

THÈSE

de



DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

PRÉSENTÉE A L'UNIVERSITÉ PARIS VII

par

NADER BASSIL KATERJI

pour obtenir le grade de DOCTEUR ES SCIENCES

ETUDE ET MODÉLISATION DES TRANSFERTS HYDRIQUES DANS LE SYSTÈME

SOL-PLANTE-ATMOSPHERE

(TEXTES)

soutenue le 15 juin 1982 devant la commission d'examen :

M. M. HELLER

LOUGUET

PERRIER

SAUGIER

VIEIRA DA SILVA

R E S U M E

Le mémoire présenté analyse le transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère à l'échelle d'un couvert de Luzerne en milieu naturel. Les principaux thèmes de recherche qui découlent de cette analyse se trouvent souvent traités en quatre parties.

- Dans la première partie, après une description du milieu étudié, nous présentons le dispositif expérimental utilisé pour contrôler les paramètres nécessaires à l'étude.

- La deuxième partie est consacrée à l'analyse du transfert d'eau à travers la plante. Tout d'abord, nous envisageons une analyse simple en flux conservatif et nous soulignons grâce à la vérification expérimentale les limites d'application de cette approche, puis nous abordons le transfert hydrique en flux non conservatif à travers la description et la vérification d'un modèle dynamique qui prend en considération le rôle des compartiments de stockage de l'eau dans la plante et la façon dont cette eau est libérée et récupérée au cours de la journée.

- La troisième partie est consacrée à l'étude du transfert hydrique en phase vapeur, nous décrivons d'abord les méthodes qui permettent d'obtenir la résistance stomatique globale du couvert, puis nous analysons et interprétons cette résistance en tenant compte des liaisons possibles entre le transfert d'eau en phase liquide et le transfert d'eau en phase gazeuse. Ceci nous amène à proposer un schéma général du transfert d'eau dans le système sol-plante-atmosphère qui permet d'interpréter le rôle particulier des réservoirs en eau de la plante sur la résistance globale du couvert) en présence et en l'absence d'un stress hydrique.

- Dans la quatrième partie, à travers une étude analytique de l'évapotranspiration qui s'appuie sur les relations trouvées dans les études précédentes, nous essayons de dégager des approches pratiques au niveau de l'estimation de l'évapotranspiration.

Enfin dans une conclusion générale, nous insistons sur les perspectives de recherches qui découlent de nos résultats ainsi que les applications possibles dans le domaine agronomique.

Les mots clés: Bilan de l'eau - Conductance hydrique - Couvert végétal -
Evapotranspiration réelle - Luzerne - Potentiel hydrique -
Réservoir plante - Résistance du couvert - Résistance
stomatique - Teneur en eau - Transfert de l'eau -

AVANT PROPOS

Ce travail est l'aboutissement de huit années de recherches sur les problèmes hydriques effectués à la station de Bioclimatologie de Versailles de l'Institut National de Recherche Agronomique.

Il m'est agréable d'abord d'exprimer mes remerciements et ma gratitude aux membres du jury,

A Monsieur le Professeur HELLER qui a bien voulu examiner le manuscrit et m'a fait l'honneur de présider la commission d'examen.

A Monsieur le Professeur VIEIRA DA SILVA qui a toujours témoigné de l'intérêt pour mon travail.

A Monsieur Alain PERRIER, Directeur de la station de Bioclimatologie, je suis heureux d'exprimer ma gratitude pour l'accueil chaleureux, l'atmosphère d'amitié et pour le soutien que j'ai trouvé auprès de lui.

Je remercie particulièrement Monsieur le Professeur LOUGUET et Monsieur le Professeur SAUGIER qui ont bien voulu juger le travail et faire partie du jury.

Je désire exprimer ma profonde reconnaissance à Monsieur HALLAIRE pour l'aide qu'il m'a apportée au cours de la mise au point de ce travail, pour sa gentillesse et pour le grand intérêt de ses suggestions.

Je tiens à exprimer à Messieurs VERNET, DURAND, ITIER et à Madame MENOUX-BOYER mes vifs remerciements pour l'aide précieuse qu'ils m'ont apportée.

Je remercie amicalement Monsieur OULID AÏSSA pour l'aide technique très efficace qu'il m'a apportée. Il en va de même de plusieurs techniciens qui m'ont grandement aidé dans la réalisation de ce travail : Messieurs RENARD, BACH, FLURA, ALIX, LECLERC, LAURENSOT en particulier.

Que toutes les personnes qui ont contribué à la mise au point de ce mémoire reçoivent ici le témoignage de ma reconnaissance :

Madame LE BARS pour le soin qu'elle a apporté à l'impression de ce texte,

Madame MASSON qui a assuré avec beaucoup de gentillesse les dessins de ce mémoire,

Mesdames BAZIRE, ROURE, MISERY qui ont facilité avec beaucoup de gentillesse la réalisation technique et la présentation de cette thèse.

Mes pensées vont aussi à ma femme qui a payé de sa personne au cours de longues années. Grâce à son soutien et à sa compréhension, elle a rendu tout possible.

S O M M A I R E

LISTE DES SYMBOLES

INTRODUCTION GENERALE	1
------------------------------------	----------

PREMIERE PARTIE - PRESENTATION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL :

ETUDE DU MILIEU, METHODES ET TECHNIQUES UTILISEES

Chapître 1 - Etude du milieu	5
1 - Les caractères du milieu	6
2 - Evolution du climat à La Minière au cours des années 1978-1979-1980	6
3 - Le sol	9
4 - Description du matériel végétal utilisé	10
4-1- Mesure de l'indice foliaire (LAI)	12
4-2- Mesure du profil de l'indice foliaire	13
4-3- Mesure du profil racinaire sous la luzerne	14
4-4- Conclusion	14
Chapître 2 - Méthodes et techniques utilisées	15
I - <u>Le potentiel hydrique : notions et mesures</u>	15
1 - Notion du potentiel hydrique ψ	15
2 - Mesure du potentiel hydrique dans le sol par les micropsychromètres à effet PELTIER	16
2-1- Principe de la méthode	17
2-2- Description de micropsychromètre à effet PELTIER	17
2-3- Processus de mesure	17
2-4- Etalonnage des capteurs	18
2-5- Problèmes soulevés par l'utilisation des micropsychromètres à effet PELTIER dans les conditions naturelles	19
a) Effet des gradients de température	19
b) La stabilité du coefficient d'etalonnage	19
2-6- La mise en place et la conduite des mesures	19
2-7- Discussion de quelques résultats expérimentaux	20
3 - Mesure du potentiel hydrique dans les feuilles ψ_F	21
3-1- Principe de la méthode de la chambre à pression	21
3-2- Problèmes soulevés par l'utilisation de la chambre à pression	22
3-3- Comparaison entre les valeurs de ψ_F obtenues par les différentes méthodes	23
3-4- La précision expérimentale	23
II - <u>Mesure des variations journalières du contenu en eau de la plante</u>	27
1 - Principe de la méthode	27
2 - Description de l'appareil et montage du dispositif expérimental	28
3 - Calcul de la teneur en eau de la végétation	28
4 - Problèmes soulevés par l'utilisation de la méthode dans le milieu naturel	28

III - La résistance stomatique : notions et mesures	29
1 - Notion de la résistance stomatique	29
2 - Mesure de la résistance stomatique dans les conditions naturelles du champ	31
2-1- Principe de l'appareil de mesure	31
2-2- Etalonnage de l'appareil de mesure dans des conditions climatiques stables	32
2-3- Etalonnage de l'appareil de mesure dans des conditions climatiques variables	33
2-3-1- Le rôle de la température	34
2-3-2- Le rôle de la vitesse du vent	34
2-4- Problèmes soulevés par l'utilisation de l'appareil dans le milieu naturel	35
IV - L'évapotranspiration réelle (ETR) : notion et mesures	35
1 - Principe de la méthode	36
2 - Système de mesure BEARN	38
3 - Précision de la mesure	39

DEUXIEME PARTIE - LE TRANSFERT HYDRIQUE EN PHASE LIQUIDE DANS LE SYSTEME SOL-PLANTE

Chapitre 1 - Le transfert hydrique en régime de flux conservatif	41
I - Mise au point bibliographique	41
1 - Modèle général du transfert d'eau en régime de flux conservatif	41
2 - Schématisation de trajet d'eau dans le système sol-plante	42
2-1- La résistance à la circulation de l'eau vers les racines r_1	42
2-2- La résistance à la pénétration radiale de l'eau à travers les racines r_2	44
2-3- La résistance à la circulation de l'eau dans le xylème r_3	46
2-4- La résistance à la circulation de l'eau dans la feuille r_4	47
2-5- Résultats expérimentaux concernant l'importance relative des différentes composantes de R_{sp}	47
3 - Les forces motrices de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère	49
3-1- Les forces motrices dans la circulation passive	49
3-2- L'hypothèse d'une circulation active et d'une force motrice exercée par la plante	50
4 - Vérification expérimentale du modèle de VAN HONERT : analyse critique de la signification des relations obtenues	50
5 - Conclusion générale et perspective de recherche	53
II - Aspects méthodologiques soulevés par l'étude du transfert hydrique à l'échelle d'un couvert végétal	55
1 - Le potentiel moyen de l'eau dans la zone racinaire	55

1-1- Proposition d'une formule de calcul	55
1-2- Pratique de la mesure	57
1-3- Critique de la méthode de calcul choisie	58
2 - Le potentiel moyen dans les feuilles	59
2-1- Proposition d'une formule de calcul	59
2-2- Pratique de la mesure du potentiel moyen dans les feuilles	61
2-2-1- La mesure du potentiel hydrique dans les feuilles	61
2-2-2- Le calcul du coefficient Li	61
3 - Comparaison expérimentale entre les différentes méthodes de calcul des potentiels moyens dans les feuilles et dans le sol	63
4 - La transpiration végétale T	64
III - Vérification expérimentale	66
1 - Relation entre le potentiel hydrique des feuilles et l'évapotranspiration	66
1-1- La relation $\psi_F = f(EVR)$ pendant les journées de temps couvert	67
1-2- La relation $\psi_F = f(EVR)$ pendant les journées de beau temps	68
1-3- La relation $\psi_F = f(EVR)$ pendant les journées de temps variable	69
2 - La conductance apparente dans le système sol-plante	70
2-1- La relation entre la conductance H et l'EVR au cours de la journée	70
2-2- La relation entre la conductance H et l'EVR : généralisation à l'échelle de toutes les périodes de croissance	71
2-3- Conséquence de la relation entre H et EVR : proposition d'une formule empirique permettant le calcul de l'EVR	72
2-4- Vérification de la formule proposée	73
3 - Conclusion générale	73
Chapitre 2 - Le transfert d'eau en régime de flux non conservatif .	76
1 - Rappels de quelques notions de base	76
1-1- Notion de flux non conservatif	76
1-2- Les réservoirs en eau du végétal	77
2 - Elaboration d'un modèle dynamique de transfert de l'eau dans le système sol-plante	79
2-1- La caractérisation physique du modèle et son fonctionnement	79
2-2- Les équations de base du modèle	80
2-3- Solution du système d'équation	81
3 - Détermination des paramètres du modèle	83
3-1- Détermination de la résistance R	83
3-2- Détermination de $V_{a,r}$	85
3-3- Détermination de l'évolution diurne de la transpiration T en fonction du temps	88
4 - Vérification du modèle et exemples d'application	88

