \right] \quad (5)$$

* courant I_{tf} : (D) ==>

$$I_{tf} = I_{tr} + \lambda \left[C_{mo} R_{sp} \alpha + 1 \right] \cdot \exp^{\alpha t} + \mu \left[C_{mo} R_{sp} \beta + 1 \right] \cdot \exp^{\beta t} \quad (6)$$

* courant I_{fe} : (E) ==>

$$I_{fe} = -\lambda \left[C_{mo} R_{sp} \alpha + 1 \right] \cdot \exp^{\alpha t} - \mu \left[C_{mo} R_{sp} \beta + 1 \right] \cdot \exp^{\beta t} \quad (7)$$

* potentiel au point A:

$$V_A = V_s - R_{sp} \cdot I_{abs} - R_{tf} \cdot I_{tf}$$

$$\begin{aligned} <==> V_A = V_s - (R_{sp} + R_{tf}) \cdot I_{tr} + R_{sp} \cdot I_{ph} \\ & - \lambda \left[C_{mo} R_{tf} R_{sp} \alpha + R_{sp} + R_{tf} \right] \cdot \exp^{\alpha t} - \mu \left[C_{mo} R_{tf} R_{sp} \beta + R_{sp} + R_{tf} \right] \cdot \exp^{\beta t} \quad (8) \end{aligned}$$

* potentiel au point B:

$$V_B = V_s - R_{sp} \cdot I_{abs}$$

$$<==> V_B = V_s - R_{sp} \cdot \left[I_{tr} - I_{ph} + \lambda \cdot \exp^{\alpha t} + \mu \cdot \exp^{\beta t} \right] \quad (9)$$

Remarque sur le temps t:

Les inconnues sont déterminées dans un intervalle de temps où les variables d'entrée sont considérées comme constantes. Le temps t , exprimé en heures, est compris entre zéro et la durée totale de l'intervalle de temps noté Δt^0 . Toutes les formules démontrées ci-dessus sont donc valables quelque soit t compris entre 0 et Δt^0 . Afin de rapprocher au niveau temps les variables d'entrée et de sortie, le temps t doit correspondre à une heure proche de l'heure de mesure des données d'entrée. Si le pas de temps de mesure est constant, t est égal à la moitié de la durée totale de l'intervalle de temps. S'il ne l'est pas, t évolue avec la disymétrie de cet intervalle de temps. Etant donné la relative régularité du pas de temps, on considère que:

$$t = \frac{\Delta t^0}{2}$$

c/ Etude des cas particuliers:

Nous avons vu ci-dessus que le système se résoud de façon différente si C_{mo} , R_{sp} ou R_{tf} sont nuls.

Par définition, la capacité C_{mo} (tout comme la capacité C_{fe}) n'est pas nulle.

Lorsque la plante est en situation hydrique satisfaisante, la résistance "sol-plante" est nulle, d'où l'étude de ce cas particulier. En revanche, la résistance R_{tf} ne peut être nulle dans ce cas car le potentiel hydrique diminue avec l'augmentation du débit de sève (cf graphique n°5); R_{tf} n'est donc pas nulle a fortiori dans tous les cas.

En conditions hydriques non limitantes, la résistance sol-plante étant nulle, l'équation différentielle en I_{abs} devient:

$$R_{tf} \cdot \frac{dI_{abs}}{dt} + \frac{1}{C_{fe}} \cdot I_{abs} = \frac{1}{C_{fe}} (I_{tr} - I_{ph})$$

La résolution s'effectue comme ci-dessus grâce à une solution générale additionnée d'une solution particulière:

$$I_{abs} = K \cdot \exp\left[\frac{t}{R_{tf} \cdot C_{fe}}\right] + I_{tr} - I_{ph}$$

K est déterminé par les conditions initiales:

$$t = 0 \implies K = I_{abs}^0 - I_{tr} + I_{ph}$$

Ainsi: * $I_{mo} = 0$

* $I_{tf} = I_{abs} + I_{ph} = K \cdot \exp\left[\frac{t}{R_{tf} \cdot C_{fe}}\right] + I_{tr}$

* $I_{fe} = I_{tr} - I_{abs} - I_{ph} = -K \cdot \exp\left[\frac{t}{R_{tf} \cdot C_{fe}}\right]$

* $V_A = V_s - R_{tf} \cdot I_{tf} = V_s - K \cdot R_{tf} \cdot \exp\left[\frac{t}{R_{tf} \cdot C_{fe}}\right] - R_{tf} \cdot I_{tr}$

* $V_B = V_s$

d/ Détermination des paramètres et constantes dans le cas général

α/ détermination des constantes λ et μ:

Les conditions initiales sur chaque variable au début de l'intervalle de temps étudié permettent de calculer systématiquement les deux constantes λ et μ. Elles nécessitent deux équations. Les plus simples sont celles permettant de calculer I_{abs} et I_{mo} . Cependant I_{mo} n'est pas mesuré. Or, il est nécessaire de disposer de deux variables de sortie du modèle pour déterminer les paramètres dans la suite de la résolution. Le débit de sève, équivalent du courant à l'absorption I_{abs} , et le potentiel hydrique foliaire, équivalent du potentiel V_A sont les deux seules mesures supplémentaires effectuées qui peuvent jouer ce rôle:

à $t = 0$:

$$\begin{cases} I_{abs}^0 = I_{tr} - I_{ph} + \lambda + \mu \\ V_A^0 = V_s - (R_{sp} + R_{tf}) \cdot I_{tr} + R_{sp} \cdot I_{ph} \\ - \lambda \left[C_{mo} R_{tf} R_{sp}^\alpha + R_{sp} + R_{tf} \right] - \mu \left[C_{mo} R_{tf} R_{sp}^\beta + R_{sp} + R_{tf} \right] \end{cases}$$

<==>

$$\begin{cases} \lambda + \mu = Z \\ A\lambda + B\mu = T \end{cases}$$

avec $.Z = I_{abs}^0 - I_{tr} + I_{ph}$

$.T = V_s - (R_{sp} + R_{tf}) \cdot I_{tr} + R_{sp} \cdot I_{ph} - V_A^0$

$.A = C_{mo} \cdot R_{tf} \cdot R_{sp}^\alpha + R_{sp} + R_{tf}$

$.B = C_{mo} \cdot R_{tf} \cdot R_{sp}^\beta + R_{sp} + R_{tf}$

Le déterminant de ce système d'équation étant non nul:

$$B - A = C_{mo} \cdot R_{tf} \cdot R_{sp} \cdot (\beta - \alpha) = - C_{mo} \cdot R_{tf} \cdot R_{sp} \cdot \frac{\sqrt{\Delta}}{A} \neq 0 \quad (\text{cf } b/a/)$$

alors
$$\lambda = \frac{B \cdot Z - T}{B - A} \quad \text{et} \quad \mu = \frac{T - A \cdot Z}{B - A}$$

Les constantes λ et μ sont donc obtenues pour chaque intervalle de temps à partir des conditions initiales sur I_{abs} et V_A . Afin de maintenir une continuité de résultats entre les intervalles de mesure i tout au long de la journée, I_{abs}^o et V_A^o (déterminés à $t = 0$) sont considérés identiques aux valeurs finales ($t = \Delta t^o$) de l'intervalle précédent:

$$\begin{cases} I_{abs}^o(t_i = 0) = I_{abs}(t_{i-1} = \Delta t^o) \\ V_A^o(t_i = 0) = V_A(t_{i-1} = \Delta t^o) \end{cases}$$

β / détermination des paramètres du modèle:

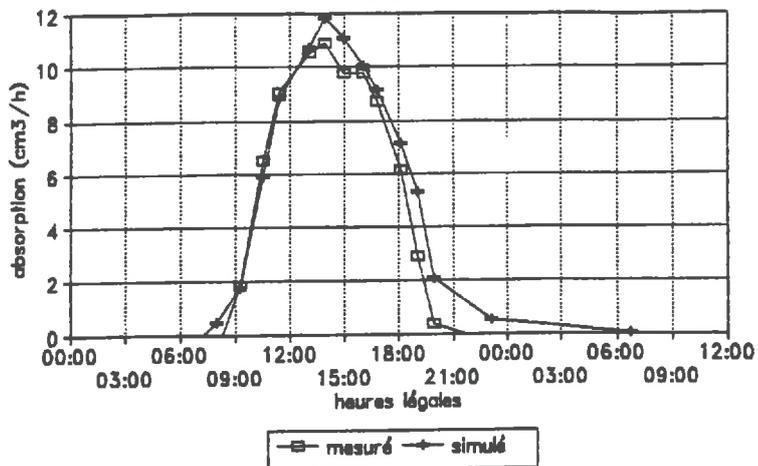
Au début de l'analyse du modèle, quatre paramètres ont été définis: deux résistances et deux capacités. Dans les calculs, les capacités apparaissent uniquement sous la forme du rapport C_{mo} / C_{fe} et de la capacité C_{mo} . Ainsi, les capacités seront dorénavant déterminées sous cette forme. Toutefois, aucun paramètre n'est mesuré. En revanche, le potentiel hydrique foliaire ainsi que le débit de sève ont été régulièrement mesurés tout au long des campagnes de 1990 et 1991.

Les quatre paramètres sont ainsi déterminés manuellement en minimisant le carré des écarts entre le potentiel foliaire simulé et mesuré ainsi que entre l'absorption simulée et le débit de sève mesuré, et ceci cumulé sur la journée J étudiée. On suppose ainsi bien évidemment que les paramètres sont constants mis à part R_{tf} qui offre une singularité à 8h30 et 20h30 (cf -CHAPITRE I-4/b/):

$$R_{sp}, R_{tf}, \frac{C_{mo}}{C_{fe}}, C_{mo} \quad / \quad \begin{cases} \sum_J (V_A \text{ sim} - \Psi_{fe})^2 \quad \min \\ \sum_J (I_{abs} \text{ sim} - D_{sève})^2 \quad \min \end{cases}$$

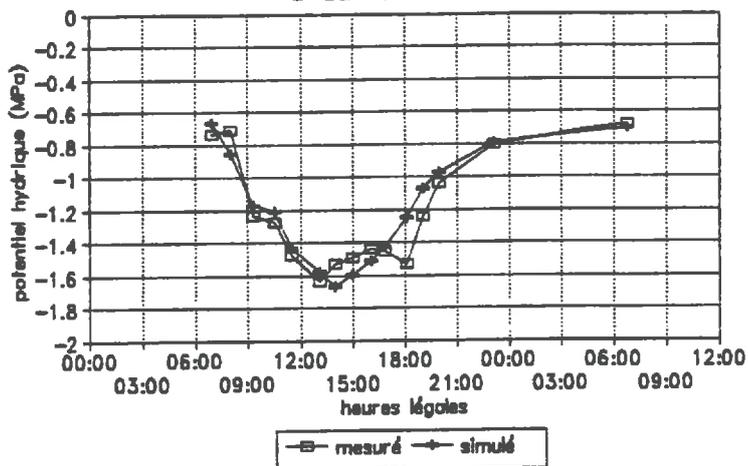
La détermination des quatre paramètres a été entreprise pour quatre journées en 1990 sur le traitement "stress" afin d'observer d'éventuelles évolutions de ceux-ci au cours du dessèchement.

Flux d'absorption d'eau 3 SEPTEMBRE 1990



GRAPHIQUE n°15A

Potentiel hydrique foliaire 3 SEPTEMBRE 1990



GRAPHIQUE n°15B

Auteurs	Résistance plante
JONES (1978) Blé	11.9 à 18.9
BLACK (1979b) Tournesol	2.8 à 5.6
KATERJI (1983) Luzerne	2.5
KATERJI (1986) Pomme de Terre	1.1 à 1.9
VANDERCHMITT (1992) Soja	6.3 (1990) 10.5 (1991)

La surface foliaire moyenne dans le cas du soja est de:
790 cm² en 1990 et 1320 cm² en 1991

Tableau n°3: Résistance totale équivalente pour la plante par différents auteurs
exprimée en MPa.h/mm

Remarque sur le débit de sève:

L'étalonnage des paramètres utilisés dans le modèle emploie des données de débit de sève. Si ces valeurs ont été considérées comme satisfaisantes en valeur relative, elles ne peuvent être employées directement en valeur réelle (cf 1^{ère} partie). De ce fait, il a été choisi d'adapter l'échelle de débit de sève à celle de transpiration en considérant qu'entre 16 et 18 heures, transpiration et absorption sont égales (cf -CHAPITRE I-/3/b/) quelque soit l'état hydrique de la plante (cf Annexe n°10).

Les ajustements sont les suivants:

DATE	Rsp	Rtf jour*	Rtf nuit*	Cmo/Cfe	Cmo	r ² ABS **	r ² POT **
03-Sep-90	0.06	0.02	0.10	2	8	0.98	0.89
06-Sep-90	0.09	0.02	0.10	2	6	0.94	0.81
10-Sep-90	0.10	0.02	0.10	2	4	0.97	0.56
13-Sep-90	0.40	0.02	0.10	2	2	0.21	0.22

* jour = 8h30 --> 20h30 ; nuit = 0h --> 8h30 et 20h30 --> 24h
Ce brusque changement de résistance est établi ici suite à l'interprétation de la relation entre potentiel foliaire et débit de sève au Chapitre I, A/ 2/ b/ et A/ 4/ b/.

** r² = coefficient de corrélation entre valeurs simulées et valeurs observées sur un échantillon d'environ 15 valeurs. Ce coefficient chute en fin de campagne car les journées sont très chahutées au niveau de la demande climatique et car les valeurs sont très faibles et sujettes à plus d'erreur.

Conformément au coefficient de corrélation élevé, les graphiques n°15A et 15B montrent que l'ajustement est très satisfaisant sur l'absorption et le potentiel foliaire.

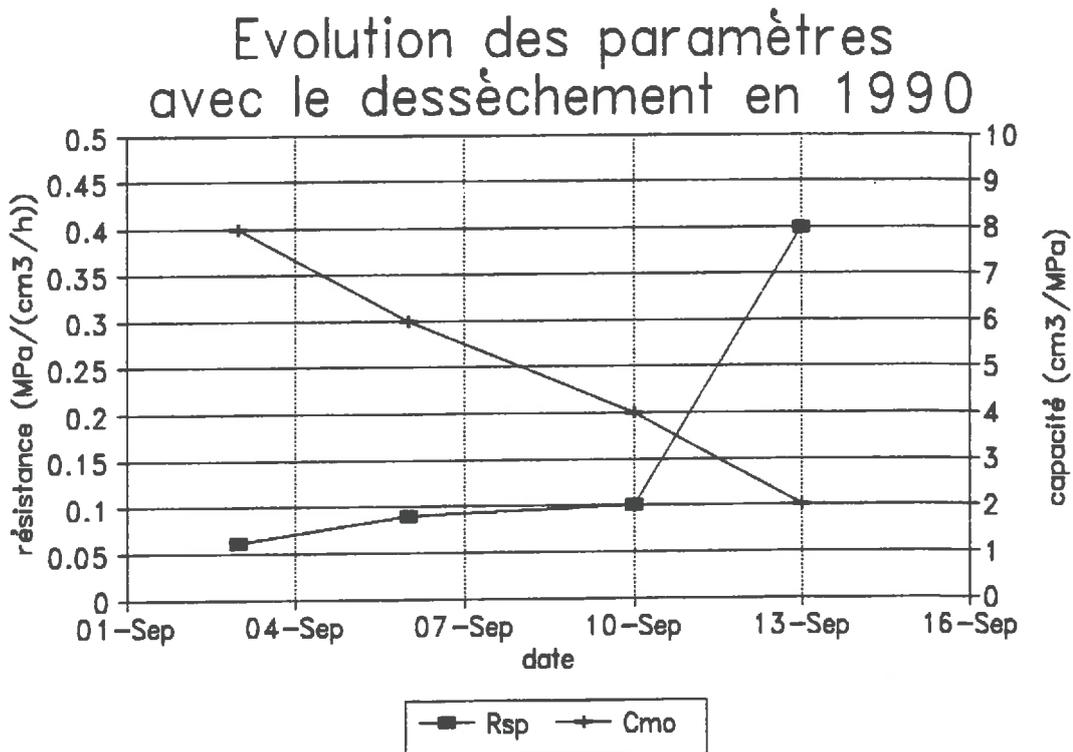
Les résistances sont relativement voisines lorsque R_{tf} est considérée de nuit. En revanche, la résistance "tige-feuilles" est presque nulle de jour, ce qui ne fait intervenir approximativement que la résistance "sol-plante" dans le transfert d'eau vertical. Ce résultat est retrouvé par EAVIS et TAYLOR (1979). Lors du dessèchement, l'ajustement indique une augmentation de la seule résistance "sol-plante", ce qui est retrouvé par d'autres auteurs (BLACK, 1979b, KATERJI et al., 1986).

La résistance totale obtenue grâce à l'ajustement, rapportée à l'unité de surface foliaire et exprimée en MPA.h.mm⁻¹ est dans la moyenne de celles obtenues par d'autres auteurs (cf tableau n°3; JONES, 1978; BLACK, 1979b; KATERJI et al., 1983a et 1986)

En revanche, les informations recueillies sur les capacités des deux réservoirs étudiés sont originales: la capacité de la moelle du compartiment "tige + racines" est toujours deux fois plus élevée que celle des feuilles rassemblées, même si la capacité en elle-même diminue au cours du dessèchement. Ce

Auteurs	Capacité feuille	Capacité plante
JONES (1978) Blé	0.03 à 0.05	0.2 à 0.32
KATERJI (1983) Luzerne		1.7
KATERJI (1986) Pomme de Terre		0.8 à 1.7
CRUIZIAT (1989) Tournesol	0.002 à 0.02	
VANDERCHMITT (1992) Soja	0.05 à 0.01 (1990) 0.03 à 0.008 (1991)	0.15 à 0.04 (1990) 0.09 à 0.02 (1991)

Tableau n°4: Capacités du réservoir "feuilles" et du réservoir totale "plante"
exprimées en mm/MPa



GRAPHIQUE n°16

résultat vient en complément de ceux donnés par CRUIZIAT (1974) sur Tournesol et Haricot, et WARING et RUNNING (1978) sur Pin DOUGLAS.

La capacité du réservoir feuilles ainsi que la capacité totale liée à la plante, rapportées à l'unité de surface foliaire et exprimées en mm.MPa^{-1} , sont également du même ordre de grandeur que celles fournies par l'étude bibliographique (cf tableau n°4; JONES, 1978; KATERJI et al., 1983a et 1986; CRUIZIAT, 1989).

La réduction de la capacité semble linéaire dans le temps mais l'augmentation de résistance apparaît plutôt exponentielle (cf graphique n°16). La liaison de ces paramètres avec un critère de stress n'a pas été développée en raison de la divergence de ceux-ci en fin de campagne et donc d'un choix de l'un d'entre eux rendu trop arbitraire.

Enfin, l'ajustement manuel des paramètres s'est révélé d'une grande sensibilité pour les résistances et plus faible pour les capacités. La sensibilité des résistances s'observe sur l'amplitude de variation du potentiel foliaire et sur la disymétrie de la courbe d'absorption tandis que la sensibilité des capacités se remarque uniquement sur la disymétrie des cinétiques journalières des deux indicateurs (cf graphiques n°17A, 17B et 18A, 18B). L'augmentation du rapport de capacités (C_{m0}/C_{fe}) a un effet identique à l'augmentation de la seule capacité C_{m0} .

Le modèle étant entièrement établi, il est intéressant d'analyser maintenant l'ensemble des résultats fournis par celui-ci.

4/ Les sorties du modèle

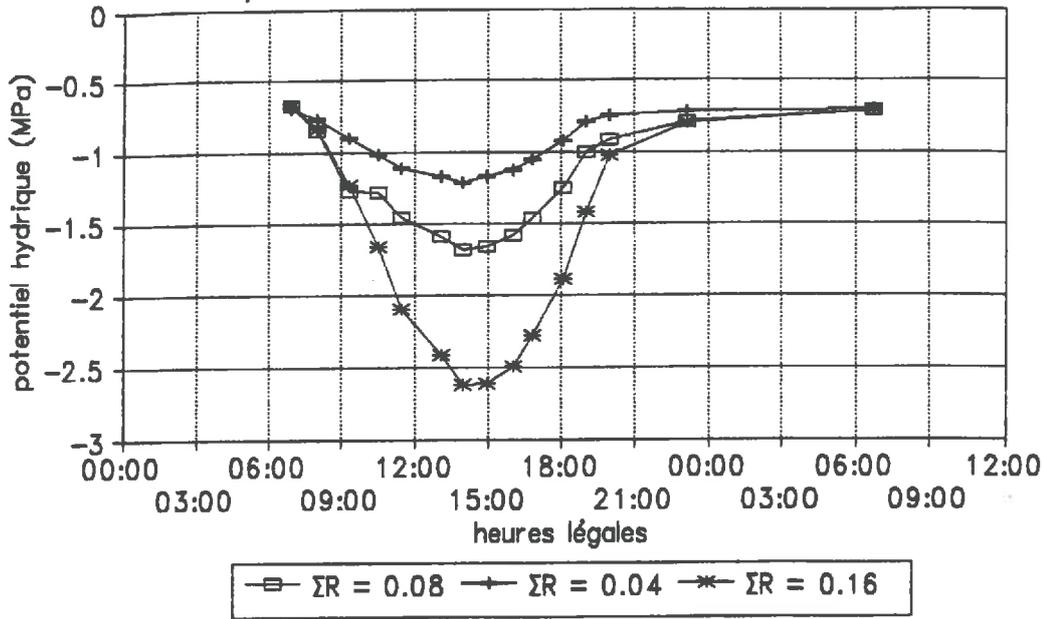
L'étude est relativement succincte mais elle a pour but d'apprécier la validité et les intérêts du modèle.

a/ Etude des flux de circulation d'eau et des gradients de potentiel dans la plante:

L'étude comparative a été entreprise sur la journée du 3 Septembre 1990 où l'ajustement a été le plus satisfaisant.

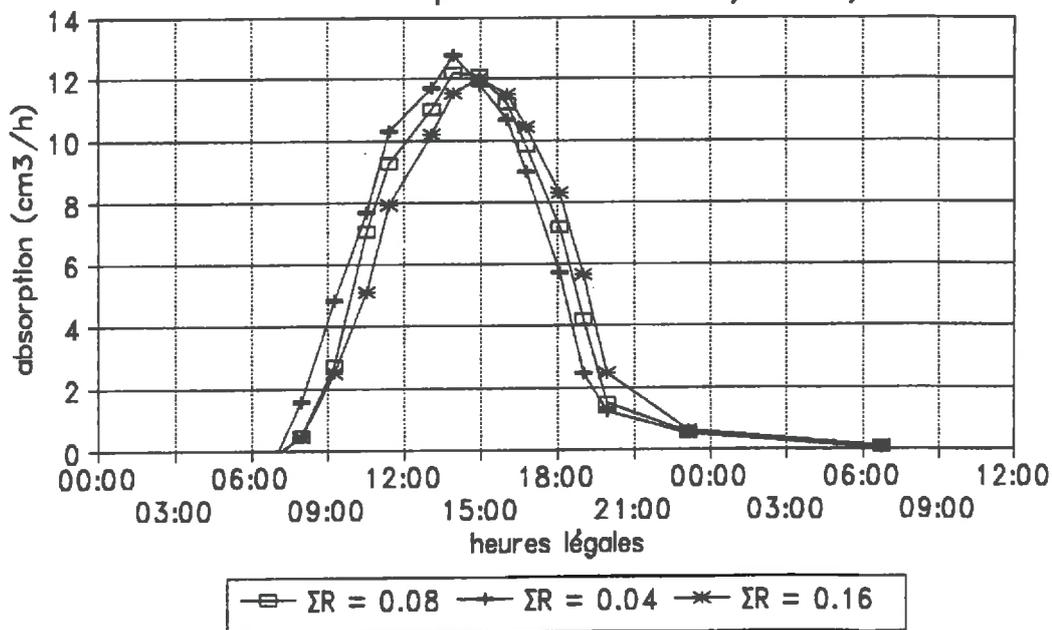
* Le graphique n°19A indique une faible participation des différents réservoirs (feuilles, tige et racines) vis à vis du flux d'eau principal provoqué par la transpiration. On note clairement sur ce graphique que ces participations permettent d'ajuster en permanence l'absorption à la transpiration. Le 3 Septembre 1990, la simulation indique une participation de tous les réservoirs cumulés le matin d'environ 15%. Cette participation est la plus forte pendant les trois premières heures après l'aube puis s'atténue. Ce résultat est différent de celui obtenu par KATERJI et al. (1983b) pour qui la participation est la plus élevée que 5-6 heures après le lever du soleil. Cette différence provient de l'interprétation différente de la relation "potentiel-transpiration", et donc du changement de résistance "tige-feuilles" en début de matinée. En revanche, la cinétique de remplissage des réservoirs semble identique chez KATERJI et al. (1983b) avec un pic vers 19h (heure locale), juste avant le coucher du soleil.