4-1- Evolution des variables de sortie du modèle au cours d'une journée complète	88
4-2- Exemples typiques de l'évolution des variables de sortie du modèle pendant la période du dessèchement du couvert au cours des journées de beau temps	93
4-3- Conclusion	94
5 - Vérification de la validité des calculs et des hypothèses du modèle	95
5-1- Confrontation entre le flux intérieur obtenu par le modèle et la variation du contenu en eau de la masse aérienne du couvert déterminée par absorption d'ondes centimétriques	95
5-2- Remarques sur les paramètres et les calculs du modèle considérés sur l'ensemble des journées étudiées	99
5-2-1- Evolution du coefficient $ m $ au cours du temps	100
5-2-2- Le coefficient V_a	101
5-2-3- La résistance r	102
5-2-4- Estimation de la contribution du réservoir-plante à l'ETR mesurée	103
5-3- Interprétation de la relation entre le potentiel hydrique foliaire (ψ_F) et certains facteurs du milieu	104
5-3-1- Le potentiel hydrique ψ_F en relation avec les différents facteurs climatiques du milieu au cours de la journée	105
a) ψ_F et le rayonnement net R_n au cours de la journée	105
b) ψ_F et le déficit hydrique de l'air $T_a - T_r$ au cours de la journée	105
c) ψ_F et la demande climatique E_p^* au cours de la journée	106
d) Conclusion	107
5-3-2- La relation horaire entre le ψ_F et les différents facteurs du milieu : essai de généralisation sur plusieurs périodes végétatives	107
a) ψ_F et le rayonnement net	107
b) ψ_F et le déficit hydrique de l'air ...	108
c) ψ_F et la demande climatique	109
d) Conclusion	109
5-3-3- La relation entre le potentiel moyen journalier de la feuille $\bar{\psi}_Fj$ et les valeurs moyennes journalières de différents facteurs climatiques	109
5-3-4- Le potentiel moyen journalier de la feuille $\bar{\psi}_Fj$ en relation avec le potentiel moyen dans le sol ψ_s	110
5-3-5- Conclusion générale	111
Chapitre 3 - Résumé et conclusion	112

TROISIÈME PARTIE - LE TRANSFERT HYDRIQUE EN PHASE GAZEUSE

<u>Chapître 1 - Les échanges hydriques en phase gazeuse entre le couvert et le milieu naturel ; signification des modèles proposés et vérification expérimentale</u>	116
I - <u>Mise au point bibliographique</u>	116
1 - Rappels des relations de base	116
2 - Formulation de l'évapotranspiration réelle d'un couvert : analyse théorique et modèles élaborés	119
2-1- Modèle de MONTEITH	119
2-2- Modèle de PERRIER	121
2-2-1- L'évapotranspiration potentielle théorique Ep*	122
2-2-2- L'évapotranspiration Ep	122
2-2-3- L'évapotranspiration réelle ETR ..	123
3 - Conclusion générale et signification de la résistance RV	124
II - <u>Problèmes de méthodologie soulevés par la mesure de résistance globale du couvert</u>	
1 - Détermination de la résistance globale du couvert RV	126
2 - Calcul de la résistance stomatique Rs du couvert à partir des mesures locales de rs	127
2-1- Choix d'une méthode de calcul et pratique de la mesure	129
2-2- Précision de la mesure de Rs	131
3 - Comparaison de la résistance du couvert Rs déduite des mesures ponctuelles rs à la résistance RV du couvert déduite de l'ETR	133
4 - Vérification expérimentale de la relation Rs et RV ..	134
5 - Vérification expérimentale de Rs. Calcul de l'ETR à partir des mesures de Rs	135
6 - Evolution de la résistance moyenne journalière du couvert au cours de la période de croissance : Généralisation sur plusieurs coupes de luzerne	136
7 - Conclusion générale	137
<u>Chapître 2 - Etude et interprétation de la résistance du couvert Rs : Rôle particulier du réservoir-plante</u>	138
1 - Action des paramètres climatiques sur la résistance du couvert : rôle particulier de la lumière	140
2 - Quelques hypothèses concernant la régulation hydrique	143
2-1- Relation entre la résistance du couvert et le potentiel hydrique foliaire	143
2-2- Schéma général du transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère: rôle particulier des réservoirs en eau de la plante	144
3 - La résistance du couvert en relation avec le déficit hydrique du sol	148
4 - Essai d'interprétation de la régulation hydrique en condition de stress hydrique édaphique : rôle particulier du réservoir-plante	150

QUATRIEME PARTIE - APPLICATION A LA MODELISATION DE L'EVAPOTRANSPIRATION
DE LA LUZERNE

<u>MODELISATION DE L'EVAPOTRANSPIRATION REELLE DE LA LUZERNE</u>	154
I - <u>Estimation de la résistance Rs à partir des mesures climatiques</u>	154
1 - Formule d'approche	154
2 - La variation du rapport Rs/ra en fonction de rc/ra ..	156
3 - Calcul de l'ETR horaire à partir des valeurs estimées de Rs	158
II - <u>Estimation de l'ETR à partir de mesures climatiques simples</u>	159
1 - Analyse du coefficient C à l'échelle locale	160
a) Le rôle des facteurs climatiques	160
b) Le rôle du stade phénologique	162
c) Les conditions hydriques du sol	162
2 - Etude générale du coefficient C	163
3 - Signification du coefficient C	166
4 - Conclusion générale	167
RESUME DE LA TROISIEME ET LA QUATRIEME PARTIE	169
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES	171
BIBLIOGRAPHIE	176
ANNEXE	194

LISTE DES SYMBOLES

a	L'absorption racinaire (mm.h^{-1})
a'	Albédo des surfaces
B	Inverse de la pente de la droite obtenue au début de la journée entre ψF et ETR ($\text{W m}^{-2}.\text{Bar}^{-1}$)
c	Coefficient cultural ETR / $(Rn + \phi o).P'/P' + \gamma$
c_1	Coefficient cultural ETR / $Rn.P'/P' + \gamma$
c_2	Coefficient cultural ETR / $(Rn + \phi o)$
c_3	Coefficient cultural (ETR / Rn)
c_p	Chaleur massique de l'air ($\text{J.Kg}^{-1}.\text{°C}^{-1}$)
d	Hauteur de déplacement du plan de référence (m)
e	L'humidité de l'air
EA	Terme convectif $\{EA = (L'M/R'T') P'(Ta-Tr)/ra\}$ (W m^{-2})
Ep^*	Evapotranspiration potentielle théorique (W m^{-2})
Ep	Evapotranspiration potentielle vraie du couvert (W m^{-2})
ETR	Evapotranspiration réelle (W m^{-2})
ETRc	Evapotranspiration critique $[P'(Rn + \phi o)/(P' + \gamma)]$ (W m^{-2})
EV	Evaporation du sol (W m^{-2})
\overline{Ep}_j	Valeur moyenne journalière de l'évapotranspiration potentielle (mm.j^{-1})
\overline{ETR}_j	Valeur moyenne journalière de l'évapotranspiration réelle (mm.j^{-1})
FZ	Surface foliaire cumulée entre le niveau Z_h et un niveau Z
G	Compartiment dont la variation de teneur en eau conduit à une ouverture ou une fermeture stomatique
g	Flux d'eau cédé ou récupéré par le compartiment G
H	Conductance dans le système sol-plante ($\text{W m}^{-2}.\text{Bar}^{-1}$)
h	Hauteur de la végétation
k	Constante de VON KARMANN (0,4)
K	Rapport entre la masse racinaire dans une strate du sol donnée et la masse totale de la zone racinaire
K'	Rapport entre la longueur des racines dans une strate du sol donnée et la longueur totale des racines dans la zone racinaire
$K(z)$	Diffusivité turbulente de quantité de mouvement ($\text{m}^2.\text{s}^{-1}$)
L'	Chaleur latente de vaporisation (J.Kg^{-1})
L	Rapport entre la transpiration végétale d'une strate de végétation donnée et la transpiration totale de la végétation
M	Masse molaire de l'eau (18 g. mol^{-1})
m	Pente de la droite obtenue au début de la journée ($V_\alpha = 0$) entre ψF et T (Bars.h. mm^{-1})

P'	Dérivée de la pression de vapeur saturante pour Ta (Pa. °C ⁻¹)
PTa	Pression saturante de vapeur d'eau à la température Ta (Pa)
PTh	Pression saturante de vapeur d'eau à la température Th (Pa)
PTr	Pression saturante de vapeur d'eau à la température Tr (Pa)
q	Flux intérieur (dessèchement qd ou réhumectation qh) de la plante (mm h ⁻¹)
R'	Constante des gaz parfaits (8.32 J . mol ⁻¹ °K ⁻¹)
R	Somme de la résistance à la circulation de l'eau dans la couche limite du sol entourant les racines et de la résistance à la pénétration radiale de l'eau dans les racines (Bars.h.mm ⁻¹)
r'	Résistance rencontrée par la transpiration lors du trajet racine-feuille (Bars.h.mm ⁻¹)
r	Résistance à la circulation de l'eau entre le réservoir-plante et la feuille (Bars.h.mm ⁻¹)
r1	Résistance à la circulation de l'eau vers les racines (Bars.h.mm ⁻¹)
r2	Résistance à la pénétration radiale de l'eau à travers les racines (Bars.h.mm ⁻¹)
r3	Résistance à la circulation de l'eau dans le xylème (Bars.h.mm ⁻¹)
r4	Résistance à la circulation de l'eau dans les feuilles (Bars.h.mm ⁻¹)
ra	Résistance aérodynamique entre les niveaux Zh et Zr (s.m ⁻¹)
Ra	Rayonnement atmosphérique
rc	Résistance critique $[(L'M/R'T')(P' + \gamma)(Ta - Tr) / (Rn + \phi_0)]$ (s.m ⁻¹)
rg	Résistance à la circulation de l'eau entre le comportement stomatique et la feuille (Bars.h.mm ⁻¹)
Rg	Rayonnement global (W m ⁻²)
Rn	Rayonnement net (W m ⁻²)
Rp	Résistance de l'espace poreux du couvert (s m ⁻¹)
rs	Résistance stomatique par unité de surface (s m ⁻¹)
Rsf	Résistance équivalente foliaire (s.m ⁻¹)
Rs	Résistance stomatique moyenne du couvert (s.m ⁻¹)
Rsfi	Résistance stomatique moyenne d'une tranche de végétation (s.m ⁻¹)
Rsp	Résistance à la circulation de l'eau dans le système sol-plante (Bars.h.mm ⁻¹)
RV	Résistance globale du couvert (Rs + Rp) (s.m ⁻¹)
T'	Température moyenne de l'air en (°K)
T	La transpiration végétale (mm.h. ⁻¹) déduit par un coefficient (0,85) de l'ETR
Ta	Température de l'air (Niveau Zr) (°C)
Ta - Tr	Déficit hydrique de l'air en (°C)
Th	Température humide de l'air (°C)
Tr	Température du point de rosée de l'air (niveau Zr) (°C)

U	Vitesse du vent ($m.s^{-1}$)
U*	Vitesse de frottement du couvert ($m.s^{-1}$)
v	Volume d'eau à l'instant (t) dans le réservoir-plante (mm)
V	Volume d'eau contenu par unité de surface du sol dans le réservoir-plante à pleine turgescence (mm)
Zh	Hauteur du couvert (m)
Zo	Epaisseur de rugosité du couvert (m)
Zr	Hauteur de référence au dessus du couvert (m)
a	Dérivée de la relation entre la teneur en eau du réservoir-plante et le potentiel ψ_P (mm.Bar $^{-1}$)
γ	Constante psychrométrique
ϵ	Emissivité des surfaces (grandes longueurs d'ondes)
ρ	Masse volumique de l'air ($Kg.m^{-3}$)
ϕ_0	Flux conductif de chaleur à la surface du sol ($W m^{-2}$)
ϕ_s	Flux de chaleur sensible au niveau Z ($W m^{-2}$)
ϕ_L	Flux de chaleur latente au niveau Z ($W m^{-2}$)
ψ_A	Potentiel de l'eau dans l'air (Bars)
ψ_F	Potentiel de l'eau dans les feuilles (Bars)
ψ_{Fst}	Potentiel foliaire moyen dans une strate de végétation (Bar)
ψ_g	Potentiel de l'eau dans le compartiment stomatique (Bars)
ψ_P	Potentiel de l'eau dans le réservoir-plante (Bars)
ψ_s	Potentiel de l'eau dans le sol
ψ_{sst}	Potentiel de l'eau dans une strate du sol
σ	Constante de STEPHAN-BOLTZMAN ($W m^{-2}.^{\circ}K^{-4}$)

INTRODUCTION GENERALE

Les plantes liées à leur milieu au cours de leur cycle de vie doivent subir de ce fait les contraintes qu'il leur impose. Néanmoins et face à ce handicap, les plantes disposent en contre partie d'une remarquable faculté d'adaptation et d'une souplesse fonctionnelle et structurale qui leur assurent les moyens d'échapper aux impératifs du milieu. A titre d'exemple on peut mentionner la structure plasmatique qui dote la plante d'une grande résistance au froid et à la température. Certains moyens d'adaptation qui leur permettent d'éviter les conséquences d'une sécheresse prolongée, comme la modification des résistances intérieures, l'accélération du cycle végétatif, la diminution de la surface d'échange, l'augmentation de la densité racinaire conduisant à la colonisation des couches plus profondes du sol

Cependant même lorsque les conditions du milieu sont favorables, la vie d'une plante, dans le milieu naturel, continue d'être en réalité une solution de compromis qui doit lui assurer à chaque moment la possibilité d'exposer des tissus photosynthétiquement actifs au rayonnement solaire, de les alimenter en eau, en gaz carbonique et en substances minérales, tout en évitant qu'ils se déssèchent. C'est à ce niveau que l'eau apparaît comme un élément vital pour la vie des plantes, car pour assurer une efficience photosynthétique élevée, il a été démontré que la plante doit assurer constamment une bonne alimentation hydrique équivalente aux pertes d'eau à travers les stomates. Cette évacuation, appelée transpiration représente une obligation physique, régulée par l'ouverture stomatiqe ; ces stomates plus ou moins ouverts représentent la seule voie pour la pénétration du gaz carbonique, d'où son importance.