Sensibilité de la résistance totale sur le potentiel foliaire le 03/09/90



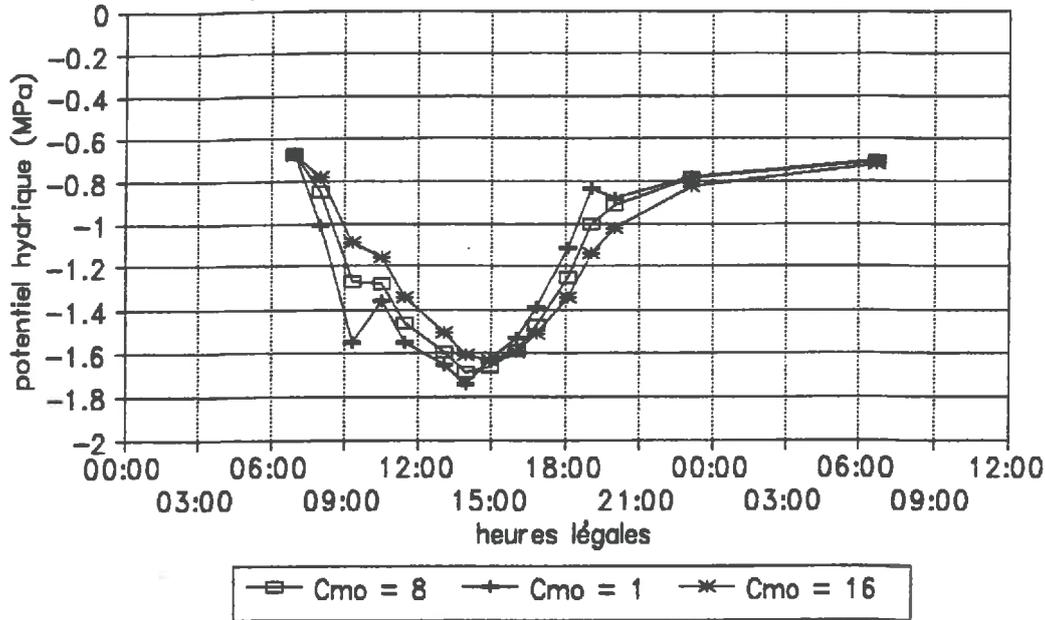
GRAPHIQUE n°17A

Sensibilité de la résistance totale sur l'absorption le 03/09/90



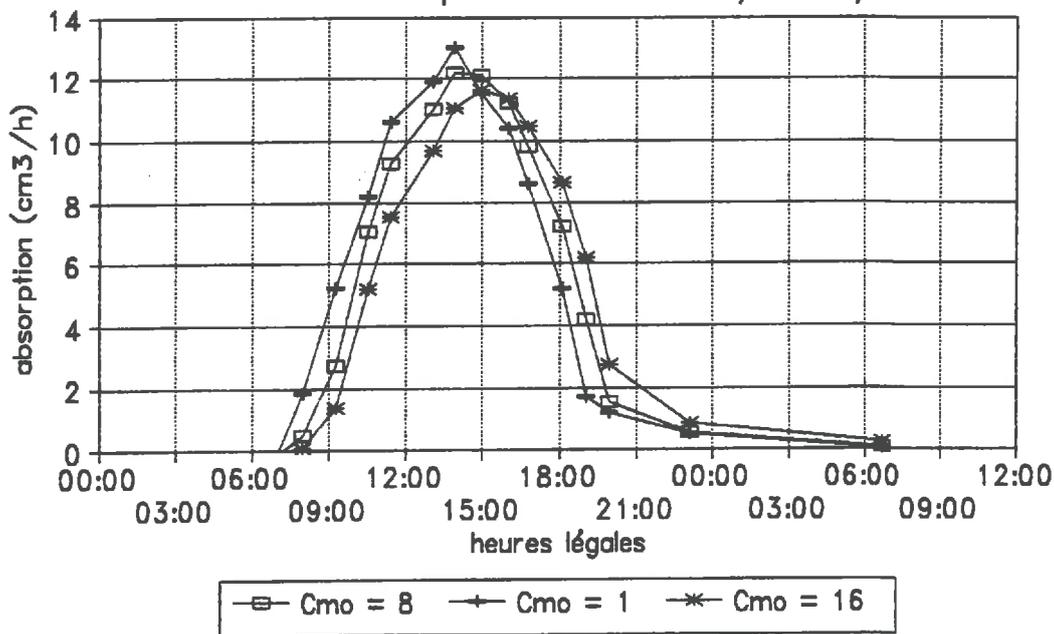
GRAPHIQUE n°17B

Sensibilité de la capacité de la moelle sur le potentiel foliaire le 03/09/90



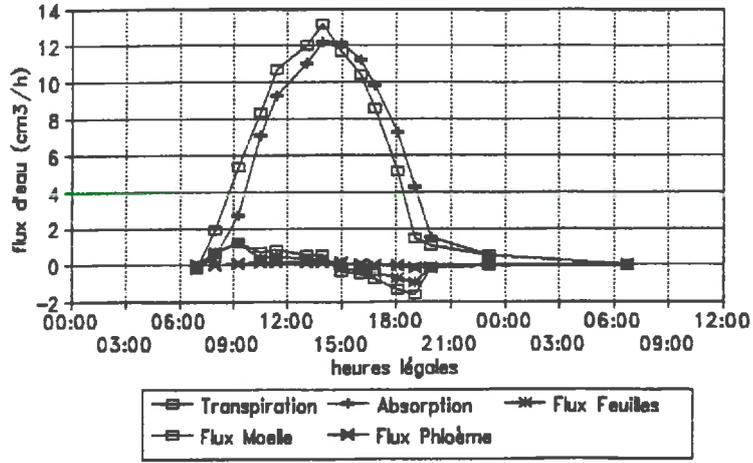
GRAPHIQUE n°18A

Sensibilité de la capacité de la moelle sur l'absorption le 03/09/90



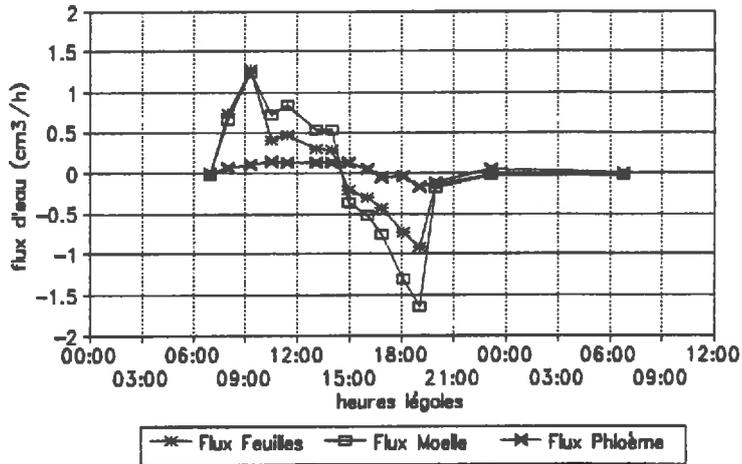
GRAPHIQUE n°18B

Cinétiques simulées de flux d'eau 3 SEPTEMBRE 1990



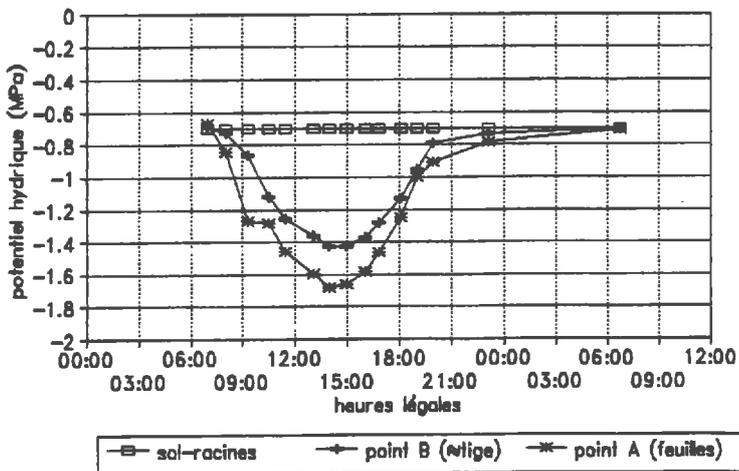
GRAPHIQUE n°19A

Participation des différents réservoirs 3 SEPTEMBRE 1990



GRAPHIQUE n°19B

Cinétiques simulées de potentiel 3 SEPTEMBRE 1990



GRAPHIQUE n°20

Lorsque l'on détaille les différentes participations, on remarque un très faible flux provenant du phloème (cf graphique n°19B). La moelle du compartiment "tige+racines" et l'ensemble des feuilles constituent donc la majeure partie des réservoirs de la plante (dans une proportion voisine du rapport de capacités donné en tant que paramètre). En considérant uniquement ce modèle sur le soja comme un outil de prévision de l'absorption et du potentiel foliaire, le courant provenant du condensateur "phloème" peut donc être supprimé, ce qui réduit alors à deux les variables d'entrée du modèle.

* Quant aux potentiels hydriques simulés, le graphique n°20 montre clairement que le potentiel au point B est proche de celui au point A (0.2 MPa d'écart environ en milieu de journée). Le point B est physiquement difficile à définir car il se situe dans le xylème entre racines et tige. Toutefois, la remarque énoncée ci-dessus signifie que le potentiel du xylème à ce niveau est plus proche du potentiel foliaire que du potentiel du sol au voisinage des racines. Ainsi, le modèle montre que les valeurs de potentiel hydrique de tige sont voisines de celles du potentiel foliaire. Malgré l'imprécision du lieu d'affectation sur la tige du potentiel au point B, le modèle fournit ainsi un ordre de grandeur du potentiel de tige, ce qui est fort utile pour la mesure de celui-ci par microspectromètres (cf 1^{ère} partie -CHAPITRE I-2/a/).

b/ Etude de la relation potentiel foliaire / absorption:

La simulation du potentiel foliaire et du débit de sève ne permet pas de retrouver actuellement le type de relation obtenue précédemment (-CHAPITRE I-2/b/). Le 3 Septembre 1990, la relation ne comporte presque pas d'hystérésis mais sa forme ne correspond pas vraiment à deux segments de droite (cf graphique n°21A). Le 6 Septembre, une hystérésis apparaît mais uniquement le matin et en sens opposée à celle obtenue par la mesure (cf graphique n°21B).

Deux hypothèses sont avancées pour expliquer la divergence entre valeurs simulées et valeurs réelles sur cette relation:

* Les paramètres ne sont pas constants au cours de la journée. Les capacités n'ont que peu d'effet sur la relation car elles agissent sur la disymétrie des cinétiques de manière identique pour le potentiel ou pour l'absorption. Seules les résistances R_{tf} et R_{sp} seraient donc susceptibles d'évoluer dans la journée afin de rétablir une relation entre débit de sève et potentiel foliaire correcte.

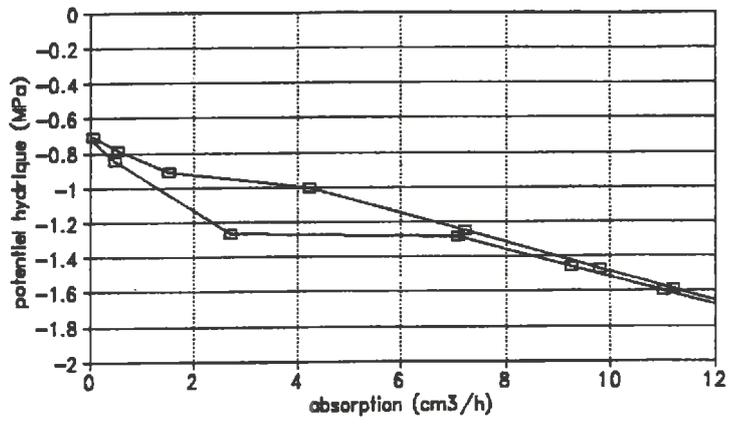
* Toutefois, une résistance variable au cours de la journée peut être synonyme de mécanismes physiologiques différents de ceux décrits précédemment. Dans ce cas, le schéma électrique associé à la plante est inexact et il doit être révisé.

c/ Validation du modèle sur des données acquises en 1991:

La validation n'a pu être entreprise de façon satisfaisante en raison:

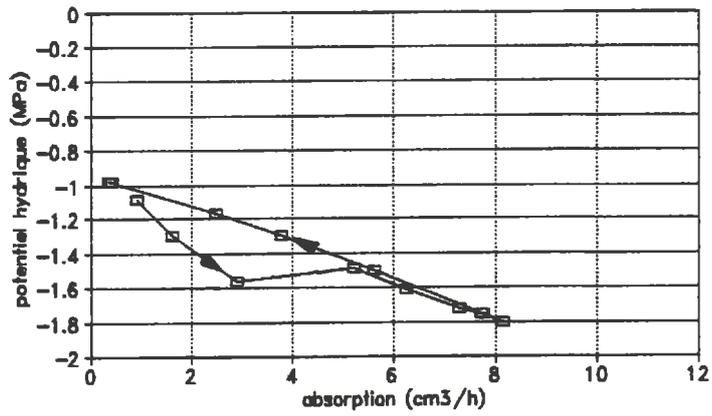
* du manque de journées de données complètes nécessaires au fonctionnement du modèle,
et * du peu de fiabilité des données de débit de sève en 1991. Seule la journée du 20 Août a pu être étudiée mais la

Potentiel en A et Absorption simulés 3 SEPTEMBRE 1990



GRAPHIQUE n°21A

Potentiel en A et Absorption simulés 6 SEPTEMBRE 1990



GRAPHIQUE n°21B

détermination des paramètres ne permet pas d'ajuster correctement les données d'absorption et de potentiel foliaire simultanément. Les paramètres moyens sont toutefois du même ordre de grandeur:

$$R_{sp} = 0.03 \text{ MPa}/(\text{cm}^3/\text{h}) \text{ et } R_{tr} = 0.02 \text{ MPa}/(\text{cm}^3/\text{h}) \text{ de jour} \\ = 0.1 \text{ MPa}/(\text{cm}^3/\text{h}) \text{ de nuit} \\ C_{mo}/C_{fe} = 2 \text{ et } C_{mo} = 6 \text{ cm}^3/\text{MPa}.$$

Cette analyse rapide des résultats montre une bonne concordance des cinétiques journalières simulées et mesurées. Le modèle est alors d'un intérêt double:

* retrouver les valeurs de potentiel foliaire et d'absorption à partir de la demande évaporative (transpiration) et du niveau énergétique de l'interface "sol-racines" (potentiel hydrique du sol au voisinage des racines). Il pourrait être envisagé d'employer le modèle en tant qu'outil prévisionnel en simulant les résultats sur plusieurs jours (KOSUTH & De COMBRET, 1991).

* connaître l'agencement des différents flux d'eau dans la plante au cours de la journée et notamment la participation de ses différents réservoirs. Dans ce cas, le modèle est plutôt considéré comme un outil de recherche sur l'étude des mécanismes hydriques de la plante.

Néanmoins, nous avons vu que certains mécanismes physiologiques ne sont pas retranscrits par la simulation (relation potentiel foliaire / débit de sève), ce qui dénote une certaine faiblesse du modèle. Le schéma électrique qui a été associé à la plante est donc vraisemblablement inexact et peut faire l'objet de certaines améliorations.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'étude de la contrainte hydrique sur le soja que nous venons de présenter a porté sur trois grands types de résultats concernant:

- * la méthodologie d'étude du déficit hydrique de la plante
- * la signification des indicateurs de stress
- * le fonctionnement hydrique du soja en période de sécheresse

L'étude des moyens d'analyse de l'état hydrique de la plante a été menée tout particulièrement dans le but de caractériser les avantages et les inconvénients de chaque méthode de mesure. Ceux-ci sont déterminés en fonction de:

- * la facilité d'emploi du matériel de mesure
- * la fiabilité des résultats obtenus
- * la signification de la mesure

Aucun indicateur "parfait" n'a pu être mis en avant. Cependant, ils sont tous intéressants car ils s'attachent chacun à définir un état hydrique particulier en un point donné de la plante. Cette diversité d'informations est à la base de l'étude générale de la contrainte hydrique.