Pendant longtemps, un formalisme simple proposé par VAN HONERT (1948) a dominé les études concernant la relation "plante-eau". Cet auteur remarquant que les plantes herbacées en général ont de faibles réserves

hydriques par rapport au flux transpiratoire qui les traverse, considère la circulation de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère comme un processus en chaîne et applique à la circulation un régime de flux conservatif. Pour traiter ce transfert il utilise les relations fondamentales suivantes :

$$\text{Absorption} = \frac{\psi_F - \psi_s}{R_{sp}} = \text{Transpiration} = \frac{\psi_A - \psi_F}{r_a + r_s}$$

avec ψ_F , ψ_s , ψ_A respectivement le potentiel de l'eau dans la feuille, dans le sol et dans l'atmosphère. R_{sp} désigne la somme des résistances en phase liquide, r_a et r_s sont les résistances aérodynamique et stomatique de la phase gazeuse.

En prenant des valeurs moyennes de potentiels hydriques au niveau du sol, de la plante et de l'atmosphère, (figure 1), il montre que de toutes les résistances, ce sont celles de l'interface plante-atmosphère et notamment la résistance stomatique qui, de loin, sont les plus importantes pour la transpiration.

La formulation précédente a intéressé beaucoup les chercheurs, car elle réduisait pratiquement l'intervention de la plante à un seul facteur, la résistance stomatique ; Ce qui du point de vue d'une modélisation de l'évapotranspiration (terme qui englobe la transpiration de la plante et l'évaporation du sol) est très avantageuse. Mais lorsqu'on a voulu par la suite analyser les facteurs physiques et biologiques susceptibles d'influencer cette résistance stomatique, des difficultés sont apparues. En effet en admettant l'hypothèse d'un transfert hydrique en régime permanent et en isolant la réaction stomatique de toutes les liaisons éventuelles qu'elle peut avoir avec les échanges hydriques qui ont lieu à l'intérieur de la plante, comme le montrent certaines expériences, l'interprétation de la résistance stomatique devrait rester dans le domaine des hypothèses et déboucher sur des relations descriptives comme le montre notre mémoire présenté en 1977.

L'idée de départ de ce mémoire repose sur le fait qu'un transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère analysé exclusivement au niveau des stomates conduit à une analyse incomplète sinon insuffisante du phénomène étudié. Il faut donc analyser et décrire le mécanisme du

transfert de l'eau dans le végétal (transfert en phase liquide) qui permet alors non seulement d'interpréter la réaction stomatique mais aussi de mieux découvrir la stratégie d'adaptation de la plante à la sécheresse. Or ce type d'étude est rare et pratiquement inexistant lorsque l'analyse est envisagée à l'échelle d'un couvert végétal, d'où le choix du sujet présenté.

Ce mémoire propose de contribuer à l'effort mené dans ce domaine. Notre étude des transferts de l'eau portera à la fois sur l'étude des deux interfaces sol-plante et plante-atmosphère ainsi que sur les liaisons entre les deux transferts.

Dans la première partie, après une description du matériel végétal et des conditions climatiques et édaphiques dans lesquelles est effectuée l'étude, nous présentons le dispositif expérimental utilisé pour contrôler les paramètres nécessaires à l'étude de transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère.

La deuxième partie sera consacrée à l'étude du transfert hydrique en phase liquide après une revue bibliographique consacrée à l'analyse des obstacles rencontrés par l'eau lors de son transfert du sol vers les feuilles, et la description des méthodes permettant dans les conditions du champ d'atteindre les paramètres nécessaires à l'étude du transfert en phase liquide, la formule de VAN HONERT sera testée dans différentes conditions climatiques. Cette vérification sera suivie par une discussion qui permettra de dégager les limites d'application de cette formulation. Un modèle du fonctionnement des transferts hydriques en milieu naturel sera alors proposé ; il permettra de rendre compte du problème posé dans toutes les conditions climatiques grâce à la prise en considération du rôle des compartiments de stockage de l'eau dans la plante et la façon dont cette eau est libérée et récupérée au cours de la journée. Enfin sous la forme d'une discussion générale, nous examinerons la validité des calculs et des hypothèses du modèle proposé.

Dans la troisième partie consacrée à l'étude du transfert hydrique en phase vapeur, nous examinerons dans le premier chapitre les modèles proposés pour analyser les échanges hydriques en phase gazeuse entre le couvert végétal et le milieu naturel ainsi que l'aspect méthodologique lié

à la vérification de ces modèles. Dans le deuxième chapître, nous analyserons et interpréterons la résistance globale du couvert au transfert d'eau en mettant l'accent notamment sur la liaison entre le transfert d'eau en phase liquide et le transfert d'eau en phase gazeuse à travers un schéma général du transfert d'eau dans le système sol-plante-atmosphère qui permettra d'interpréter le rôle particulier des réserves en eau de la plante sur la résistance globale du couvert en présence et en l'absence d'un stress hydrique.

Dans la quatrième partie et à travers une étude analytique de l'évapotranspiration qui s'appuie sur les relations trouvées dans l'étude précédente, nous essayerons de dégager les applications agronomiques qui découlent de notre étude, notamment au niveau de l'estimation de l'évapotranspiration.

Enfin une conclusion générale qui tient compte des résultats expérimentaux obtenus pendant cette étude, permettra d'insister sur quelques perspectives de recherches qui découlent de nos résultats, ainsi que sur les applications qui peuvent présenter une certaine importance dans le domaine agronomique.

PREMIERE PARTIE

PRESENTATION DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL : ETUDE DU MILIEU, METHODES
ET TECHNIQUES UTILISEES

PREMIER CHAPITREETUDE DU MILIEU

Les expériences ont été réalisées au cours des années 1978, 1979 et 1980 au domaine expérimental de La Minière sur une parcelle de 2,5 hectares de surface. Celle-ci était équipée par :

- Des tubes d'accès pour suivre les variations du stock d'eau dans le sol par la méthode neutronique
- Un dispositif permettant d'obtenir les mesures du potentiel hydrique dans les différentes couches du sol
- Un dispositif permettant de suivre la masse d'eau dans la partie aérienne de la végétation
- Un système de mesure du bilan d'énergie B.E.A.R.N.
- Des appareils nécessaires pour obtenir les profils climatiques au dessus de la végétation.

A quelques mètres de la parcelle expérimentale se trouve le laboratoire de campagne, dans lequel sont groupés les autres appareils de mesure (chambre à pression, appareil de mesure de l'indice foliaire, acquisition de données pour collecter les paramètres climatiques), ainsi que l'unité de calcul utilisée pour dépouiller les résultats collectés.

Les études ont porté sur une culture de luzerne (*Médicago Sativa*) variété Du Puits semé en 1977 à 20 cm d'écartement. Ce choix a été dicté par la croissance rapide de la luzerne qui permet d'étudier au cours de l'année plusieurs cycles de végétation dans des conditions climatiques différentes. En effet dans nos conditions expérimentales et en effectuant la fauche systématiquement au début de la floraison, il est possible d'obtenir 4 coupes de luzerne au cours de l'année :

- La première coupe correspond à la période début avril - début juin
- La deuxième coupe correspond à la période début juin - mi juillet
- La troisième coupe correspond à la période mi juillet - fin août
- La quatrième coupe correspond à la période fin août - début octobre

1 - LES CARACTERES DU MILIEU

La Station expérimentale de La Minière est située près de Versailles en position de plateau. Le plateau de La Minière est très dégagé et par conséquent venteux. Des vitesses de vent peuvent atteindre 9 m.s^{-1} surtout pendant l'hiver.

Les données climatiques de La Minière sont trop récentes (depuis 1971) pour que des normales aient pu être calculées, mais leurs comparaisons avec celles de Versailles (situé à 9 km au nord de La Minière et possédant des enregistrements depuis 1928) montrent que les données moyennes de Versailles s'appliquent à La Minière (KATERJI 1977). Des différences transitoires peuvent cependant apparaître : orages localisés, brouillards, en raison des situations topographiques différentes.

Les moyennes mensuelles de température, de précipitation, de rayonnement solaire, de fraction d'insolation, obtenues à la Station de Versailles sont présentées tableau 1.

On constate que la pluviosité de la région est régulièrement répartie pendant l'année avec toutefois un minimum pendant les mois de février et mars. Pour ce qui concerne la température minimale et maximale, janvier, décembre et février sont les mois les plus régulièrement froids, mais les minimums absolus sont généralement atteints en janvier et février, tandis que les mois de juillet et août sont les mois les plus chauds. Le rayonnement global reçu passe par un minimum pendant le mois de décembre et par un maximum pendant les mois de juin et juillet ; toutefois, en moyenne mensuelle, le maximum de la durée d'insolation ne dépasse pas 50 % de la durée théorique du jour.

2 - EVOLUTION DU CLIMAT A LA MINIERE AU COURS DES ANNEES 1978-1979-1980

Les mesures sur luzerne débutent fin mai et se terminent fin août ou début septembre avec la fauche de la troisième coupe, ce qui permet pratiquement de suivre une partie du premier cycle végétatif de la culture ainsi que le deuxième et le troisième cycle. Ces derniers dont la période de

TABLEAU 1

Valeurs climatiques moyennes mensuelles obtenues à Versailles
 (Pour les précipitations, les températures et la fraction d'insolation les moyennes portent sur la période 1928-1970 . Pour le rayonnement global la moyenne porte sur la période 1941-1970)

Mois	Température minimale °C	Température maximale °C	Rayonnement global MJ/m ²	Précipitations mm	Fraction d'insolation %
Janvier	0,3	5,3	102,9	51,9	0,22
Février	0,5	6,6	159,3	40,7	0,30
Mars	2,3	11	315,2	36,7	0,41
Avril	4,6	14,4	447,8	46,3	0,45
Mai	7,6	18,8	563,4	55,3	0,47
Juin	10,6	21,4	606,1	52,9	0,51
Juillet	12,3	23,3	607,8	52	0,50
Août	12,1	22,9	500,8	57	0,51
Septembre	10,3	20,4	366,4	53,5	0,46
Octobre	6,8	15,1	234,4	51,9	0,39
Novembre	3,7	9,5	113,6	56	0,23
Décembre	1,2	5,8	80,6	51,7	0,19

TABLEAU 2

Valeurs climatiques moyennes mensuelles obtenues à La Minière au cours des années 1978-1979-1980

Mois	Température minimale °C	Température maximale °C	Rayonnement global MJ /m ²	Précipitation mm	Fraction d'insolation %							
					78	79	80	78	79	80	78	79
Mai	8,7	7,7	10,2	16,4	449	588	589	58,4	54,8	63,3	0,44	0,42
Juin	10,2	11,36	11,4	18,5	19,8	567	590	594	62,2	31,7	63,5	0,35
Juillet	11,8	11,84	11,8	20,3	22,2	22,2	560	661	532	41,8	23,5	10,9
Août	10,8	11,76	11,76	20,9	20,69	20,7	573	514	549	39,5	64,8	24
Septembre	9,16	9,8	9,8	19,3	19,75	19,8	413	428	413	49,2	16,1	23
											0,54	0,49
												0,49

de croissance coïncide avec les mois chauds de l'année sont les plus intéressants pour l'analyse des transferts hydriques.

L'évolution des principales données climatiques de La Minière se trouve résumée pour les années 1978, 1979 et 1980 et pour la période de mesure de mai à septembre dans le tableau 2.

On constate d'après ces données que les températures obtenues au cours de ces trois années sont assez proches de celles observées normalement dans la région quoique sensiblement inférieures et il en va de même pour le rayonnement global et la fraction d'insolation.

Quant à la pluviosité bien qu'importante en quantité au cours des trois années, néanmoins on constate que l'année 1979 était nettement plus sèche (196 mm de mai à septembre) que les années 1978 et 1980 (respectivement 251 et 284 mm pour la même période). Si on observe les variations journalières de pluie au cours des périodes étudiées (figure 2), on remarque des périodes sèches plus ou moins longues au cours des différentes années de mesure, néanmoins la plus longue est celle observée en 1979 pendant les mois de juin et juillet, notamment entre 15 juin et fin juillet où il y a seulement 25 mm de pluie au lieu de 80 mm obtenus généralement au cours d'une année normale.

3 - LE SOL

Les sols de La Minière ont fait l'objet d'une étude détaillée (JONJERUIS 1954). En général, les sols sont formés de limons de plateaux d'une épaisseur utile de 1 m à 2 m reposant sur sable.

Le profil complet de limon à La Minière est le suivant :

- A : Horizon alluvial, limon léger en général (moins de 20 % d'argile) à structure légèrement grumeleuse grisâtre à brun grisâtre
- B : Horizon alluvial subdivisé en :
 - B₁ : Zone de transition, limon moyen en général (20-25 % d'argile) plus compact que l'horizon A, légèrement polyédrique brun grisâtre à brun rougeâtre
 - B₂ : Zone d'accumulation maximale, limon lourd, en général plus de 25 % d'argile, structure polyédrique brun à brun rougeâtre
 - B₃ : Zone de transition, limon moyen, moins structuré brun à brun jaunâtre

C_1 : Roche mère décalcifiée, limon léger, sans structure, jaune

C_2 : Roche mère, calcaire, limon léger, sans structure avec parfois des pouponnées de CO^3Ca

Les ressources hydriques ainsi que la composition granulométrique de la parcelle étudiée sont données par les tableaux 3 et 4.

On constate d'après ces tableaux que la parcelle possède trois avantages importants :

- Une structure limoneuse et par conséquent très favorable pour la croissance des racines
- Une profondeur utile qui dépasse un mètre
- Une réserve d'eau utile importante

Ces avantages deviennent très importants dans les conditions de sécheresse où la culture a la possibilité d'exploiter une masse du sol et des réserves élevées.

4 - DESCRIPTION DU MATERIEL VEGETAL UTILISE

Au cours du cycle végétatif, la luzerne passe par différents stades de croissance (DEMARLY 1957).

- a - Croissance de bourgeons en tiges feuillées. (Ce stade marquera le réveil de la végétation, soit après une période hivernale, soit après une coupe)
- b - Elongation des entre-noeuds avec croissance de plus en plus rapide
- c - Apparition des boutons floraux ; c'est le stade de bourgeonnement où l'élongation des tiges est beaucoup plus lente
- d - Floraison, fécondation, maturité des graines.

Si toutes les autres conditions sont optimales (eau, alimentation minérale, réserves racinaires) le cycle de croissance est sous la dépendance de la température et de la durée d'éclairement (BLONDON et GUY 1969, GUY et al. 1971). Ceci explique la durée réduite du cycle végétatif pendant l'été.

Dans nos conditions expérimentales, la fauche de la luzerne est effec-

Caractères édaphiques et composition granulométrique de la parcelle étudiée
(d'après JONJERUIS 1954)

Caractères édaphiques		Caractère granulométrique de l'horizon B ₂		
Caractère général de la parcelle	La couche étudiée	Caractère de la couche étudiée	Argile	Limon
- Limon ou limon lourd compact de Plus de 1,20m - L'érosion de l'horizon A	L'horizon B ₂ profondeur moyenne 50 - 100 cm	Limon lourd, peut être soliflué, à drainage parfait	31,3 %	59,4 %

11

TABLEAU 4
Caractères hydriques de la parcelle établis d'après les profils hydriques

Humidité volumique à la capacité au champ	Stock hydrique par unité de volume (1m^{-3})	Humidité volumique au point de flétrissement	Les réserves utiles	Les réserves utilisées par unité de volume (1m^{-3})
35 %	350 mm	17 %	18 %	180 mm

tuee généralement à l'apparition des boutons floraux. Les études entreprises se trouvent donc effectuées sur le stade homogène qui correspond à la croissance végétative (Stade b).

4 - 1 - Mesure de l'indice foliaire (LAI)

L'indice foliaire (LAI) est un paramètre important dans l'étude des échanges d'énergie et de matière d'une végétation. Il correspond à la somme des surfaces des tissus photosynthétiquement actifs (feuilles, tiges) de la végétation, par unité de surface de sol (WATSON 1952). Dans ce calcul, on ne tient compte que d'une face de la feuille, et le nombre sans dimension ainsi obtenu peut varier de zéro pour un sol nu à une certaine valeur qui dépend du couvert considéré et de son développement.

Pour effectuer la mesure, des éléments de ligne de 0,5 m de longueur (environ 50 plantes) et sur dix répétitions ont été récoltés au cours de chaque coupe et à une cadence hebdomadaire depuis le réveil végétatif et jusqu'au début de la floraison.

Au laboratoire, ces échantillons sont pesés et parmi ceux-ci, on préleve deux échantillons au hasard pour la mesure de LAI.

Cette mesure est obtenue en passant les feuilles et les tiges séparément dans un photoplaniomètre (Automatic, Aria, Meter type A.A.M.S.). Le principe de celui-ci (CATSKI et de PARCEVAUX 1970) est fondé sur l'interception d'un flux lumineux lors du passage d'une surface de tapis bien définie. Sous cette surface une série de cellules électriques sensibles sont placées et reliées à un compteur qui fournit la surface totale après le passage d'un échantillon. L'appareil est très sensible, l'erreur obtenue sur une surface déterminée (100 cm^2) étant de $\pm 1,5\%$ de la surface mesurée. Cependant cette erreur peut être plus importante lorsque la surface mesurée est très petite.

Le calcul de l'indice foliaire de la parcelle s'effectue en corrigeant l'indice foliaire obtenu par mesure (deux échantillons) du rapport entre le poids sec total des parties prélevées au champ et le poids sec des échantillons mesurés soit :

Surface foliaire corrigée =

$$\frac{\text{Surface moyenne mesurée} \times \frac{\text{Poids sec moyen des feuilles des échantillons prélevés}}{\text{Poids sec moyen des feuilles des échantillons mesurés}}}{}$$

Surface des tiges corrigées =

Surface moyenne mesurée x

Poids sec moyen des tiges des échantillons prélevés

Poids sec moyen des tiges des échantillons mesurés

A titre d'illustration, nous avons présenté sur la figure 3 l'évolution de l'indice foliaire obtenu sur les différentes coupes de luzerne au cours de l'année 1979. On constate que la courbe de LAI atteint généralement une sorte de plateau (le maximum est autour de 5 à 6) nettement plus marqué sur la dernière coupe. Notons que pour la dernière coupe, le plateau apparaît plutôt à partir d'un LAI de 3,75. Ceci est lié au ralentissement de la croissance de la luzerne à l'approche des périodes froides.

4 - 2 Mesure du profil de l'indice foliaire

Au cours de la croissance d'une coupe de luzerne, ainsi qu'avant la fauche de chaque coupe, des profils de l'indice foliaire ont été établis. Ces profils sont très utiles pour analyser les transferts au sein de la végétation.

Le profil de LAI est mesuré sur une surface d'un mètre carré choisie au hasard dans le champ. Dans cette surface on prélève des tranches de végétation 20 cm par 20 cm. Ces échantillons sont alors ramenés au laboratoire et la mesure de surface foliaire effectuée sur chaque échantillon correspond à une tranche de végétation (on sépare toujours tiges et feuilles).

A titre d'exemple, on trouve sur la figure (4,a) l'évolution du profil foliaire sur une culture de luzerne au cours de sa croissance estivale et la figure (4,b) montre la contribution séparée des tiges et des feuilles pour un cas.

On constate que la luzerne présente une architecture particulière, le profil de surface des tiges présente la forme d'une pyramide, sa contribution au LAI total de chaque couche diminue généralement au fur et à mesure qu'on s'approche du sommet de la végétation. Par contre la surface foliaire atteint un minimum dans les tranches les plus hautes et les plus basses et un maximum entre ces deux limites. En général, la surface foliaire représente 80 % du LAI total mesuré.

4 - 3 - Mesure du profil racinaire sous la luzerne

Cette mesure est utile pour définir les couches du sol les mieux colonisées par les racines, ce qui est important pour définir les strates du sol ou des mesures du potentiel hydrique s'avèrent utiles pour déterminer le potentiel moyen dans le sol.

Sur la parcelle étudiée, une mesure de la répartition des racines dans différentes couches du sol par des prélèvements d'échantillons du sol à différentes profondeurs a été effectuée par VARLET-GRANCHET (communication personnelle). Il ressort de cette étude que 85 % de la masse racinaire se trouvent entre 0 et 30 cm tandis que les 15 % qui restent sont répartis entre 30-100 cm (figure 5) . Ces résultats sont assez proches de ceux obtenus par MAERTENS et CABELGUENNE (1974) ; en effet ces derniers, en effectuant des mesures sur la répartition de la longueur des racines d'une culture de luzerne dans les différentes couches du sol à Toulouse, constatent que 66 % de la longueur totale des racines se trouvent entre 0 et 30 cm, le reste exploite la masse du sol entre 30 et 170 cm.

4 - 4 - Conclusion

La luzerne comme la majorité des plantes vasculaires assure le transfert hydrique du sol où l'eau est relativement abondante vers l'atmosphère où l'eau est plutôt rare.

Grâce à son système racinaire la culture trouve ses besoins en eau à partir du sol, il est donc nécessaire de commencer notre analyse de transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère par une description des moyens permettant de mesurer et de suivre l'état hydrique de l'eau dans le sol.

A travers sa partie aérienne la culture transpire, cependant cette transpiration ne dépend pas seulement de la surface d'échange, mais aussi de l'état hydrique de la plante et ses résistances et notamment la résistance stomatique. Ainsi nous développerons dans le chapitre prochain, les moyens permettant de cerner l'état hydrique de la culture et les techniques nécessaires pour mesurer la résistance stomatique et la transpiration végétale.

DEUXIÈME CHAPITREMÉTHODES ET TECHNIQUES UTILISÉESI - LE POTENTIEL HYDRIQUE : NOTIONS ET MESURESI - NOTIONS DU POTENTIEL HYDRIQUE ψ

Le potentiel hydrique ψ traduit l'effet de force de liaison d'origine diverse qu'exercent sur les molécules d'eau les constituants du sol ou de la plante (DAUDET 1970).

Il est défini comme "étant l'énergie nécessaire pour extraire du matériau l'unité de masse de liquide et la porter à l'état d'eau libre, à la même hauteur, la même température et sans modification de concentration saline" (HALLAIRE et BALDY 1964).

Ainsi défini, ce potentiel est positif par rapport au potentiel de l'eau libre à la pression atmosphérique qui est nul et nous pourrons adopter la convention de signe suivante : Les mouvements spontanés d'eau ont lieu dans le sens des potentiels croissants. (Cette convention très pratique est l'inverse de celle logiquement admise).

Les différents termes du potentiel ψ peuvent être décomposés de la façon suivante :

ψ_o : potentiel osmotique dû à la présence de substances dissoutes dans l'eau

ψ_c : potentiel capillaire lié au phénomène capillaire apparaissant avec la courbure des interfaces air-eau

ψ_a : potentiel d'adhésion, conséquence de la force d'adhésion s'exerçant autour des particules colloïdes et au voisinage des surfaces solides

ψ_T : potentiel de turgescence, cette composante observée dans les systèmes vivants correspond à une pression positive qui peut éventuellement exister à l'intérieur des cellules en état de turgescence

Sous sa forme la plus générale le potentiel de l'eau dans un système s'écrit :

$$\psi = \psi_0 + \psi_c + \psi_a + \psi_T$$

et lorsque le système est à l'équilibre le potentiel en tout point est le même, on écrit alors :

$$\psi = \text{Constant}$$

La définition thermodynamique du potentiel fait qu'il s'exprime en principe en énergie par unité de masse soit $J \cdot \text{Kg}^{-1}$ dans le système M.K.S.A. Toutefois il est plus commode de l'exprimer en énergie par unité de volume ce qui conduit alors à une pression (soit un rapport de $10^3 \cdot 1 \text{m}^3 = 1000 \text{ Kg}$ pour l'eau) ; dans le système M.K.S.A., on l'exprimera en Pascals mais on l'exprime plus généralement en Bars ou, ce qui revient à peu près au même en atmosphère. Le tableau suivant indique la correspondance entre les valeurs de ψ selon le système d'unité employé.