Néanmoins, si certains paramètres sont classiquement employés dans la littérature, d'autres nécessitent encore quelques mises au point quant à leur mesure et leur signification. Ainsi, un approfondissement méthodologique a été réalisé sur le potentiel hydrique de la tige par micropsychrométrie et sur le débit de sève par la méthode du bilan de chaleur.

Un développement physique de la mesure de potentiel hydrique a permis d'établir des corrections sur le potentiel mesuré par micropsychromètre. Celles-ci traduisent l'existence d'un **gradient thermique** entre le point de mesure et le tissu concerné en raison du refroidissement de la tige par la circulation de la sève relativement froide. Le potentiel de tige, ainsi corrigé, apporte des résultats très satisfaisants à condition toutefois de respecter un **protocole d'installation du capteur rigoureux**. La validité de cette mesure est d'un intérêt tout particulier car:

* elle peut être automatisée, ce qui donne un avantage par rapport au potentiel hydrique foliaire.

et * certains auteurs soulignent le fait que le potentiel de tige constitue un meilleur indicateur de la contrainte hydrique que le potentiel foliaire.

Ces deux centres d'intérêt me semblent fondamentaux pour continuer l'étude du potentiel de tige par micropsychrométrie.

A l'issue de l'analyse de la méthode du bilan de chaleur pour le calcul du débit de sève, la détermination des pertes latérales de chaleur s'est révélée être le terme le plus important mais aussi le moins bien mesuré. Une autre méthode de mesure de ce terme est proposée mais elle n'a pas pu être testée faute de temps. Néanmoins, **une approche simplifiée** du bilan a été présentée afin de réduire le nombre de mesures et d'alléger les calculs tout en conservant une bonne précision sur le débit de sève final.

Cette facilité d'emploi est d'autant plus importante que l'utilisation du matériel exige des précautions très minutieuses sur le soja. L'enjeu de cette mesure est important car elle est **l'unique indicateur de débit d'eau à l'intérieur de la plante**. Ainsi, la validité de la mesure de débit de sève et sa plus grande facilité d'emploi représentent un autre axe de recherche. En effet, couplée à la mesure des variations de diamètre et de potentiel hydrique de tige, elle doit apporter, à mon avis, de très nombreuses informations sur le fonctionnement hydrique de la plante et ceci de manière automatique.

Un des intérêts ce travail repose sur le grand nombre de paramètres hydriques mesurés sur la plante au même moment, et permettant de ce fait leur comparaison. Pour cela, il a été nécessaire de dissocier deux échelles de temps correspondant à deux niveaux d'analyse totalement différents:

* l'échelle saisonnière (pas de temps = 1 jour ou plus), qui concerne l'étude des indicateurs de stress;

* l'échelle journalière (pas de temps = 1 heure environ) dans le cas de l'étude des mécanismes hydriques de la plante.

La validité des indicateurs hydriques de la plante en tant qu'indicateurs de stress a été analysée:

* par comparaison du traitement dit "sec" avec le témoin "bien irrigué", mais aussi

* par comparaison entre eux.

L'évolution relative de ces indicateurs avec le dessèchement est plus ou moins marquée, voire même aucunement influencée (comme l'humidité pondérale). Cette démarche permet de mieux définir les différences de sensibilité au stress hydrique.

En revanche, la comparaison de tous les paramètres entre eux a montré une grande disparité des réactions pendant la campagne. Cette disparité est en partie provoquée par le manque de base commune concernant la forme d'utilisation de l'indicateur en tant qu'indicateur de stress. La formulation "**intégrale journalière**" du **paramètre** a permis de pallier cet inconvénient. Le potentiel hydrique, le diamètre de la tige et l'ETR ont pu ainsi être comparés à partir d'une même définition. Les résultats sont beaucoup plus synthétiques qu'avec d'autres formulations et décrivent mieux les phases de stress subies par la plante. L'intégrale de potentiel hydrique a offert des résultats intéressants et prometteurs à condition d'acquérir plus de données sur la journée. Les projets d'automatisation de la mesure de potentiel hydrique de tige par microspectromètre, évoqués ci-dessus, se trouvent ici clairement justifiés par l'application importante qu'ils procurent au niveau de la gestion de l'eau sur la parcelle. Enfin, la formulation intégrale de l'indicateur hydrique pourrait s'appliquer au paramètre "température de surface de feuille" (éventuellement par rapport à la température d'air) car cette mesure est facilement utilisable.

L'étude de l'ensemble de ces "nouveaux" indicateurs de stress permettrait sans doute une approche plus synthétique du suivi hydrique de la plante au cours de la campagne de culture.

En conclusion, si la quantité d'informations contenues dans l'indicateur de stress augmente et permet de mieux apprécier l'état hydrique de la plante en cours de saison, la **complexité de l'indicateur augmente** également, ce qui n'est pas toujours

compatible avec l'ensemble des mesures actuellement disponibles (résistance stomatique, potentiel foliaire par exemple).

Les mécanismes hydriques développés par la plante au cours de la journée et tout au long d'une campagne de dessèchement ont pu être abordés grâce à l'étude comparative des indicateurs hydriques. En effet, les relations entre indicateurs apportent des informations supplémentaires vis à vis de simples cinétiques. En particulier, la relation "potentiel foliaire / débit de sève" est la plus riche car elle est la seule qui évolue nettement au cours du dessèchement.

L'évolution différentielle des indicateurs hydriques au cours de la journée a conduit à la mise en évidence de trois réservoirs d'eau (1 "feuilles" et 2 "tige") et à une représentation schématique des flux d'eau dans la plante. Les réservoirs participent peu à la transpiration mais ils sont indispensables pour l'ajustement entre l'eau absorbée et l'eau transpirée.

De la schématisation hydraulique du système "plante" découle une schématisation électrique qui a pu être transcrite en équations relativement simples. Cette procédure est originale par rapport à d'autres modèles qui testent uniquement un schéma de plante fixé à l'avance. Ainsi, le potentiel foliaire et le débit de sève sont déterminés principalement à partir de la transpiration et de quatre paramètres (2 résistances et 2 capacités). Le modèle ainsi créé retranscrit de façon satisfaisante le potentiel foliaire et l'absorption mais ne semble pas pour autant ajuster au mieux le fonctionnement hydrique de la plante car la relation "potentiel foliaire / débit de sève" n'est pas toujours retrouvée. Le schéma électrique associé à la plante est issu de l'analyse de certains mécanismes hydriques mais cette dernière n'a certainement pas été exhaustive. **Le modèle ne traduit donc qu'une approche de la réalité concernant les transferts hydriques.** Néanmoins, il peut être amélioré dans sa conception grâce à l'étude approfondie qui a été réalisée sur les réservoirs. Les améliorations du modèle doivent être mises en oeuvre car celui-ci présente deux centres d'intérêt:

* il peut être utilisé à des fins de **prévision** de l'état hydrique de la plante à partir de données d'entrée simples et mesurables.

* il peut représenter un module particulier du bilan hydrique et **améliorer notablement les modèles de simulation de culture** sur toute la saison.

Ces deux objectifs sont clairement orientés vers la **fonction de production**. Il serait alors possible, dans le second cas, de relier l'état hydrique de la plante à une phase particulière du développement et d'observer les conséquences sur la production. Cette étude nous amènerait à compléter et même orienter la gestion des apports d'eau de complément suivant les phases sensibles de la plante.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AMEGLIO, 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 B. PASCAL - Clermont-Ferrand II*, 99 pp.

BAKER, J.M. & Van BAVEL, C.H.M (1987) Measurement of mass flow of water in the stems of herbaceous plants. *Plant, Cell and Environment*, 10, 777-782.

BARTHOLOMEW, E.T. (1923) Internal decline of lemons. III. Water deficits in lemon fruit caused by excessive leaf evaporation. *American Journal of Botany*, 13, 102-117.

BENETT, J.M., CORTES, P.M. & LORENS, G.F. (1986) Comparison of water potential components measured with a thermocouple psychrometer and a pressure chamber and the effects of starch hydrolysis. *Agronomy Journal*, 78, 239-244.

BERDOU, C. (1991) Validation des méthodes de pilotage de l'irrigation en grande culture. Cas du soja. *Mémoire de DAA, Option Science du Sol et du Bioclimat, ENSA Montpellier*, 77 pp.

BERGER, A. (1969) Transpiration, potentiel hydrique et résistance à la circulation de l'eau dans une culture d'*Hélianthus annuus* L. *OEcologia Plantarum*, 4 (2), 123-154.

BERGER, A. (1971) La circulation de l'eau dans le système sol-plante. Etude de quelques résistances en relation avec certains facteurs du milieu. *Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc*, 224 pp.

BERGER, A. (1978) La circulation de l'eau à travers la plante. *Houille Blanche*, 3/4, 227-233.

BLACK, C.R. (1979a) The relationship between transpiration rate, water potential, and resistances to water movement in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 30 (115), 235-243.

BLACK, C.R. (1979b) A quantitative study of the resistances to transpirational water movement in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Journal of Experimental Botany*, 30 (118), 947-953.

BLANCHET, R., BOUNIOLS, A., CONSTANT, S., GELFI, N., MARTY, J.R. & PUECH, J. (1986) Biologie et formation du rendement de sojas déterminés et indéterminés en bonnes conditions culturales. *Eurosoya n°4*, 10-17.

BLANCHET, R., HUGON, C., BOUNIOLS, A. & GELFI, N. (1987) Réponse comparée de sojas à croissance déterminée ou non à différentes ressources hydriques. *Eurosoya n°5*, 22-30.

BOWLING, D.J.F. (1989) A new porometer based upon the electrical current produced by guard cells. *Journal of Experimental Botany*, 40 (221), 1407-1411.

BOYER, J.S. (1970) Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean, and sunflower at various leaf water potentials. *Plant Physiology*, 46, 233-235.

BOYER, J.S. (1974) Water transport in plants: mechanism of apparent changes in resistance during absorption. *Planta*, 117, 187-207.

BRISSON, N. (1989) Modèle de simulation de la culture du soja et de son fonctionnement hydrique. Estimation agrométéorologique des potentialités de production. *Thèse, INA Paris-Grignon*, 90 pp.

BROWN, R.W. (1972) Determination of leaf osmotic potential using thermocouple psychrometers. IN: *Psychrometry in Water Relations Research. Proceedings. Symposium on thermocouple psychrometer by R.W. BROWN & B.P. VAN HAVEREN, USDA/ US IBP/ Utah State University, Logan (USA)*, 198-209.

BROWN, R.W. & OOSTERHUIS, D.M. (1992) Measuring plant and soil water potentials with thermocouple psychrometers: some concerns. *Agronomy Journal*, 84, 78-86.

BROWN, R.W. & TANNER, C.B. (1981) Alfalfa water potential measurement: a comparison of the pressure chamber and leaf dew point hygrometers. *Crop Science*, 21, 240-244.

BRUCKLER, L. (1984) Utilisation des micropsychromètres pour la mesure du potentiel hydrique du sol en laboratoire et *in situ*. *Agronomie*, 4 (2), 171-182.

BRUTSAERT, W (1982) Evaporation into the atmosphere. Theory, History and applications. *D.Reidel Publishing Company*, 299 pp.

CALISSENDORF, C. & GARDNER, W.H. (1972) A temperature-compensated leaf psychrometer for *in situ* measurements of water potential. IN: *Psychrometry in Water Relations Research. Proceedings. Symposium on thermocouple psychrometer by R.W. BROWN & B.P. VAN HAVEREN, USDA/ US IBP/ Utah State University, Logan (USA)*, 224-228.

CAMPBELL, G.S. (1991) An overview of methods for measuring sap flow in plants. IN: *Collected summaries of papers at the 83rd annual meeting of the American Society of Agronomy, Symposium on sap flow measurements, OCT.27 - NOV.21, 1991*, 2-4.

CHILDS, S.W., GILLEY, J.R. & SPLINTER, W.E. (1977) A simplified model of corn growth under moisture stress. *Transactions of the ASAE*, 858-865.

CHOW, T.L. & De VRIES, J. (1973) Dynamic measurement of soil and leaf water potential with a double loop Peltier type thermocouple psychrometer. *Soil Science Society of America. Proceedings.*, 37, 181-188.

CIBRARIO, M (1990) Détermination du potentiel hydrique racinaire sur pêcher: application à la modélisation des transferts d'eau. *Rapport de stage I.U.T. de Biologie appliquée, Option Agronomie, Perpignan*, 22 pp.

COHEN, Y., HUCK, M.G., HESKETH, J.D & FREDERICK, J.R. (1990) Sap flow in the stem of water stressed soybean and maize plants. *Irrigation Science*, 11, 45-50.

CRUIZIAT, P. (1972) Contribution à l'étude des réserves en eau de la plante. *Thèse, Faculté des Sciences de Paris*, 82 pp.

CRUIZIAT, P. (1974) Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement. *Annales Agronomiques*, 25 (4), 539-554.

CRUIZIAT, P. (1985) Quelques réflexions concernant l'étude du mécanisme de transfert de l'eau chez les végétaux. *Reprint from: IVe Séminaire de l'Ecole de Biologie Théorique, Editions du CNRS - Paris*, 241-251.

CRUIZIAT, P. (1989) Measurement of plant water status for comparative studies on drought resistance in plants. *Reprint from: Proc. 21st Colloquium Int. Potash Institute, Bern*, 235-247.

CRUIZIAT, P. & TYREE, M.T. (1990) La montée de la sève dans les arbres. *La Recherche*, 220, 406-414.

DANTAS ANTONINO, A.C. (1992) Modélisation des transferts de masse et de chaleur dans le système sol-plante-atmosphère. Influence de la variabilité spatiale des caractéristiques hydrodynamiques du sol. *Thèse, Université J.FOURIER - Grenoble I*, 195 pp.

DAVIES, W.J., WILSON, J.A., SHARP, R.E. & OSONUBI, O. (1981) Control of stomatal behaviour in water stressed plants. IN: *Stomatal Physiology, Society for Experimental Biology, Seminar Series 8*, edited by P.G. JARVIS & T.A. MANSFIELD, Cambridge University Press, 163-185.

De PARCEVAUX, S. & PERRIER, A. (1973) Bilan énergétique de la feuille. Application de l'étude des cinétiques de température à la détermination des résistances aux flux gazeux. IN: *Réponse des plantes aux facteurs climatiques (Ecologie et conservation, 5)*, Actes Coll. Uppsala, 1970, edited by UNESCO, 127-135.

DIXON, M.A. & TYREE M.T. (1984) A new stem hygrometer, corrected for temperature gradients and calibrated against the pressure bomb. *Plant, Cell and Environment*, 7, 693-697.

EAVIS, B.W. & TAYLOR, H.M. (1979) Transpiration of soybeans as related to leaf area, root length, and soil water content. *Agronomy Journal*, 71, 441-445.

FEHR, W.R., CAVINESS, C.E., BURMOOD, D.T. & PENNINGTON, J.S. (1971) Stage of development descriptions for soya beans, *Glycine max.* L Merrill., *Crop Science*, 11, 929-931.

GARNIER, E. (1985) Dessèchement du sol et indicateurs physiologiques de l'état hydrique chez le pêcher: application au déclenchement de l'irrigation. *Thèse, ENSA Montpellier*, 82 pp.

GARNIER, E. & BERGER, A. (1985) Testing water potential in peach trees as an indicator of water stress. *Journal of Horticultural Science*, 60 (1), 47-56.

GARNIER, E. & BERGER, A. (1986) Effect of water stress on stem diameter changes of peach trees growing in the field. *Journal of Applied Ecology*, 23, 193-209.

GARNIER, E., BERGER, A. & MARTIN, M. (1988) How to estimate leaf transpiration from water potential measurements ? *Flora*, 181, 131-135.

GRANIER, A. & AUSSENAC, G. (1985) Transfert de l'eau dans l'arbre. Etude de la transpiration d'un peuplement de Douglas en conditions naturelles. In: *Les besoins en eau des cultures, Conférence internationale, Paris, 11-14 Sept. 1984, INRA*, 303-325.

HAM, J.M. & HEILMAN, J.L. (1990) Dynamics of a heat balance stem flow gauge during high flow. *Agronomy Journal*, 82, 147-152.

HAM, J.M., HEILMAN, J.L. & LASCANO, R.J. (1990) Determination of soil water evaporation and transpiration from energy balance and stem flow measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 52, 287-301.

HARDEGREE, S.P. (1989) Errors in the estimation of pre-excision plant water potential. *Irrigation Science*, 10, 321-329.

HIGGS, K.H. & JONES, H.G. (1984) A microcomputer-based system for continuous measurement and recording fruit diameter in relation to environmental factors. *Journal of Experimental Botany*, 35 (160), 1646-1655.

HINCKLEY, T.M., RICHTER, H., SCHULTE, P.J. (1991) 6. Water relations. IN: *Physiology of trees* by A.S. RAGHAVENDIA, J. WILEY & sons Publ., 137-162.

HODGES, T. & FRENCH, V. (1985) Soyphen: soybean growth stages modeled from temperature, daylength and water availability. *Agronomy Journal*, 77, 500-505.

HSIEH, J.J.C., ENFIELD, C.G. & HUNGATE, F.P. (1972) Application of temperature-compensated psychrometers to the measurement of water potential gradients. IN: *Psychrometry in Water Relations Research. Proceedings. Symposium on thermocouple psychrometer* by R.W. BROWN & B.P. VAN HAVEREN, USDA/ US IBP/ Utah State University, Logan (USA), 154-158.

HUGUET, J.G. (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 (8), 733-741.

HUGUET, J.G. & JAUSSELY, B. (1984) Mesures micrométriques des variations de dimensions de différents organes d'un arbre fruitier (tronc, tige, fruit) comme révélateur de son bilan hydrique. IN: *Recherches fruitières, 4. Colloque INRA/CTIFL, Bordeaux (FRA), 1984: 28-29 NOV.*, INRA, 5-13.

IDSO, S.B, JACKSON, R.D. & REGINATO, R.J. (1977) Remote-sensing of crop yields. *Science*, 196, 19-25.

ISBERIE, C. (1992) Contribution du sol à l'alimentation hydrique d'un verger de cerisiers micro-irrigué selon pilotage tensiométrique. *Thèse, Université de Montpellier II - Sciences et Techniques du Languedoc*, 415 pp.

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. *Acta Horticulturae*, 278, 101-111.

JACKSON, R.D. (1982) Canopy temperature and crop water stress. IN: *Advances in irrigation*, edited by D.HILLEL, volume 1, Academic Press, 43-85.

JARVIS, P.G. (1975) Water transfer in plants. IN: *Heat and mass transfer in the biosphere*, edited by D.A. de VRIES & N.H. AFGAN, J. WILEY and sons, New York, 1-21.

JENSEN, C.R., HENSON, I.E. & TURNER, N.C. (1989) Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. II. Root and shoot water relations of lupin during drought-induced stomatal closure. *Australian Journal of Plant Physiology*, 16, 415-428.

JONES, H.G. (1978) Modelling diurnal trends of leaf water potential in transpiring wheat. *Journal of Applied Ecology*, 15, 613-626.

JONES, H.G. (1992) 4. Plant water relations. IN: *Plants and microclimate. A quantitative approach to environment plant physiology*, Cambridge University Press, 72-105.

KATERJI, N. & CRUIZIAT, P. (1985) Etats et transferts hydriques chez les végétaux. Quelques faits et problèmes. IN: *Les besoins en eau des cultures, Conférence internationale, Paris, 11-14 Sept. 1984, INRA PARIS*, 35-54.

KATERJI, N., HALLAIRE, M., MENOUX-BOYER, Y. & DURAND, B. (1986) Modelling diurnal patterns of leaf water potential in field conditions. *Ecological Modelling*, 33, 185-203.

KATERJI, N., HALLAIRE, M., PERRIER, A. & DURAND, R. (1983a) Transfert hydrique dans le végétal. I.- Modélisation à l'échelle du couvert végétal en conditions naturelles. *OEcologia Plantarum*, 4 (18), 11-26.

KATERJI, N., HALLAIRE, M., MENOUX-BOYER, Y. & PERRIER, A. (1983b) Transfert hydrique dans le végétal. II.- Détermination au champ des variations de contenu en eau du couvert végétal. *OEcologia Plantarum*, 4 (18), 171-181.

KATERJI, N., SCHOCH, P.G., RIMGOTO, P. & L'HOTEL, J.C. (1990) Diagnostic des périodes de contrainte hydrique chez des plantes d'aubergine cultivées en serre, au moyen des microvariations des tiges. *Agronomie*, 10, 541-549.

- KOSUTH, P. & De COMBRET, M. (1991)** Modèle de la dynamique conjointe de différents indicateurs d'état hydrique d'une culture: température de surface, potentiel foliaire et évapotranspiration réelle. IN: *Maitrise optimale de l'irrigation, Séminaire du 25 Jan. 1991, organisé par CEMAGREF Montpellier et INRA Grignon*, 85-97.
- LEGGE, N.J. (1985)** Water movement from soil to root investigated through simultaneous measurement of soil and stem water potential in potted trees. *Journal of Experimental Botany*, **36** (171), 1583-1589.
- LEUCHTER, C. (1991)** Modélisation plurijournalière des indicateurs de stress hydrique. Application au cas du soja. *Mémoire de DEA d'Hydrologie, Option Gestion de l'eau en milieu agricole, Université des Sciences et Techniques du Languedoc*, 72 pp.
- LEVITT, D.G., SIMPSON, J.R. & TIPTON, J.L. (1991)** Effects of thermal noise on stem flow gauge performance. IN: *Collected summaries of papers at the 83rd annual meeting of the American Society of Agronomy, Symposium on sap flow measurements, OCT.27 - NOV.21, 1991*, 15-16.
- LI, S.H., HUGUET, J.G., SCHOCH, P.G. & BUSSI, C. (1990)** Réponse de jeunes pêchers cultivés en pots à différents régimes d'alimentation hydrique. I: Conséquences sur la transpiration, la résistance stomatique, le potentiel hydrique foliaire, la photosynthèse et les variations micromorphométriques des tiges. *Agronomie*, **10**, 263-272.
- LÖSCH, R. & TENHUNEN J.D. (1981)** Stomatal responses to humidity. Phenomenon and mechanism. IN: *Stomatal Physiology, Society for Experimental Biology, Seminar Series 8*, edited by P.G. JARVIS & T.A. MANSFIELD, Cambridge University Press, 137-161.
- McBURNEY, T & COSTIGAN, P.A. (1982)** Measurement of stem water potential of young plants using a hygrometer attached to the stem. *Journal of Experimental Botany*, **33** (134), 426-431
- McBURNEY, T & COSTIGAN, P.A. (1984)** The relationship between stem diameter and water potentials in stem of young cabbage plants. *Journal of Experimental Botany*, **35** (161), 1787-1793.
- MANSFIELD, T.A., TRAVIS, A.J. & JARVIS, R.G. (1981)** Responses to light and carbon dioxide. IN: *Stomatal Physiology, Society for Experimental Biology, Seminar Series 8*, edited by P.G. JARVIS & T.A. MANSFIELD, Cambridge University Press, 119-135.
- MEIDNER, H. (1981)** Measurements of stomatal aperture and responses to stimuli. IN: *Stomatal Physiology, Society for Experimental Biology, Seminar Series 8*, edited by P.G. JARVIS & T.A. MANSFIELD, Cambridge University Press, 25-49.
- MEYER, W.S & GREEN, G.C. (1980)** Water use by wheat and plant indicators of available soil water. *Agronomy Journal*, **72**, 253-257.
- MEYER, W.S & GREEN, G.C. (1981)** Plant indicators of wheat and soybean crop water stress. *Irrigation Science*, **2**, 167-176.

MEYER, W.S. & REICOSKY, D.C (1985) Enclosing leaves for water potential measurement and its effect on interpreting soil-induced water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, **35**, 187-192.

MICHEL, B.E. (1979) Correction of thermal gradient errors in stem thermocouple hygrometers. *Plant Physiology*, **63**, 221-224.

MOLZ, F.J. & KLEPPER, B. (1972) Radial propagation of water potential in stems. *Agronomy Journal*, **64**, 469-473.

MOLZ, F.J. & KLEPPER, B. (1973) On the mechanism of water-stress-induced stem deformation. *Agronomy Journal*, **65**, 304-306.

MOLZ, F.J., KLEPPER, B. & BROWNING, V.D. (1973) Radial diffusion of free energy in stem phloem: an experimental study. *Agronomy Journal*, **65**, 219-222.

MORIZET, J. & ROBELIN, M. (1972) La poussée radiculaire. Déterminations, mécanisme, implications. *Annales Agronomiques*, **23** (5), 479-496.

MORIZET, J. & ROBELIN, M. (1975) Evaluation de la poussée radiculaire. Confrontation des résultats avec les données de la théorie osmotique. Calcul de la conductivité de la racine pour l'eau. *Annales Agronomiques*, **26** (2), 125-137.

NASR, Z. (1989) Mesure de débit de sève brute dans un arbre par une méthode thermique. Evaluation de la méthode et applications. Thèse, Université de Paris - Sud, Centre d'Orsay, 84 pp.

NEUMANN, H.H & THURTELL, G.W. (1972) A Peltier cooled thermocouple dewpoint hygrometer for *in situ* measurement of water potentials. IN: *Psychrometry in Water Relations Research. Proceedings. Symposium on thermocouple psychrometer by R.W. BROWN & B.P. VAN HAVEREN, USDA/ US IBP/ Utah State University, Logan (USA)*, 103-112.

NEUMANN, H.H, THURTELL, G.W. & STEVENSON, K.R. (1973) *In situ* measurements of leaf water potential and resistance to water flow in corn, soybean, and sunflower at several transpiration rates. *Canadian Journal of Plant Science*, **54**, 175-184.

NNYAMAH, J.U. & BLACK, T.A. (1977) Field performance of the dew-point hygrometer in studies of soil-root water relations. *Canadian Journal of Soil Science*, **57**, 437-444.

OLIOSO, A. (1992) Simulation des échanges d'énergie et de masse d'un couvert végétal dans le but de relier la transpiration et la photosynthèse aux mesures de réflectance et de température de surface. Thèse, Université de Montpellier II, 263pp.

PALLARDY, S.G. (1989) Hydraulic architecture and conductivity: an overview. IN: *Structural and functional responses to environmental stresses: water shortage* by K.H. KREEB, H. RICHTER & T.M. HINCKLEY, SPB Academic Publishing, 3-19.