Potentiel de l'eau			
Bar	Atmosphères	$J \cdot \text{Kg}^{-1}$	Pascals
1	0,9872	100	10^5

2 - MESURE DU POTENTIEL HYDRIQUE DANS LE SOL PAR LES MICROPSYCHOMETRES A EFFET PELTIER

La seule technique capable actuellement de mesurer la gamme du potentiel hydrique couramment rencontrée dans le sol (entre 0 - 15 Bars) est le micro-psychromètre à effet Peltier. Cette technique a été élaborée par SPANNER 1951 et reprise sous forme plus simple par MONTEITH et OWEN 1958. Différents auteurs l'ont depuis perfectionnée et utilisée pour mesurer le potentiel hydrique dans différents systèmes : sol, tissus vivants, ... (KORVIN et TAYLOR 1969, BOX 1965, LANG et BARRS 1965, RAHEIM 1969, VALANCOGNE et DAUDET 1974, 1976).

2 - 1 - Principe de la Méthode

Le principe de la méthode est fondé sur l'hypothèse selon laquelle la mesure du potentiel hydrique ψ dans un milieu quelconque se ramène à celle de l'humidité relative de l'air en équilibre avec ce milieu. Ces deux grandeurs sont en effet liées par la relation (DAUDET 1970).

$$\psi = \frac{R' T'}{M} \log \frac{100}{e}$$

avec : ψ : exprimé en énergie par unité de masse d'eau ($J \cdot Kg^{-1}$)
 R' : constante des gaz parfaits ($8,32 \cdot J \cdot Mole^{-1} K^{0-1}$)
 M : masse molaire de l'eau ($18 \cdot 10^{-3} \cdot Kg$)
 T' : température absolue (K°)

e = humidité relative de l'air (pour cent)

La mesure de e et T' par une technique quelconque permet donc de calculer ψ par application de la formule précédente.

2 - 2 - Description du micropsychromètre à l'effet Peltier

Le micropsychromètre est composé (figure 6) d'un thermocouple chromel-constantan qui joue le rôle du thermomètre mouillé du psychromètre classique, permettant ainsi la mesure de l'humidité du petit volume d'air limité par la capsule poreuse qui est supposé en équilibre avec le corps étudié. Ce thermocouple est fixé à deux jonctions en cuivre noyées dans un cylindre en téflon, ces jonctions constituent les soudures de références. La capsule de céramique poreuse limite autour du thermocouple le volume de mesure constant, et assure la protection du thermocouple lorsque le capteur est déposé dans le sol.

2 - 3 - Processus de mesures

Les mesures sont effectuées manuellement sur un voltmètre spécial adapté aux différentes phases de mesure. Celles-ci sont au nombre de trois au cours desquelles, la force électromotrice (F.e.M.) délivrée par le thermocouple varie comme il est indiqué figure 7.

a - Lecture de la F.e.M. initiale du thermocouple sec donnant la température de l'air dans la capsule

- b - Puis par inversion du courant électrique, la soudure chromel-constantan se refroidit par effet Peltier, ce qui provoque la condensation d'une quantité infime d'eau sur cette dernière
- c - On inverse à nouveau, la température, cette fois compte tenu de la condensation représente la température "humide" au sein de la capsule.

L'écart de F.e.M. observé entre phases a et c traduit la différence de température entre l'air sec et humide.

2 - 4 - Etalonnage des capteurs

L'étalonnage des capteurs se fait en reliant directement la différence Δ de F.e.M. au potentiel hydrique ψ (VALANCOGNE et DAUDET 1974). En effet ces auteurs ont pu vérifier que dans la gamme des potentiels 0 à 40 Bars, la courbe d'étalonnage est assimilable à une droite qui passe par l'origine d'où :

$$\psi = \frac{\Delta}{K\theta}$$

$K\theta$ étant le coefficient d'étalonnage du capteur à une température θ en m V. Bar⁻¹.

La relation précédente simplifie beaucoup la procédure d'étalonnage puisqu'une seule solution de pression osmotique connue permet de déterminer la pente de cette droite.

Pour effectuer l'étalonnage des capteurs utilisés, nous avons plongé les capsules en céramique dans une solution de chlorure de sodium de pression osmotique égale à 12 Bars et maintenue dans des conditions de température stable à 25°C. Après quelques heures d'équilibre on effectue dix lectures de l'écart Δ , et les coefficients $K\theta$ 25 pour les capteurs étalonnés sont obtenus en faisant la moyenne des dix lectures précédentes. La variabilité calculée pour le coefficient $K\theta$ 25 ainsi obtenu devrait conduire à une erreur de l'ordre ± 1 Bar quand $\psi \sim 12$ Bars.

L'influence de la température sur le coefficient d'étalonnage $K\theta$ est donnée par le constructeur par la loi suivante :

$$K\theta = K\theta 25 (0,325 + 0,027 \theta)$$

avec θ = température en °C

$K\theta$ = le coefficient d'étalonnage à θ

2 - 5 - Problèmes soulevés par l'utilisation des micropsychromètres à effet Peltier dans les conditions naturelles

a - Effet des gradients de température :

Dans les conditions de potentiel hydrique couramment rencontrées dans le sol, l'écart $T_a - T_h$ est généralement inférieur à $0,2^\circ\text{C}$; il est donc important de faire la mesure en conditions isothermes.

Dans le milieu naturel, ces conditions sont rarement réalisables notamment dans les profondeurs très faibles du sol, où l'on observe généralement des variations de température au cours de la journée.

Cependant il semble que l'influence des fluctuations thermiques sur les résultats calculés de ψ dépend de l'inclinaison des capteurs. Les études faites par MERILL et RAWLINS 1972, VALANCOGNE et DAUDET 1974 montrent que lorsque les psychromètres sont en position horizontale, l'effet des fluctuations thermiques devient beaucoup plus faible, bien qu'il ne soit pas entièrement éliminé. Pour détecter l'influence de la température sur les résultats obtenus un psychromètre témoin a été plongé dans un tube renfermant du sable saturé avec une solution de NaCl d'environ 12 Bars de pression osmotique. Ce tube a été enterré horizontalement dans le sol à 10 cm de profondeur.

b - La stabilité du coefficient d'étalonnage des capteurs :

L'étalonnage des capteurs a été effectué au mois d'avril 1979 avant la mise en place et ont été utilisés jusqu'en septembre 1980. Il était donc possible que le coefficient d'étalonnage des capteurs soit modifié. Pour vérifier cette éventuelle modification, nous avons vérifié le coefficient d'étalonnage d'un certain nombre de capteurs (tableau 5) . Il ressort de cette vérification que la variation des coefficients d'étalonnage n'est pas significative.

2 - 6 - La mise en place et la conduite des mesures

Pour suivre le potentiel hydrique dans les différentes couches du sol, nous avons utilisé 16 micropsychromètres. Ceux-ci étaient placés au bout d'une canne en P.V.C de 0,5 m de long et disposés horizontalement à 0,40 m l'un de l'autre. Les capteurs étaient situés aux profondeurs suivantes :

0,10 m, 0,20 m, 0,30 m, 0,40 m, 0,50 m, 0,70 m, 0,90 m, 1,10m

Deux séries de mesures étaient effectuées chaque jour à des heures fixes : 7 h TU et 13 h 30 TU. La durée de mesure pour chaque série est d'environ 45 minutes.

La valeur moyenne journalière de chaque niveau est calculée en prenant la moyenne des 4 valeurs obtenues (2 mesures x 2 micropsychromètres).

2 - 7 - Discussions de quelques résultats expérimentaux

L'évolution du potentiel moyen de l'eau dans le sol obtenue au cours des années 1979 et 1980 sur différentes coupes de luzerne est présentée sur les figures 30 et 31.

Ici, nous présentons à titre d'exemple les variations du potentiel hydrique moyen journalier dans les différentes couches du sol observées pendant un cycle complet de végétation au cours de la période relativement sèche de l'année 1979 (figure 8).

- Tout d'abord, on constate que le tube témoin situé à 0,10 m (solution NaCl - 12 Bars) présente des variations du potentiel ; néanmoins la moyenne des valeurs obtenues pendant la période étudiée est 12,2 Bars, avec un écart maximal de 1,5 Bars. La précision de mesure semble donc satisfaisante.

- Il y a une certaine relation entre les oscillations d'origine thermique observées sur le tube témoin et les fluctuations du potentiel mesuré, notamment au cours des journées des 3 et 6 juillet (et qui sont par ailleurs des journées assez chaudes). Néanmoins, cet effet de la température ne suffit pas à expliquer les variations constatées, en particulier pendant la période sèche allant du 19 juin au 10 juillet et dans les couches supérieures du sol.

- Pendant la période sèche, les couches superficielles ont un potentiel hydrique supérieur par rapport aux couches plus profondes ; on observe en effet une certaine atténuation des variations du potentiel avec la profondeur.

- On note que les valeurs du potentiel hydrique ψ s'abaissent brutalement après les pluies et ce d'autant plus que l'on est plus proche de la surface.

- Il semble qu'il y ait des prélèvements d'eau par la végétation jusqu'à 110 cm de profondeur. Ceci est observé aussi sur la figure 9 qui donne la variation de l'humidité volumique du sol obtenue par la sonde à neutrons au

au cours de la même période de mesure. C'est là une des particularités du système racinaire de la luzerne déjà observée par MAERTENS et CABEGUENNE (1974) qui se manifeste par le prélèvement de l'eau dans les couches profondes du sol.

3 - MESURE DU POTENTIEL HYDRIQUE DANS LES FEUILLES ψ_F

Il y a actuellement trois méthodes possibles pour mesurer le potentiel hydrique dans la feuille :

- La méthode psychrométrique : l'adaptation de cette technique déjà décrite dans le cas du sol permet de mesurer le potentiel hydrique dans les tissus végétaux en conditions naturelles, mais elle pose encore un certain nombre de problèmes.
- La méthode densimétrique basée sur l'échange d'eau entre le matériel étudié et des solutions de potentiel connu (SHADAKOV 1953, LEMEE et GONZALEZ 1965)
- La méthode de chambre à pression. Cette technique a été mise au point par SCHOLANDER et al. (1965 a et b, 1966), elle a été utilisée par un certain nombre de chercheurs pour mesurer le potentiel hydrique de différentes espèces végétales. Grâce à sa simplicité et sa rapidité, cette méthode est actuellement la plus utilisée et nous l'avons donc retenue.

3 - 1 - Principe de la méthode de la chambre à pression

Lorsqu'une feuille d'une plante transpirante est séparée de la tige, la rupture de la continuité des tensions provoque le retrait de l'eau vers l'intérieur de l'organe jusqu'à stabilisation correspondant au nouvel équilibre de tension.

A ce moment la tension hydrostatique T.H. est donnée par :

$$TH = 2A/r$$

A : étant la tension superficielle et r le rayon du vaisseau

La feuille est alors introduite dans la chambre à pression, la section étant maintenue à l'extérieur à la pression atmosphérique (figure 10) et s'il n'y a ni évaporation, ni condensation (état d'équilibre), toute l'eau

de la feuille se trouve au même potentiel. Lorsque l'on augmente la pression de gaz (Azote) dans la chambre, cette pression s'exerce sur la feuille et l'eau contenue dans les vaisseaux. A une certaine pression, l'eau affleurera à nouveau au niveau de la section; dans ces conditions, si P est la pression de gaz correspondante à cette apparition de l'eau, alors on peut écrire l'équilibre :

$$P = T.H.$$

or dans la vascularisation le potentiel hydrique ψ a une double origine

$$\psi_F = T.H. + \psi_0$$

où ψ_0 est le potentiel osmotique. Ainsi si l'on suppose (BOYER 1967, a) que le potentiel osmotique est négligeable devant T.H., on admet alors :

$$\psi_F \approx T.H. = P$$

3 - 2 - Problèmes soulevés par l'utilisation de la chambre à pression

Diverses erreurs peuvent affecter les mesures du potentiel hydrique obtenues par la chambre à pression, dont les principales sont les suivantes :

- La chambre à pression ne tient pas compte du potentiel osmotique, ceci conduit à une sous-estimation du potentiel mesuré. D'après (BOYER 1967 a), cette sous-estimation serait de l'ordre :

0,6 Bars pour un potentiel foliaire mesuré compris entre 0-20 Bars

1,5 Bars pour un potentiel foliaire mesuré compris entre 20-30 Bars
valeurs inférieures à l'ordre de grandeur de l'erreur expérimentale (cf. p. 25).