POMMIER, P. (1987) Mise au point d'un capteur permettant de mesurer le potentiel hydrique d'une plante au niveau de sa tige. *Rapport de stage de l'Université de Paris Val de Marne, DUT de Mesures Physiques, Option mesures physico-chimiques*, 33 pp.

PUECH, J. & BOUNIOLS, A. (1986) Besoins en eau et en azote du soja: importance des phases sensibles. *IN: Le soja, édité par CETIOM*, 24-32.

RAWLINS, S.L. (1972) Theory of thermocouple psychrometers for measuring plant and soil water potential. *IN: Psychrometry in Water Relations Research. Proceedings. Symposium on thermocouple psychrometer by R.W. BROWN & B.P. VAN HAVEREN, USDA/ US IBP/ Utah State University, Logan (USA)*, 43-50.

RIEUL, L. (1990) Irrigation. Co-édition CEMAGREF - CEP France Agricole, RNED - Hydraulique agricole, 139 pp.

ROUQUETTE, M. (1990) Le soja: suivi du stress hydrique. *Rapport de stage ISA Lille*, 30 pp.

SAKURATANI, T. (1981) A heat balance method for measuring water flux in the stem of intact plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 37 (1), 9-17.

SAKURATANI, T. (1984) Improvement of the probe for measuring water flow rate in intact plants with the stem heat balance method. *Journal of Agricultural Meteorology*, 40 (3), 273-277.

SAKURATANI, T. (1987) Studies on evapotranspiration from crops (2) Separate estimation of transpiration and evaporation from a soybean field without water shortage. *Journal of Agricultural Meteorology*, 42 (4), 309-317.

SCHOCH, P.G. & SANTOS CANDELARIO, L. (1973) Croissance des feuilles de *Vigna sinensis*. Bilan individuel de la productivité foliaire lors des phases diurnes et nocturnes. *OEcologia Plantarum*, 8 (3), 301-308.

SCHOCH, P.G., LECOMTE, A. & L'HOTEL, J.C. (1990) Mesures continues en temps réel du diamètre des tiges de plantes annuelles: critères de pilotage de l'irrigation et des conditions microclimatiques sous serre. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie d'Agriculture de France*, 76 (5), 13-24.

SCHOCH, P.G., L'HOTEL, J.C., DAUPLE, P., CONUS, G. & FABRE, M.J. (1989) Microvariations de diamètre de tige pour le pilotage de l'irrigation. *Agronomie*, 9, 137-142.

SCHOCH, P.G., KATERJI, N., RINGOTO, P., TCHAMITCHIAN, M., MALET, P., L'HOTEL, J.C. & DAUNAY, M.C. (1987) Influence du niveau d'alimentation hydrique sur les variations du diamètre des tiges, du potentiel hydrique, de la résistance stomatique, de la transpiration et de la photosynthèse de l'aubergine (*Solanum melangena* L.). *Agricultural and Forest Meteorology*, 40, 89-104.

SCHÖLANDER, P.F., HAMMEL, H.T., BRADSTREET, E.D. & HEMMINGSEN E.A. (1965) Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148, 339-346.

SCHROEDER, C.A. & WIELAND, P.A. (1956) Diurnal fluctuation in size in various parts of the avocado tree and fruit. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*, 68, 253-258.

SENOCK, R.S. & HAM, J.M. (1991) Heat balance sap flow measurements in small diameter stems. IN: *Collected summaries of papers at the 83rd annual meeting of the American Society of Agronomy, Symposium on sap flow measurements, OCT.27 - NOV.21, 1991*, 21-22.

SIMONNEAU, T. (1992) Absorption d'eau en conditions de disponibilité hydrique non uniforme. Etude sur pêchers en solution nutritive. *Thèse, INA Paris-Grignon*, 239 pp.

SIMONNEAU, T. & HABIB, R. (1991) The use of tree suckers to estimate root water potential. *Plant, Cell and Environment*, 14, 585-591.

SINCLAIR, T.R. & LUDLOW M.M. (1985) Who taught plants thermodynamics ? The unfulfilled potential of plant water potential. *Australian Journal of Plant Physiology*, 12, 213-217.

SIONIT, N. & KRAMER, P.J. (1977) Effect of water stress during different stages of growth of soybean. *Agronomy Journal*, 69, 274-278.

SPANNER, D.C. (1951) The PELTIER effect and its use in the measurement of suction pressure. *Journal of Experimental Botany*, 11, 145-168.

SPANNER, D.C. (1972) Plants, water and some other topics. IN: *Psychrometry in Water Relations Research. Proceedings. Symposium on thermocouple psychrometer by R.W. BROWN & B.P. VAN HAVEREN, USDA/ US IBP/ Utah State University, Logan (USA)*, 29-39.

SQUIRE, G.R. & BLACK, C.R. (1981) Stomatal behaviour in the field. IN: *Stomatal Physiology, Society for Experimental Biology, Seminar Series 8, edited by P.G. JARVIS & T.A. MANSFIELD, Cambridge University Press*, 223-245.

STEINBERG, S.L., Van BAVEL, C.H.M. & Mc FARLAND, M.J. (1989) A gauge to measure mass flow rate of sap in stems and trunks of woody plants. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 114 (3), 466-472.

STEINBERG, S.L., Van BAVEL, C.H.M. & Mc FARLAND, M.J. (1990) Improved sap flow gauge for woody and herbaceous plants. *Agronomy Journal*, 82, 851-854.

STEINMETZ, S., LAGOUARDE, J.P., DELECOLLE, R., GUERIF, M. & SEGUIN, B. (1989) Evapotranspiration and water stress using thermal infrared measurements. A general review and a case study on winter durum wheat in southern France. IN: *Physiology-Breeding of Winter Cereals for Stressed Mediterranean Environments*, Montpellier, France, 3-6 July 1989, INRA, Paris 1991 (Les Colloques n°55), 89-114.

STOCKER, R. & WEATHERLEY, P.E. (1971) The influence of the root system on the relationship between the rate of transpiration and depression of leaf water potential. *New Phytologist*, 70, 547-554.

TARDIEU, F., KATERJI, N. & BETHENOD, O. (1990) Relations entre l'état hydrique du sol, le potentiel de base et d'autres indicateurs de la contrainte hydrique chez le maïs. *Agronomie*, 10, 617-626.

VALANCOGNE, C. & DAUDET, F.A. (1974) Adaptation de la technique micropsychrométrique à l'enregistrement du potentiel hydrique dans le sol en place: problèmes posés par la température. *Annales agronomiques*, 25 (5), 733-751.

VALANCOGNE, C. & GRANIER, A. (1991) Intérêt des méthodes thermiques de mesure du flux de sève pour l'étude du bilan hydrique des savanes. *Soil Water Balance in the Sudano-Sahelian Zone (Proceedings of the Niamey Workshop, February 1991)*, IAHS Publ., 199, 387-400.

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.

Van den HONERT, T.H. (1948) Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3, 146-153.

WARING, R.H. & RUNNING, S.W. (1978) Sapwood water storage: its contribution to transpiration and effect upon water conductance through the stem of old-growth Douglas-fir. *Plant, Cell and Environment*, 1, 131-140.

WIEBE, H.H. (1972) The role of water potential and its components in physiological processes of plants. IN: *Psychrometry in Water Relations Research. Proceedings. Symposium on thermocouple psychrometer by R.W. BROWN & B.P. VAN HAVEREN*, USDA/ US IBP/ Utah State University, Logan (USA), 194-197.

WIEBE, H.H., BROWN, R.W. & BARKER, J. (1977) Temperature gradient effects on in situ hygrometer measurements of water potential. *Agronomy Journal*, 69, 933-939.

WULLSCHLEGER, S.D., DIXON, M.A. & OOSTERHUIS, D.M. (1988) Field measurement of leaf water potential with a temperature-corrected in situ thermocouple psychrometer. *Plant, Cell and Environment*, 11, 199-203.

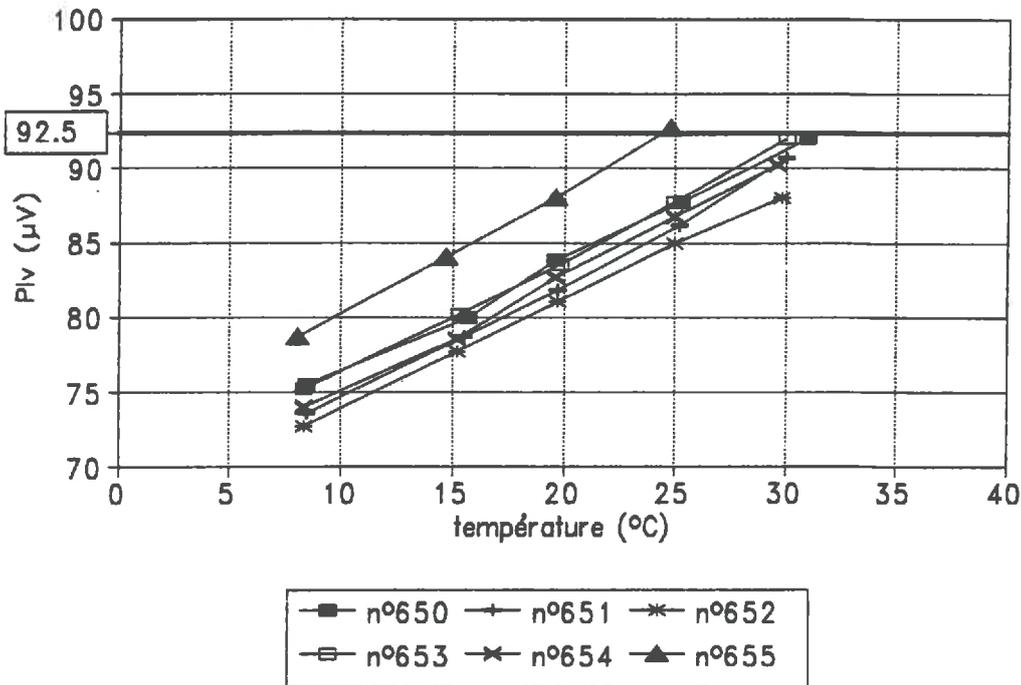
ANNEXES

ANNEXE n°1

Variation de la constante de refroidissement avec la température

La constante de refroidissement π_v en mode point de rosée a été étalonnée en fonction de la température dans les enceintes climatisées. Il s'agit simplement de réaliser une mesure en mode point de rosée sur de l'air sec et de stabiliser l'aiguille en réglant le bouton du microvoltmètre prévu à cet effet (π_v set). La lecture (et le réglage ultérieur) du π_v s'effectue en appuyant sur un autre bouton du microvoltmètre et en lisant sur l'échelle 0 - 100 μV . Cette valeur doit être impérativement réglée avant toute mesure en mode point de rosée. Toutefois, l'influence d'une variation de quelques unités du π_v n'a, semble-t-il, que peu d'influence sur la valeur mesurée finale. Le graphique suivant montre l'évolution de la constante de refroidissement avec la température pour 6 micropsychromètres.

Etalonnage constante de refroidissement pour 6 micropsychromètres



ANNEXE n°2

Etalonnage des micropsychromètres par des solutions de saccharose

Tableau des molalités, potentiels osmotiques et poids de saccharose pour 50
(d'après T.GOLLAN, 1983 "Solute potentials of sucrose solutions")

Molalité (mol/g)	Potentiels osmotiques (MPa)				Poids saccharose (g) dans 50 ml d'eau
	15°C	20°C	25°C	30°C	
0.1	-0.24	-0.24	-0.25	-0.25	1.711
0.2	-0.49	-0.49	-0.50	-0.51	3.426
0.3	-0.74	-0.75	-0.76	-0.77	5.134
0.4	-0.99	-1.00	-1.02	-1.04	6.846
0.6	-1.51	-1.53	-1.56	-1.58	10.27

ANNEXE n°3

Mode opératoire pour la détermination du potentiel hydrique par micropsychromètre corrigé pour les gradients de température

- 1/ Mettre en marche le microvoltmètre (ON)
- 2/ Passer en mode lecture de température (READ et T°)
--> lire la température interne du micropsychromètre
(choisir le meilleur calibre)
- 3/ Passer en mode lecture de tension "CHAMBRE" (READ, μV et C)
- 4/ Régler le ZERO grâce aux 2 boutons prévus à cet effet (ZERO OFFSET) sur le plus petit calibre (10 μV)
- 5/ Passer en mode lecture de tension "ECHANTILLON" (READ, μV et S)
--> lire la fem d'écart de température
(choisir le meilleur calibre)
- 6/ Revenir au mode lecture de tension "CHAMBRE" (READ, μV et C)

--> MODE POINT DE ROSEE

- 7a/ Régler le πv en appuyant sur le bouton " πv " et en tournant simultanément le potentiomètre noté " πv set" à la valeur déterminée, fonction de la température et lue à l'étape (2)
- 8a/ Actionner le refroidissement pendant quelques secondes (COOL)
- 9a/ Passer en mode lecture du point de rosée (DP) et attendre que l'aiguille se stabilise
--> lire la fem correspondant à l'écart
($T_{\text{rosée}} - T_{\text{air}}$)
(calibre 10 ou 30 μV suivant le résultat)
- 10a/ Revenir en mode d'attente (INPUT SHORT)

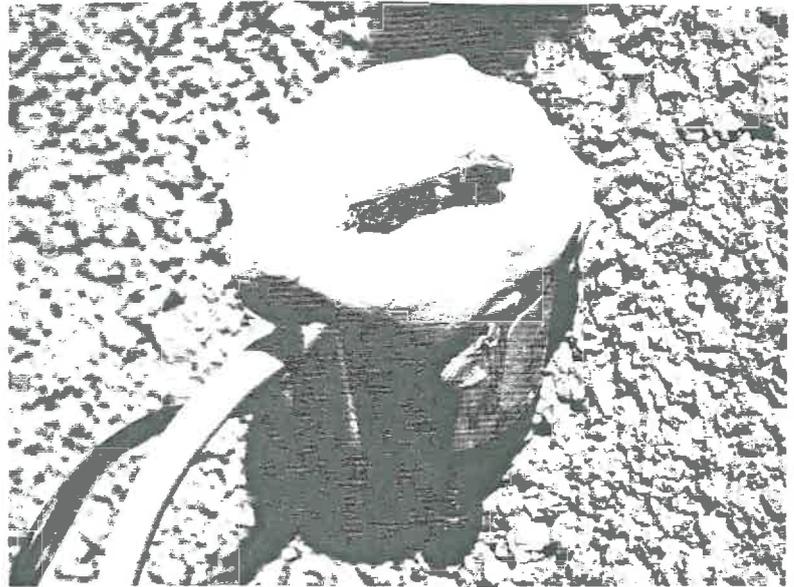
--> MODE PSYCHROMETRIQUE CLASSIQUE

- 7b/ Actionner le refroidissement pendant quelques secondes (COOL)
- 8b/ Revenir en mode lecture de tension (READ) et attendre que l'aiguille se stabilise
--> lire rapidement la fem correspondant à l'écart
($T_{\text{humide}} - T_{\text{air}}$) car ce plateau est fugace
- 9b/ Revenir en mode d'attente (INPUT SHORT)

Remarque: Il est conseillé de vérifier fréquemment la tension des accus contenus dans le microvoltmètre car ceux-ci ne doivent pas s'abaisser en dessous de 16 V en valeur absolue (Boutons BATT + et -).