- La transpiration entre le moment de l'excision de la feuille et la mise en place dans la chambre à pression entraîne une augmentation du potentiel hydrique (SLAVIK 1974, RITCHIE et HINCKLEY 1975, WEST et GAFF 1971). Pour limiter cette erreur la chambre à pression a été placée dans un laboratoire près de la parcelle expérimentale et le temps entre le prélèvement et la mesure ne dépasse pas deux minutes.

- L'erreur d'exclusion (MILLAR et HANSEN 1975) due principalement à l'absorption d'eau par les cellules du pétiole situées à l'extérieur de la chambre et soumises à la pression atmosphérique seulement, conduit à une sous-estimation du potentiel foliaire mesuré. Cette erreur est négligeable lorsque la longueur laissée à l'extérieur ne dépasse pas 1 mm.

3 - 3 - Comparaison entre les valeurs de ψ_F obtenues par les différentes méthodes

La comparaison entre les différentes méthodes de mesure de ψ_F entreprise par différents chercheurs montre :

- Une bonne concordance dans une large gamme de potentiel entre la méthode de chambre à pression et la méthode densimétrique (LEMEE et GONZALEZ 1965, DELTING et KLIKOFF 1971).

- Pour de nombreuses espèces végétales on trouve une bonne concordance entre la méthode de chambre à pression et la méthode psychrométrique. C'est le cas pour le sorgho (De ROO 1969 b), la tomate (BARRS et Al 1970), le soja (BOYER et GHORASHY 1971), le tournesol (BOYER 1967 a), le blé (FRANK et HARRIS 1973). Cependant on observe un léger décalage au niveau de l'ordonnée lié comme on l'a vu à la négligence du potentiel osmotique (figure 11, droite A)

- Par contre pour certaines espèces, le pin (KAUFMAN 1968), le tabac (De ROO 1970), la droite de régression coupe la première bissectrice à partir d'une certaine valeur de ψ_F qui dépend de l'espèce végétale (figure 11, droite B). Ainsi aux potentiels élevés, la valeur donnée par le psychromètre est inférieure à celle donnée par la chambre à pression.

Pour interpréter ce comportement BOYER (1967) a proposé l'explication suivante : aux fortes valeurs de ψ_F des vides ou des éléments non conducteurs du xylène existent avant la mesure. Ainsi lors de la mesure, l'absorption d'eau par ces éléments nécessite une pression supplémentaire pour que la sève réapparaisse au niveau de la section coupée. La valeur donnée par la mesure à la chambre de pression est alors plus forte que le potentiel hydrique.

3 - 4 - La précision expérimentale

Sur le tableau (7) sont présentées les valeurs moyennes de ψ_F ainsi que l'écart type obtenus heure par heure dans trois strates de végétation (supérieure, moyenne, inférieure d'une épaisseur de 20-25 cm chacune) au cours d'une journée complète de 24 heures. Dans chaque strate 6 mesures de ψ_F ont été obtenues soit 18 mesures par profil de ψ_F réalisées pendant 30 minutes.

On constate que la précision est très bonne sauf lorsque les valeurs de ψ_F mesurées sont très faibles ; ceci se réalise généralement au cours

de la nuit. Dans ces conditions la reconnaissance de la pression d'équilibre est difficile, ce qui explique la variabilité des mesures nettement supérieures à celles observées au cours de la journée. Dans le tableau 6 nous avons calculé le coefficient de variation (le rapport entre l'écart type sur la moyenne) pour tous les échantillons horaires de ψ_F obtenues dans les différentes strates de végétation au cours des années 1978, 1979, 1980, soit 879 échantillons dont 200 obtenus avec 10 mesures de ψ_F et 679 avec 6 mesures de ψ_F .

On constate que 82 % des échantillons ont un coefficient de variation égal ou inférieur à 10 % dont la moitié avec un indice de dispersion égal à 5 % aussi bien dans les strates supérieures que dans les strates inférieures. Lorsque ce coefficient est de l'ordre de 15 %, on trouve pratiquement la majorité des points expérimentaux. La précision des mesures de ψ_F obtenue par la chambre à pression nous paraît très satisfaisante.

TABLEAU 5

Comparaison entre les valeurs du coefficient Kθ 25 des différents capteurs avant et après la mise en place

N° de capteur	K θ 25 N.V/Bar (+ 0,04)	
	Avril 1979	Septembre 1980
1	0,49	0,46
2	0,46	0,50
3	0,48	0,50
4	0,48	0,43
5	0,48	0,47
6	0,46	0,48
7	0,46	0,48
8	0,48	0,47

Tableau 6

Répartition des échantillons de ψF par classe de coefficient de variation

Strate	Coefficient de variation						Total
	0 - 5	6 - 10	11 - 15	16 - 20	21 - 25	> 25	
Supérieure	208	166	53	11	5	3	446
Moyenne	83	47	12	5	1	3	151
Inférieur	104	110	49	10	3	6	282
Total	395	323	114	26	9	12	879
% cumulé	44 %	82 %	95 %	97,6 %	98,6 %	100 %	

TABLEAU 7

Valeurs de ψ_F obtenues dans les différentes strates de végétation au cours d'une journée complète

heure strate	7	8	9	10	12	13	14	15	16	17	18	19	
Supérieure	6,6 6,6 6,8 7,4 7,2 6,8	10,6 10,4 10,2 10,6 10,4 10,4	12,0 11,8 12,0 12,0 11,8 11,8	12,2 12,4 12,2 13,8 12,0 12,2	13,4 12,8 13,2 14,8 13,6 13,8	14,8 14,8 14,8 14,4 14,6 14,4	14,4 14,4 14,8 15,0 14,6 14,8	13,8 14,4 13,8 14,2 14,4 14,6	13,2 14,1 14,2 13,5 13,5 14,8	14,5 11,9 11,8 12,4 11,7 11,8	8,6 8 11,1 8,8 9,1 9,8	4,6 5 4,8 4,8 4,4 4,8	
	Moyen σ	$\pm 0,3$ $\pm 0,2$ $\pm 0,1$ $\pm 0,2$ $\pm 0,4$ $\pm 0,2$	$\pm 10,4$ $\pm 10,4$ $\pm 11,9$ $\pm 12,2$ $\pm 13,4$ $\pm 14,7$	$\pm 0,1$ $\pm 0,2$ $\pm 0,4$ $\pm 0,2$ $\pm 0,4$ $\pm 0,2$	$\pm 12,2$ $\pm 12,2$ $\pm 13,4$ $\pm 14,7$ $\pm 14,8$ $\pm 14,8$	$\pm 0,4$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$	$\pm 14,7$ $\pm 14,8$ $\pm 14,8$ $\pm 15,0$ $\pm 14,8$ $\pm 14,8$	$\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$	$\pm 14,2$ $\pm 14,2$ $\pm 14,2$ $\pm 14,2$ $\pm 14,6$ $\pm 14,6$	$\pm 13,9$ $\pm 13,9$ $\pm 13,9$ $\pm 13,9$ $\pm 14,6$ $\pm 14,6$	$\pm 12,4$ $\pm 12,4$ $\pm 12,4$ $\pm 12,4$ $\pm 11,8$ $\pm 11,8$	$\pm 9,3$ $\pm 9,3$ $\pm 9,3$ $\pm 9,3$ $\pm 9,8$ $\pm 9,8$	$\pm 4,7$ $\pm 4,7$ $\pm 4,7$ $\pm 4,7$ $\pm 4,8$ $\pm 4,8$
	Moyenne	6,4 5,8 6,0 6,2 5,4 5,4	9,8 9,8 9,6 10 9,8 10	10,4 10,2 10,6 10,4 11,2 11,6	11,8 11,6 11,8 12,8 11,4 11,6	12,0 12,0 12,6 12,8 12,0 12,2	12,8 12,8 12,8 13,0 13,0 12,8	13,2 13,6 13,6 13,0 13,0 13,2	13,8 10,8 10,4 13,6 13,6 13,8	10,5 10,8 10,4 9,4 10,9 10,8	7,5 6,9 8,1 8,2 7,1 6,1	6,8 6,9 6,9 7,0 6,8 6,8	3,8 4,0 3,9 4,0 4,0 4,0
	Moyen σ	$\pm 0,4$ $\pm 0,2$ $\pm 0,4$ $\pm 0,2$ $\pm 0,4$ $\pm 0,2$	$\pm 9,8$ $\pm 9,8$ $\pm 10,6$ $\pm 11,7$ $\pm 12,3$ $\pm 12,9$	$\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,4$ $\pm 0,2$ $\pm 0,4$ $\pm 0,1$	$\pm 11,7$ $\pm 10,4$ $\pm 12,3$ $\pm 13,4$ $\pm 12,9$ ± 13	$\pm 0,4$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,1$ $\pm 0,2$	± 13 $\pm 13,6$ $\pm 13,6$ $\pm 13,6$ $\pm 13,6$ ± 13	$\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$	$\pm 10,6$ $\pm 10,6$ $\pm 10,6$ $\pm 10,6$ $\pm 10,6$ ± 10	$\pm 7,3$ $\pm 7,3$ $\pm 7,3$ $\pm 7,3$ $\pm 7,3$ $\pm 7,9$	$\pm 6,9$ $\pm 6,9$ $\pm 6,9$ $\pm 6,9$ $\pm 6,9$ ± 6	± 4 ± 4 ± 4 ± 4 ± 4 $\pm 0,9$	$\pm 0,1$ $\pm 0,1$ $\pm 0,1$ $\pm 0,1$ $\pm 0,1$ $\pm 0,1$
	Inférieure	4,6 5,2 4,8 5,2 4,8 5,0	8,8 8,0 8,6 8,4 8,6 <br;>8,2</br;>	9,8 9,4 9,6 9,8 9,8 9,4	10,4 10,6 10,4 10,4 10,6 10,2	10,4 11,2 10,8 10,9 10,4 10,6	10,2 10,2 10,4 10,0 10,6 10,6	9,8 9,8 9,8 10,0 9,8 10,0	10,0 8,0 8,9 7,9 7,2 6,6	8,0 4,9 6 6,3 5,3 7,5	5,0 5,0 5,2 5,0 6,0 5,8	2,6 2,6 2,6 2,4 2,4 2,6	
	Moyen σ	$\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$	$\pm 4,9$ $\pm 8,4$ $\pm 9,6$ $\pm 10,4$ $\pm 10,7$ $\pm 10,5$	$\pm 0,2$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$	$\pm 0,4$ $\pm 0,4$ $\pm 0,4$ $\pm 0,4$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$	$\pm 10,4$ $\pm 10,7$ $\pm 10,5$ $\pm 10,5$ $\pm 10,5$ $\pm 10,2$	$\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$ $\pm 0,2$ $\pm 0,3$	$\pm 10,2$ ± 10 $\pm 10,2$ $\pm 10,2$ $\pm 10,2$ ± 10	± 10 $\pm 7,9$ $\pm 7,9$ $\pm 7,9$ $\pm 7,9$ ± 6	± 6 $\pm 5,4$ $\pm 5,4$ $\pm 5,4$ $\pm 5,4$ $\pm 6,4$	$\pm 0,9$ $\pm 0,4$ $\pm 0,4$ $\pm 0,4$ $\pm 0,4$ $\pm 0,1$	$\pm 2,5$ $\pm 2,5$ $\pm 2,5$ $\pm 2,5$ $\pm 2,5$ $\pm 0,1$	
heure strate	20	21	22	23	24	1	2	3	4	5	6	7	
Supérieure	2,4 2,6 2,6 2,4 2,4 2,4	2,6 2,6 2,4 2,8 2,6 2,6	3,3 2,2 3 3,0 3,0 2,8	3,2 2,8 2,2 2,8 2,8 3,0	2,4 2,2 2,2 2,4 2,4 2,6	3,0 2,6 3,2 2,4 2,4 2,6	2,6 2,6 2,4 2,8 2,8 1,2	3,2 3,0 3,2 2,2 2,2 2,8	3,2 2,2 3,0 2,6 2,6 2,2	2,8 3,8 3,8 4,2 4,4 3,6	4,2 5,8 5,8 6,6 6,8 7,4	6,6 5,8 5,8 6,6 6,8 7,2	
	Moyenne σ	$\pm 2,5$ $\pm 0,1$	$\pm 2,6$ $\pm 0,1$	$\pm 2,9$ $\pm 0,4$	$\pm 2,9$ $\pm 0,2$	$\pm 2,3$ $\pm 0,1$	$\pm 2,8$ $\pm 0,3$	$\pm 2,1$ $\pm 0,5$	$\pm 2,9$ $\pm 0,2$	$\pm 2,3$ $\pm 0,7$	$\pm 2,6$ $\pm 0,2$	± 4 $\pm 0,3$	$\pm 6,7$ $\pm 0,6$
	Moyenne σ	2,4 2,2 2,2 2,2 2,4 2,2	2,0 1,8 2,0 1,6 1,8 1,5	1,6 1,6 1,6 2,0 1,6 1,4	1,8 1,6 1,6 1,4 1,8 1,8	1,6 1,4 1,4 1,4 1,2 1,4	2,0 1,4 1,4 1,2 1,0 1,2	1,4 1,4 1,4 1,0 1,4 1,6	2,2 2,0 2,0 2,2 2,4 3,6	2,6 3,2 3,2 3,6 2,6 2,8	3,6 3,2 3,2 3,6 3,4 3,8	6,4 6,8 6,6 6,6 6,2 6,8	
	Moyenne σ	$\pm 2,3$ $\pm 0,1$	$\pm 1,9$ $\pm 0,1$	$\pm 1,6$ $\pm 0,2$	$\pm 1,8$ $\pm 0,2$	$\pm 1,5$ $\pm 0,1$	$\pm 1,4$ $\pm 0,3$	$\pm 1,3$ $\pm 0,2$	$\pm 1,5$ $\pm 0,3$	$\pm 2,5$ $\pm 0,7$	$\pm 2,6$ $\pm 0,4$	± 4 $\pm 0,2$	$\pm 6,6$ $\pm 0,2$
	Inférieure	1,6 1,8 1,6 1,8 1,4 1,8	1,6 1,6 1,4 1,6 1,2 1,4	1,2 1,0 1,2 1,6 1,6 1,8	1,4 1,2 1,4 1,6 1,2 1,4	1,2 1,0 1,4 1,6 1,8 1,4	1,2 1,2 1,4 1,8 1,8 1,6	1,6 1,2 1,8 2,0 1,8 1,6	3,0 3,4 3,2 4,2 4,8 2,2	2,4 3,4 2,6 3,2 4,8 2,6	2,8 3,4 3,6 2,8 3,0 3,2	5,4 5,2 6,2 4,9 5,2 5,0	
	Moyenne σ	$\pm 1,7$ $\pm 0,2$	$\pm 1,5$ $\pm 0,2$	$\pm 1,4$ $\pm 0,2$	$\pm 1,4$ $\pm 0,3$	$\pm 1,4$ $\pm 0,2$	$\pm 1,4$ $\pm 0,2$	$\pm 1,6$ $\pm 0,3$	$\pm 1,6$ $\pm 0,3$	$\pm 3,5$ $\pm 0,9$	$\pm 2,9$ $\pm 0,4$	$\pm 3,2$ $\pm 0,4$	$\pm 5,3$ $\pm 0,5$