Tige de soja décortiquée



Préparation du micropsychromètre
(térostat autour de la chambre psychrométrique)



Installation sur tige
(avec élastique, mousse isolante et feuille d'aluminium.)

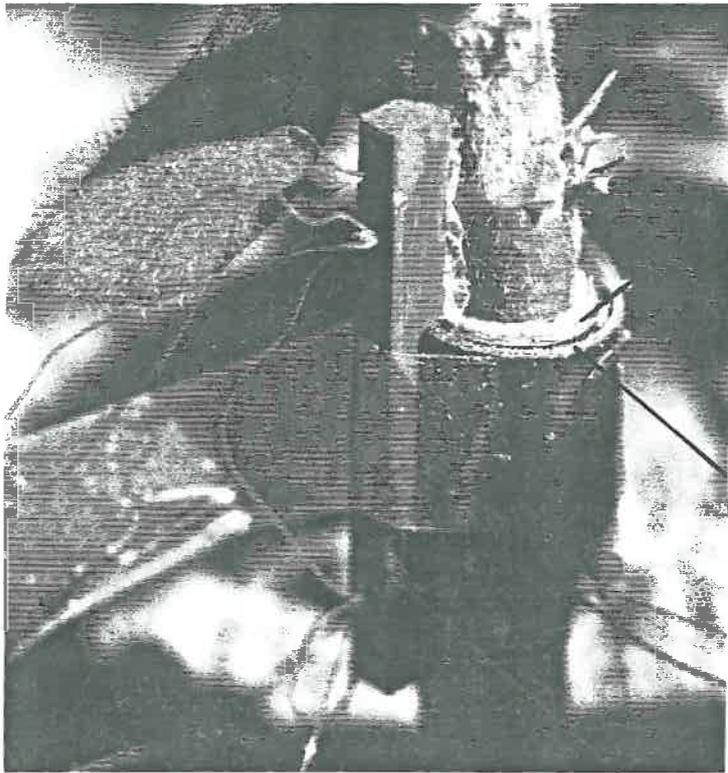
ANNEXE n°4

Protocole d'installation du micropsychromètre sur tige

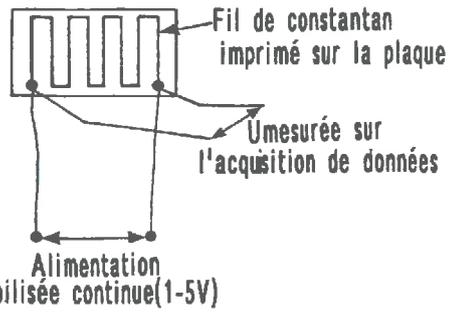
La mesure s'effectuant au niveau des tissus conducteurs de sève brute (xylème), il est nécessaire de décortiquer un petit rectangle de tige pour pouvoir installer le capteur (voir photos ci-contre). Cette échancrure doit être bien rincée à l'eau distillée et convenablement séchée ensuite. Etant donné les dernières remarques formulées au paragraphe €, elle doit être effectuée de préférence lorsque la plante est à pleine turgescence et transpire le moins possible, c'est à dire de nuit. Elle a été effectivement faite soit en fin de soirée, soit en tout début de matinée. La décortication de la tige doit également atteindre la partie active du xylème afin de mesurer le potentiel hydrique réel du tissu conducteur.

Avant d'être installé, le micropsychromètre est recouvert sur les bords de la chambre de "térostat" (sorte de mastic étanche). En comprimant l'ensemble contre la tige décortiquée, l'étanchéité est bien plus satisfaisante qu'avec la graisse silicone préconisée.

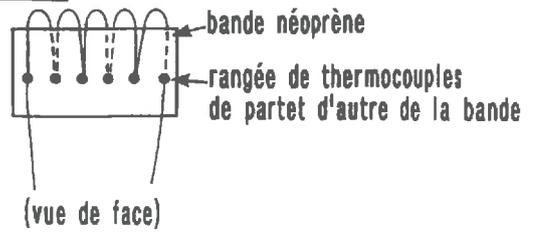
Le maintien solide contre la tige s'effectue grâce à des élastiques bien tendus. L'isolation est réalisée par deux gros pavés de mousse enrobant bien la tige de part et d'autre du micropsychromètre, le tout étant recouvert d'une feuille de papier aluminium (voir photos ci-contre).



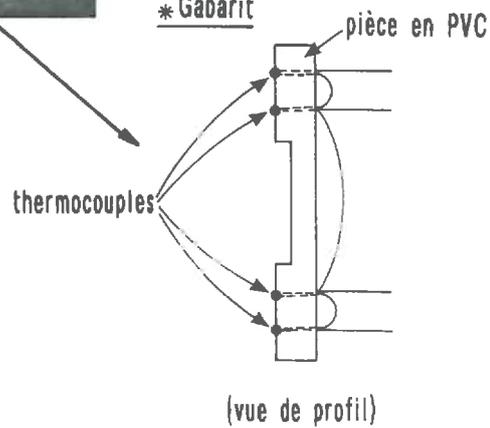
***Élément chauffant**



***Fluxmètre**



***Gabarit**



ANNEXE n°5

Installation du capteur de débit de sève sur la tige de soja

L'élément chauffant se présente sous la forme d'une plaque imprimée d'un circuit en constantan sur une seule face et, aux extrémités de laquelle sont soudés 4 fils de cuivre: 2 pour l'alimentation en courant continu et 2 permettant la mesure permanente de la tension grâce à l'acquisition de données (cf schéma ci-contre). La plaque doit épouser parfaitement la tige, les bords étant jointifs, afin d'obtenir un chauffage homogène sur toute la surface de la tige étudiée. Elle est tenue par un adhésif face imprimée contre la tige et emprisonne le thermocouple cuivre-constantan donnant la température centrale. Celui-ci est relié à la centrale de mesure de telle sorte que l'on puisse lire directement la température (liaison à 1 borne Constantan et 1 borne Cuivre sur la centrale). La connaissance de la température permet non seulement le calcul du flux de chaleur stockée par la tige mais aussi le réglage de la puissance de chauffe sur la tige. En effet, on considère arbitrairement que, en fin de nuit, l'écart entre température centrale et température ambiante ne doit pas dépasser 15 °C afin de ne pas provoquer une surchauffe des tissus.

En surépaisseur de l'élément chauffant vient se placer le "fluxmètre". Ce terme est associé au système qui mesure le flux de chaleur échangée latéralement. Il est constitué d'une bande de néoprène sur laquelle sont collés symétriquement de part et d'autre 4 ou 6 thermocouples cuivre-constantan en série (cf schéma ci-contre). Sa réalisation pratique est extrêmement minutieuse. Les deux fils de cuivre sortant du fluxmètre sont directement reliés à la centrale d'acquisition. Il est très important de noter qu'un contact parfait doit être réalisé entre l'élément chauffant et le fluxmètre sinon les valeurs du flux de conduction latéral sont rapidement erronées. Ce contact est maintenu par une pression exercée de l'un sur l'autre par l'intermédiaire d'un adhésif.

Enfin, les mesures d'écart de température nécessaires aux calculs des flux de conduction amont et aval ainsi qu'au calcul du débit de sève final sont réalisées grâce à des thermocouples cuivre-constantan en série insérés de façon précise dans une petite pièce en plastique appelée "gabarit", de manière à bien connaître les distances de positionnement. Ce gabarit vient se placer contre la tige où il est solidement attaché de telle sorte que les thermocouples soient en contact intime avec la surface de la tige (cf schéma ci-contre). Les sorties cuivre de chaque thermocouple sont reliées à l'acquisition de données.

Le capteur ainsi réalisé et installé est entouré de deux gros pavés de mousse qui recouvrent bien le pied de soja, particulièrement en amont afin de bien stabiliser la température de la tige à l'entrée du capteur. Le tout est recouvert d'une feuille de papier aluminium pour protéger des rayonnements directs du soleil.

ANNEXE n°6

PLUIES et IRRIGATIONS en 1990 et 1991

	Pluies (mm)	Irrigations (mm)
1990		
11-Jul		15.5
15-Jul		10.8
19-Jul		9.7
23-Jul		9.7
26-Jul		8.7
30-Jul		8.5
02-Août		6.8
06-Août	3.8	
14-Août	18.7	
24-Août	3.0	
30-Août	29.7	
09-Sep	8.0	
1991		
24-Mai		16.7
31-Mai		19.5
06-Jun	2.5	
07-Jun	9.5	
11-Jun		10.6
15-Jun		13.4
16-Jun	5.0	
19-Jun	0.5	
26-Jun		10.0
22-Jul		21.5
30-Jul	15.0	
08-Août	8.0	
10-Août	0.5	
21-Août		26.4
22-Août	46.0	
31-Août	15.5	

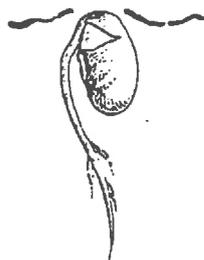
Note: Les irrigations sont indiquées pour le traitement "Stress" uniquement.

Les irrigations du témoin "Irrigué" sont déclenchées en moyenne 3 fois par quinzaine.

Stades repères du soja

Variétés de type indéterminé

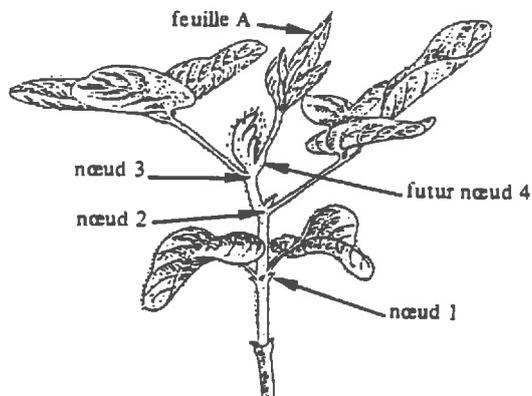
Stade V.E. : Emergence des cotylédons.



Stade V1 : Premier nœud. Développement complet des feuilles unifoliées.

Stade V2 : Deuxième nœud.

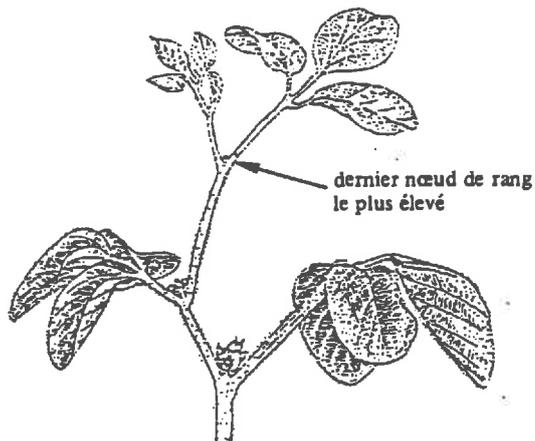
Principe de numérotation des nœuds



Stade V3 : Le nœud 4 sera pris en compte lorsque les bords du limbe de la feuille A ne se toucheront plus. Seuls les nœuds de la tige principale comptent.

Stade Vn : n^{ième} nœud.

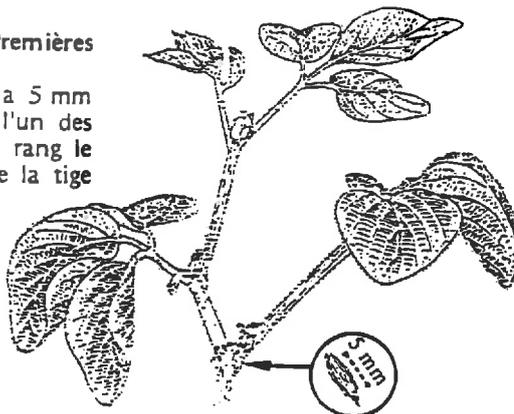
Stade R1 : Début floraison. Une fleur est ouverte sur la tige principale à n'importe quel nœud.



Stade R2 : Pleine floraison. Fleur ouverte à l'un des 2 nœuds de rang le plus élevé.

Stade R3 : Premières gousses.