II - MESURE DES VARIATIONS JOURNALIERES DU CONTENU EN EAU DE LA PLANTE

Le but de cette mesure est de suivre la variation journalière du contenu en eau de la plante en utilisant une méthode non destructive.

La méthode utilisée est basée sur l'absorption des ondes centimétriques par l'eau. Cette technique déjà employée par KOSMIN et FILIPPOV 1968, MASSIN 1968, GOSSE et de PARCEVAUX 1970, BOYER 1972, a été utilisée plusieurs jours dans le cadre de notre étude sur le transfert d'eau en phase liquide.

1 - PRINCIPE DE LA METHODE

Un faisceau d'ondes électromagnétiques de longueur d'onde (environ 3 cm) est en partie absorbé par l'eau de la plante (l'absorption par l'eau étant spécialement forte pour cette longueur d'onde).

Lorsque le milieu exploré est homogène, l'absorption des ondes centimétriques émises (I_0) est d'allure exponentielle (Loi de Beer), c'est-à-dire qu'il existe une relation linéaire entre le Log. de l'atténuation et la teneur en eau x soit :

$$I = I_0 e^{-\alpha X} \quad \text{ou} \quad \log \frac{I}{I_0} = -\alpha X$$

(GOSSE et de PARCEVAUX 1970)

I = intensité reçue après atténuation

I_0 = intensité maximale

α = coefficient d'atténuation

X = épaisseur d'eau totale obtenue en supposant toute l'eau condensée en une lame perpendiculaire au faisceau d'ondes

2 - DESCRIPTION DE L'APPAREIL ET MONTAGE DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

L'appareil se compose d'un klystron générateur d'ondes centimétriques, émises au niveau d'un cornet émetteur dont l'angle d'ouverture est de 26° . Un atténuateur placé entre le générateur et le cornet permet un réglage de

de l'intensité globale d'émission. Le faisceau traverse le corps à mesurer, est recueilli par un cornet récepteur de même géométrie que le cornet émetteur, puis transmis à un détecteur d'onde.

Sur le terrain, les cornets émetteur et récepteur sont fixés sur un chariot se déplaçant à vitesse constante. Les cornets sont espacés de 33 cm, écartement permettant d'obtenir une atténuation suffisante (BOYER 1972) étant donné l'intensité d'émission.

Ainsi le volume exploré par le faisceau d'ondes à chaque passage peut être assimilé à un parallélépipède d'une largeur de 33 cm (2 rangées de plantes) d'une hauteur de 10 cm et d'une longueur de 3 m.

3 - CALCUL DE LA TENEUR EN EAU DE LA VEGETATION

Au début de chaque journée, on prélève 1 m² de luzerne au voisinage de la zone explorée par les ondes centimétriques. Sur ces prélèvements, on détermine par gravimétrie la quantité d'eau contenue dans chaque tranche de végétation. Connaissant la surface prélevée, on calcule alors la hauteur d'eau équivalente exprimée en mm par tranche de 10 cm de hauteur. Ces valeurs représentent le point de référence au temps zéro (t₀) pour obtenir les valeurs du contenu en eau au temps t₁, on utilise la relation suivante :

hauteur d'eau au temps t₁ =

$$\text{hauteur d'eau au temps } t_0 \times \frac{\text{Log. atténuation } t_1}{\text{Log. atténuation } t_0}$$

L'écart type a été calculé à partir des valeurs de contenu en eau obtenues à la suite de plusieurs passages successifs du dispositif de mesure pendant la nuit lorsque la plante est à l'équilibre. Dans ces conditions l'écart type obtenu est de l'ordre de 5 % de la valeur du contenu en eau.

4 - PROBLEMES SOULEVES PAR L'UTILISATION DE LA METHODE DANS LE MILIEU NATUREL

- Le domaine d'application de la loi Beer se limite au milieu homogène ; c'est le cas lorsque la culture étudiée est dense, couvrante et est en croissance homogène. Cependant les vérifications expérimentales entreprises dans les conditions du champ montrent que le couvert végétal est loin d'être un

milieu homogène et que l'hétérogénéité affecte l'atténuation (MASSIN 1968). En plus les conditions climatiques et notamment le vent, en modifiant la position des plantes perturbent encore cette atténuation.

- Les valeurs du contenu en eau obtenues dépendent des hauteurs d'eau déterminées au début de la mesure. En raison de l'hétérogénéité dans les champs, ces valeurs obtenues sur de petites surfaces sont peu représentatives de la parcelle étudiée.

- En conclusion : La méthode des ondes centimétriques n'est pas une méthode de référence comme le sont les méthodes destructives, il faut la considérer seulement comme un moyen permettant de suivre des variations relatives de la teneur en eau dans la plante ce qui est un des problèmes essentiels.

III - LA RESISTANCE STOMATIQUE : NOTIONS ET MESURES

1 - NOTION DE LA RESISTANCE STOMATIQUE

La cavité sous-stomatique représente le dernier maillon du transfert d'eau en phase liquide, à partir duquel l'eau passe en phase vapeur et s'échappe dans l'air. Au cours de cette trajectoire l'eau a la possibilité d'emprunter deux voies :

- La voie stomatique
- La voie cuticulaire

Quand les stomates sont ouverts, la majeure partie de l'eau transpirée emprunte généralement la voie stomatique (De PARCEVAUX 1963) (STALFELT 1932).

Les stomates dont la densité est variable selon l'espèce végétale (de 10 à 300 par mm^2 , (De PARCEVAUX 1963) sont constitués de deux cellules de garde qui subissent des variations de turgescence au cours de la journée en relation avec certains facteurs du milieu entraînant ainsi l'ouverture ou la fermeture d'un canal appelé ostiole. L'ouverture et la fermeture de ce dernier facilite ou freine la transpiration.

Si on assimile l'ostiole à un cylindre conducteur, la transpiration à

travers le stomate obéit alors aux lois physiques classiques du transfert et peut être exprimée par la relation suivante (PENMAN et SCHOFIELD 1951, BANGE 1953, MILTHORPE et PENMAN 1967, MEIDNER et MANSFIELD 1968 et MONTEITH 1973) :

$$T_{st} = \frac{\pi (d^2/4) \cdot \Delta C}{rst} \quad (1)$$

avec

T_{st} = la transpiration à travers le stomate

d = diamètre de l'ostiole supposé uniforme

ΔC = gradient de concentration en vapeur d'eau de l'air, entre la cavité sous-stomatique et à la sortie de l'ostiole

rst = la résistance rencontrée par l'eau lors de sa trajectoire entre la cavité sous-stomatique et la sortie de l'ostiole.

En tenant compte de la diffusion tridimensionnelle des gaz dans la cavité sous-stomatique on peut exprimer rst par la relation suivante (MONTEITH 1973) :

$$rst = \ell/D + \pi d/8D \quad (2)$$

ℓ et d représentent la longueur et le diamètre de l'ostiole et D est la diffusivité de la vapeur d'eau qui dépend notamment de la température.

Lorsque la densité stomatique est n stomates par unité de surface de la feuille la relation (1) devient compte tenu de la relation (2)

$$T = \frac{n \cdot \pi D d^2 \cdot \Delta C}{4 (\ell + \pi d/8)} \quad (3)$$

T : étant la masse de vapeur d'eau cédée par l'unité de temps et par l'unité de surface de la feuille.

Ce qui permet de proposer une notion de résistance stomatique, rs , qui est défini par l'expression suivante (MONTEITH 1973) :

$$rs = \frac{4 (\ell + \pi d/8)}{n \pi d^2 D} \quad (4)$$

rs : étant la résistance stomatique de l'unité de surface foliaire en $s \cdot m^{-1}$, paramètre lié, lorsque D et ℓ sont constants, au diamètre de l'ostiole.

2 - MESURE DE LA RESISTANCE STOMATIQUE DANS LES CONDITIONS NATURELLES DU CHAMP

Une revue bibliographique de la méthodologie utilisée pour déterminer la résistance stomatique a été faite notamment HEATH (1959), SLAVIK (1965), KRAMER et al. (1967), MILBRUN (1979).

Actuellement, l'appareillage le plus couramment utilisé est le poromètre à diffusion, dont le principe a été utilisé depuis longtemps (DARWIN et PERTZ 1911 déjà cité par MAXIMOV 1929). Ces appareils ont subi des modifications (HEATH et RUSSEL 1951, RASCHKE 1965, ALVIM 1965, WEATHERLEY 1965, MONTEITH 1973), qui les rendent plus performants et plus adaptés aux conditions particulières de mesure dans le champ.

2 - 1 - Principe de l'appareil de mesure

L'appareil utilisé (Automatic Porometer MKII) a été mis au point par MONTEITH et ses collaborateurs à l'université de Cambridge en 1973. Le principe de l'appareil est le suivant : (figure 12, a)

On laisse transpirer une surface déterminée de la face supérieure ou inférieure de la feuille dans une chambre qui contient un microcapteur d'humidité dont la capacité électrique est une fonction linéaire de l'humidité relative de l'air à l'intérieur de la chambre.