Une gousse a 5 mm de long sur l'un des 4 nœuds de rang le plus élevé de la tige principale.



2 cm

Stade R4 : Gousses.

Une gousse de 2 cm de long apparaît à l'un des 4 nœuds de rang le plus élevé de la tige principale.



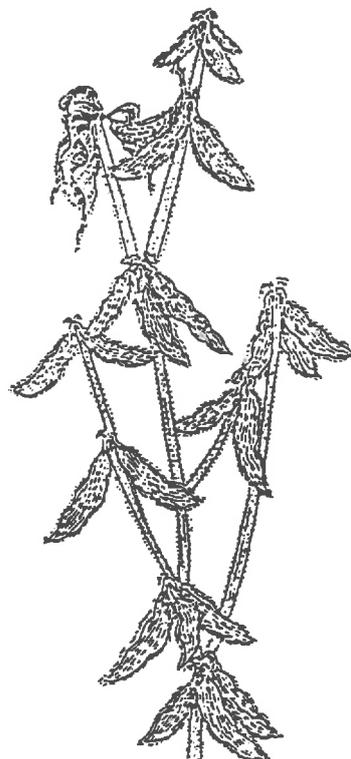
Stade R5 : la graine mesure 3 mm dans l'une des gousses de l'un des 4 nœuds de rang le plus élevé de la tige principale.



Stade R6 : grossissement des graines. Gousse contenant une graine verte qui remplit entièrement la cavité sur l'un des 4 nœuds de rang le plus élevé de la tige principale.

Stade R7 : Une gousse contenant au moins une graine a atteint sa couleur de maturité (marron).

Stade R8 : maturité. 90 % des gousses ont atteint leur stade de maturité (couleur marron).



ANNEXE n°8

ESTIMATION DU COURANT DE PARTICIPATION DE L'ENSEMBLE
 " PHLOÈME + TISSUS PERIPHERIQUES " A PARTIR DES
 VARIATIONS DU DIAMÈTRE DE TIGE

$$q_{ph} \leftrightarrow V_{ph} = \pi \cdot R_{ext}^2 \cdot H_t - \pi \cdot R_{int}^2 \cdot H_t$$

où: R_{ext} : rayon extérieur de la tige (cm)
 R_{int} : rayon limitant le phloème côté cambium (cm)
 H_t : hauteur totale de la tige considérée (cm)

Remarque:

Cette formulation considère une section constante du phloème sur toute la hauteur de la tige, ce qui est inexacte. Toutefois, la référence de section du phloème est prise en bas de la tige, ce qui donne une estimation de I_{ph} par excès sur toute la hauteur de la tige (la section du phloème étant plus faible en haut qu'en bas).

$$\Rightarrow I_{ph} = \frac{dq_{ph}}{dt} \leftrightarrow \frac{dV_{ph}}{dt} = 2 \cdot \pi \cdot R_{ext} \cdot H_t \cdot \frac{dR_{ext}}{dt} - 2 \cdot \pi \cdot R_{int} \cdot H_t \cdot \frac{dR_{int}}{dt}$$

Le côté intérieur du phloème touchant le cambium, lui-même jouxtant le xylème, on suppose qu'il ne varie pas de taille et que toute la contraction est portée sur le côté extérieur (MOLZ et KLEPPER, 1973b).

$$\begin{aligned} dR_{int} = 0 \Rightarrow \frac{dV_{ph}}{dt} &= 2 \cdot \pi \cdot R_{ext} \cdot H_t \cdot \frac{dR_{ext}}{dt} \\ \text{or, } R_{ext} &= \frac{\varnothing_t}{2} \quad \text{où } \varnothing_t : \text{diamètre de tige (cm)} \end{aligned}$$

Un signe (-) est attribué à la variation de volume car le courant I_{ph} est défini dans le sens d'une participation, donc d'une perte de volume.

$$\text{Ainsi: } I_{ph} \leftrightarrow - \frac{dV_{ph}}{dt} = - 2 \cdot \pi \cdot \frac{\varnothing_t}{2} \cdot H_t \cdot \frac{d\left[\frac{\varnothing_t}{2}\right]}{dt} = - \frac{\pi \cdot H_t \cdot \varnothing_t}{2} \cdot \frac{d\varnothing_t}{dt}$$

En approximant aux éléments finis, on obtient ainsi l'équivalence suivante:

$$I_{ph} \leftrightarrow - \frac{\Delta V_{ph}}{\Delta t} = - \frac{\pi \cdot H_t \cdot \varnothing_t}{2} \cdot \frac{\Delta \varnothing_t}{\Delta t}$$

avec: I_{ph} = courant de participation du phloème/tige en $cm^3 \cdot h^{-1}$
 H_t = hauteur totale de la tige (cm)
 \varnothing_t = diamètre de tige pris au pied de la plante (cm)
 t = temps (h)

ANNEXE n°9

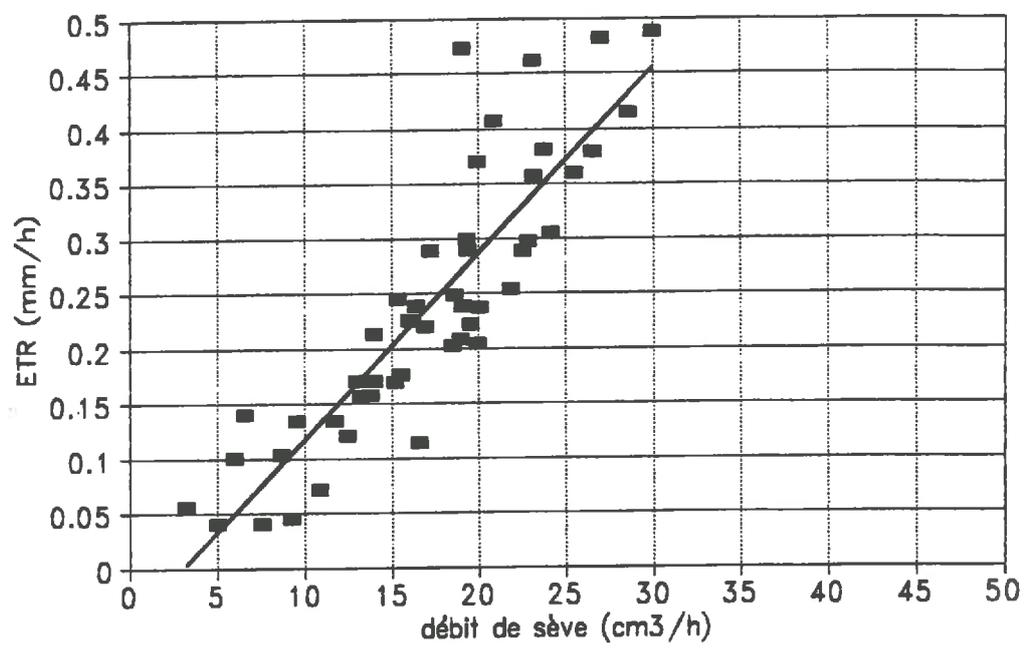
EXPRESSION DU DISCRIMINANT DE L'EQUATION CARACTERISTIQUE (3bis)
SOUS FORME D'UN TERME POSITIF

$$\begin{aligned}
 \Delta &= B^2 - 4.A.C = \left[R_{sp} \cdot \left(1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) + R_{tf} \right]^2 - 4 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \\
 &= R_{sp}^2 \cdot \left(1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right)^2 + R_{tf}^2 + 2 \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \cdot \left(1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) - 4 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \\
 &= R_{sp}^2 \cdot \left(1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right)^2 + R_{tf}^2 + 2 \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \cdot - 2 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \\
 &= R_{sp}^2 \cdot \left(1 + \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right)^2 + R_{tf}^2 + 2 \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \cdot \left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) \\
 &= R_{sp}^2 \cdot \left(1 + 2 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} + \left(\frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right)^2 \right) + R_{tf}^2 + 2 \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \cdot \left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) \\
 &= R_{sp}^2 \cdot \left(\left(1 - 2 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} + \left(\frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right)^2 \right) + 4 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) + R_{tf}^2 + 2 \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \cdot \left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) \\
 &= R_{sp}^2 \cdot \left(\left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right)^2 + 4 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) + R_{tf}^2 + 2 \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \cdot \left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) \\
 &= R_{sp}^2 \cdot \left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right)^2 + R_{tf}^2 + 2 \cdot R_{sp} \cdot R_{tf} \cdot \left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) + 4 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \cdot R_{sp}^2 \\
 &= \left[R_{sp} \cdot \left(1 - \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \right) + R_{tf} \right]^2 + 4 \cdot \frac{C_{mo}}{C_{fe}} \cdot R_{sp}^2
 \end{aligned}$$

Ainsi, comme C_{mo} et C_{fe} sont positifs, le discriminant est toujours positif.

Dsève – ETRcouvert entre 16h et 18h

Période du 27/08 au 15/09/90



ANNEXE n°10

CORRECTION DES DONNEES DE DEBIT DE SEVE

Le graphique ci-contre indique une corrélation relativement bonne entre ETR et débit de sève pendant la période 16h - 18h:

$$\text{ETR}(\text{mm/h}) = 0.0169 \cdot D_{\text{sève}}(\text{cm}^3/\text{h}) - 0.05$$

$$(r^2 = 0.77 \text{ sur } 49 \text{ points})$$

L'ordonnée à l'origine de la régression est très proche de zéro, vérifiant ainsi l'hypothèse que la transpiration égale l'absorption pendant cette période. Cette corrélation a été approximativement retrouvée en 1991 malgré le peu de données disponibles et parfois incertaines (A.ANTONINO, 1992).

Cependant, les valeurs obtenues supposées justes sont représentatives d'un couvert végétal car elles sont exprimées avec l'unité de l'ETR (mm/h). Afin de revenir à l'échelle de la plante et à l'unité cm³/h, il convient de faire intervenir la densité de plantes sur le terrain:

$$D_{\text{sève/plante}}(\text{cm}^3/\text{h/pl}) = \frac{1000 \cdot D_{\text{sève/couvert}}(\text{mm/h})}{\text{densité}(\text{pl}/\text{m}^2)}$$

Ainsi:

$$D_{s \text{ corr}} = \frac{1000}{d} \cdot (0.0169 \cdot D_{s \text{ mes}} - 0.05)$$

où:

* $D_{s \text{ corr}}$ = Débit de sève corrigé (cm³/h)

* $D_{s \text{ mes}}$ = Débit de sève mesuré (cm³/h)

* d = densité = 46.7 pl/m² en 1990

28.5 pl/m² en 1991 sur traitement sec

27.5 pl/m² en 1991 sur témoin irrigué

RESUME

L'influence d'un dessèchement sévère sur le comportement hydrique est abordée sur le soja grâce à l'étude comparée de cinq paramètres mesurés sur la plante: l'humidité pondérale, le potentiel hydrique, le diamètre d'organe, le débit de sève et la résistance stomatique.

Le potentiel hydrique par micropsychromètre ainsi que le débit de sève par la méthode du bilan de chaleur ont fait l'objet d'un approfondissement méthodologique. Une correction théorique est établie sur le potentiel hydrique par micropsychromètre en raison de la présence d'un gradient thermique entre le point de mesure et le tissu à mesurer. Elle est indispensable pour la mesure sur tige car les gradients, provoqués par la circulation de la sève qui refroidit la tige, sont trop forts pour être négligés. L'analyse détaillée du bilan de chaleur d'un volume de tige de soja chauffé révèle une grande importance du bilan de chaleur échangée latéralement, qui est par ailleurs mal estimé par une mesure de conduction à travers une paroi. Cette constatation aboutit à une simplification de la méthode sur soja et propose une autre technique de mesure des pertes ou gains latéraux de chaleur.

La validité des indicateurs hydriques de la plante en tant qu'indicateurs de stress est ensuite observée grâce à la comparaison de ceux-ci entre un traitement "sec" et un témoin "bien irrigué" mais aucun paramètre ne paraît avoir plus d'avantages que les autres. Néanmoins, l'intégration journalière des valeurs de chaque paramètre étudié (suivant la disponibilité des mesures) améliore notablement la qualité de l'indicateur mais aussi permet de tous les comparer sur la même base.

Enfin, l'analyse journalière des indicateurs hydriques de la plante est étudiée sous l'aspect des relations entre variables. Une cinétique caractéristique des paramètres au cours de la journée est établie avec son évolution au cours du dessèchement. L'interprétation de cette caractérisation conduit à une schématisation hydraulique du fonctionnement hydrique de la plante. L'ajustement entre l'absorption et la transpiration est réglé par la participation de "réservoirs": un représentant l'ensemble des feuilles, un autre attribué à la moelle de la tige et un dernier associé au tissu phloémique de la tige. Le schéma hydraulique est ensuite transformé en un schéma électrique équivalent. Mis en équations, ce modèle permet d'estimer l'intensité des flux d'eau dans toutes les branches du schéma "plante" ainsi que le niveau énergétique (potentiel) en différents points, à partir de la demande évaporative (transpiration), du niveau énergétique de l'interface "sol-racines" (équivalent potentiel de base) et du flux de participation du phloème de la tige (estimé grâce aux variations de diamètre). La simulation de l'absorption et du potentiel foliaire apparaît satisfaisante mais le modèle ne semble pas retranscrire tout-à-fait fidèlement les mécanismes hydriques développés par la plante car la relation entre potentiel foliaire et débit de sève, la plus sensible au dessèchement, n'est que partiellement retrouvée par le modèle.

MOTS CLEFS: Déficit hydrique, soja, potentiel hydrique, flux de sève, micropsychrométrie, micromorphométrie, indicateurs de stress, réservoirs, modélisation, analogie électrique.