Après avoir fermé la chambre, on chronomètre le temps pour passer de l'humidité h_1 à une humidité h_2 ($h_2 > h_1$). Cet intervalle de temps entre h_1 et h_2 dépend de la facilité avec laquelle la vapeur d'eau peut s'échapper de la feuille, autrement dit, de l'ouverture stomatique.

L'intervalle de temps est alors comparé à ceux obtenus avec un papier buvard humide fixé sous une plaque en poly-propylène percée de trous à densité variable (figure 12, b) ; la résistance de chaque série de trous à la diffusion de vapeur d'eau est donnée par l'équation (4).

Le chronométrage se fait par un capteur à vitesse constante de 25 coups par seconde. Le temps d'humidification est donc exprimé par un nombre de coups.

Pour permettre des mesures répétées, à la fin de chaque cycle de mesure lorsque l'humidité de la chambre atteint la valeur h_2 , une provision d'air sec

est alors envoyée automatiquement dans la chambre de transpiration, après passage dans un tube de silicagel. En général 3 à 5 cycles sont nécessaires pour obtenir un cycle de dessèchement stable.

Au cours de la mesure, il faut vérifier constamment que la température dans la chambre de transpiration (T_{ch}) est en équilibre avec la température de la feuille mesurée (T_f) ; puisque d'une part les humidités relatives h_1 et h_2 , d'autre part le temps de passage de h_1 et h_2 dépendent à la fois de la température et du degré d'ouverture des stomates. L'appareil est doté de deux thermocouples qui permettent de contrôler la température de la feuille et de la chambre de transpiration.

2 - 2 - Etalonnage de l'appareil de mesure dans des conditions climatiques stables

On laisse évaporer un papier buvard mouillé ($r_s = 0$) au contact de la chambre de transpiration ; on obtient alors un nombre de coups correspondant à la résistance à la diffusion de vapeur de l'eau à l'intérieur de la chambre, puis on fixe le papier buvard mouillé sur une plaque en poly-propylène (figure 12,b), cette dernière contient quatre lignes de trous de même diamètre, dont le nombre est variable d'une ligne à l'autre, (respectivement 11, 6, 4, 3). Si la résistance de chaque ligne est connue on peut alors établir la relation entre nombre de coups et résistances qui serait d'après le constructeur une relation linéaire.

La résistance de chaque ligne peut être obtenue en appliquant la relation (4) (Cf paragraphe précédent). Cette résistance dépend essentiellement du coefficient de diffusion fonction de la température, ainsi que du nombre de trous, puisque la surface de la chambre, le diamètre des trous et l'épaisseur de la plaque sont constantes. Ainsi donnant à D sa valeur obtenue à 20°C, on peut obtenir les résultats suivants :

Nombre de trous par ligne	11	6	4	3
$r_s \text{ s.m}^{-1}$	375	690	1030	1370

La fiabilité de l'appareil a été testée en effectuant une série d'étaillonnages au laboratoire et dans des conditions où l'écart entre la température de la feuille et la température de la chambre est nulle (conditions idéales de mesure).

Les résultats de cette étude obtenus sur 26 répétitions effectuées pendant plusieurs journées dans des conditions stables de température (20°C) sont présentées figure 13.

On constate que la fiabilité de l'appareil dans les conditions du laboratoire est assez satisfaisante, l'erreur sur la valeur mesurée de rs étant en moyenne de l'ordre de $\pm 15\%$.

2 - 3 - Etalonnage de l'appareil dans des conditions climatiques variables

Lorsqu'on utilise le poromètre dans le milieu naturel, la fiabilité de l'appareil dépend de deux facteurs climatiques qui peuvent perturber les résultats obtenus. Ces facteurs sont :

a - La température

Dans les conditions naturelles du champ, des écarts de températures peuvent s'établir entre la feuille et le capteur. Ces écarts ne devraient pas dépasser un degré pour être dans les conditions de fonctionnement requises par l'appareil. Or souvent surtout en conditions naturelles, on dépasse trois et quatre degrés.

b - Le vent

Si l'étanchéité de la chambre de transpiration n'est pas parfaite le vent peut favoriser les échanges entre la chambre et le milieu ambiant perturbant ainsi les résultats obtenus. Il était donc nécessaire d'étudier le rôle du vent et de la température sur les mesures obtenues de rs .

L'étude a été effectuée au laboratoire grâce à un dispositif figure (14) qui comporte trois supports :

Sur le premier est fixé la pince du poromètre qui enferme la plaque d'étaillonnage avec un papier buvard mouillé à l'intérieur.

Sur le deuxième qui est mobile on a une lampe à distance variable placée de telle façon que le rayonnement reçu sur la pince ait deux intensités ($L_1 = 600 \text{ W m}^{-2}$, $L_2 = 1200 \text{ W m}^{-2}$).

Sur le troisième support est fixé un ventilateur qui permet grâce à un modulateur de provoquer autour de la pince 4 vitesses de vent dif-

déférantes ($V_1=0,83 \text{ m.s}^{-1}$, $V_2=1,365 \text{ m.s}^{-1}$, $V_3=2,025 \text{ m.s}^{-1}$, $V_4=3,335 \text{ m.s}^{-1}$).

Avec ce dispositif, on a analysé d'abord séparément le rôle de la température et du vent, sur les mesures obtenues par le poromètre puis le rôle combiné de ces deux facteurs.

2 - 3 - 1 - Le rôle de la température

On commence par mesurer le nombre de coups nécessaires pour obtenir une résistance de 375 s.m^{-1} (ligne de 11 trous de la plaque d'étalonnage), dans des conditions où T_{ch} soit égal à T_f figure (15). Puis on déclenche la lumière de façon à provoquer un écart entre T_{ch} et T_f ; on constate alors que le nombre de coups stables au début de la manipulation augmente ou diminue selon le cas.

Si $T_{ch} > T_f$ le nombre de coups augmente
 Si $T_f > T_{ch}$ le nombre de coups diminue

L'augmentation ou la diminution du nombre de coups dépend du gradient de température, à titre d'exemple un écart de 4°C conduit selon le cas à une augmentation ou diminution de 100 % du nombre de coups.

2 - 3 - 2 - Le rôle de la vitesse du vent

On commence par définir le nombre de coups nécessaires pour obtenir les résistances 375, 690, 1030 s.m^{-1} en l'absence de vent (vo) (figure 16); puis on analyse le rôle des différentes vitesses du vent sur le nombre de coups obtenus pour chacune de ces résistances. On constate alors que la vitesse du vent à un certain effet sur le nombre de coups obtenus et que l'étanchéité de la chambre de transpiration n'est pas parfaite. Cependant ce rôle est moins important que celui de la température puisque l'augmentation du nombre de coups n'est ici que de l'ordre de 20 %.

Pour supprimer les effets de la température et du vent lors de l'utilisation de l'appareil dans le champ nous avons protégé la pince en fixant sur les deux faces une couche mince d'une matière isolante (polystyrène ou expansé), puis nous testons cette protection en analysant le rôle des différentes combinaisons de lumière (celle-ci était dirigée sur la pince de façon à provoquer des valeurs de T_{ch} supérieures à T_f) et du vent sur le nombre de coups nécessaires pour obtenir une résistance de 375 s.m^{-1} en

la présence et en l'absence des facteurs climatiques (figure 17).

On constate que la protection de la pince neutralise bien l'influence des facteurs climatiques puisque le nombre de coups est pratiquement le même avec ou sans perturbation des facteurs climatiques indiqués. Par contre, lorsqu'on enlève la protection de la pince, il y a une nette augmentation dans le nombre de coups obtenus.

Ainsi toutes les mesures de rs effectuées au cours de cette étude sont obtenues avec un poromètre protégé. En plus, chaque journée de manipulation, on effectue au laboratoire dans des conditions stables de température, une série d'étalonnages pour vérifier la fiabilité et l'état du poromètre, puis à la fin de chaque manipulation dans le champ, on effectue une autre série d'étalonnages dans les conditions réelles de mesure. Cette dernière était retenue pour la détermination de rs .

2 - 4 - Problèmes soulevés par l'utilisation de l'appareil dans le milieu naturel

Bien que la protection appliquée sur la pince du poromètre ait amélioré la performance de l'appareil, deux autres difficultés ont surgi lors de l'utilisation de l'appareil dans le milieu naturel, face auxquelles nous n'avons pas trouvé de solution.

- Il n'est pas possible d'effectuer des mesures de rs lorsque les feuilles sont mouillées, c'est le cas généralement le matin avant la disparition de la rosée, ce qui limite nos mesures pendant cette partie de la journée.

- La batterie de l'appareil assure un fonctionnement pendant six heures continues ; passé ce délai, il faut recharger la batterie pendant douze heures. Ce qui limite le nombre de mesures effectué au cours de la journée.

IV - L'EVAPOTRANSPIRATION REELLE (ETR) : NOTIONS ET MESURES

L'ETR est un terme qui englobe à la fois la transpiration végétale et l'évaporation du sol. Sa mesure dans les conditions naturelles du champ se

fait en utilisant des méthodes soit directes, soit indirectes.

- méthodes directes fondées sur l'utilisation de l'évapotranspiromètre : elles consistent à déterminer pour un intervalle de temps donné, la variation de poids d'une surface de végétation avec toute la zone de sol nécessaire à son alimentation en eau (SLATYER et MCILORY 1961). Ces méthodes utilisées généralement comme référence pour tester les autres méthodes posent cependant des problèmes de représentativité ; la surface de mesure est toujours très petite par rapport au domaine auquel elle doit s'appliquer ; en plus les évapotranspiromètres étant bornés en profondeur de manière à être posés, on ne peut prendre en compte la remontée capillaire (KATERJI et al. 1977).

- méthodes indirectes : Parmi ces méthodes on peut citer la méthode du bilan d'énergie (SLATYER et MICILORY 1961), (PERRIER et SEGUIN 1970), la méthode aérodynamique (SAITO 1962, WEEB 1965, LEMON 1965) et la méthode aérodynamique combinée (ITIER 1981). Ces méthodes présentent l'avantage d'être plus représentatives, d'une part parce qu'elles intègrent une grande surface de végétation et d'autre part, parce qu'elles perturbent moins l'environnement du champ étudié. En plus, la précision à l'échelle horaire qui est par ailleurs exigée en vue de suivre le bilan hydrique fin du couvert végétal et les mécanismes tels que l'ETR et la résistance stomatique, est très satisfaisante.

La méthode utilisée dans cette étude pour mesurer l'ETR est celle du bilan d'énergie, celle-ci a été décrite par SLATYER et MCILORY (1961) PERRIER et SEGUIN 1970, et utilisée depuis par plusieurs auteurs (RAUNER 1976, SLATYER et MCILORY (1970) RIPLEY et REDMANN 1976) pour mesurer l'ETR de différents couverts végétaux (forêts, prairies, céréales ...).

1 - PRINCIPE DE LA METHODE

Dans le cas d'un couvert végétal qui représente une surface homogène, les différents termes du bilan d'énergie de cette surface sont reliés par l'équation suivante (TANNER 1960) :

$$R_n + \phi_o + \phi_s + \phi_L + \phi_B - M_C \frac{\Delta T}{\Delta t} = 0$$

R_n : représente le rayonnement net ($W m^{-2}$) ou le bilan radiatif avec :

$$R_n = (1 - a') R_g + \epsilon (R_a - \sigma T^4)$$

dont :

a' : l'albédo du couvert végétal

R_g : le rayonnement global

ϵ : l'émissivité du couvert végétal

R_a : le rayonnement d'origine atmosphérique

σ : constante de Stéphan-Bolzman

T : la température du couvert végétal ($^{\circ}K$)

ϕ_o = représente la densité de flux de chaleur par conduction à la surface du sol ($W m^{-2}$)

ϕ_s = représente la densité de flux de chaleur sensible dans l'air ($W m^{-2}$)

ϕ_L = représente la densité de flux de chaleur latente ($W m^{-2}$) ou l'évapo-transpiration exprimée en mm d'eau (soit numériquement $683,3 W m^{-2}$ pour 1 mm d'eau par heure)

ϕ_B = la densité de flux utilisé dans les processus biochimiques. Ce terme est négligeable puisqu'il ne dépasse rarement 1 % (HELLER 1969) de l'énergie totale reçue par le couvert végétal.

$MC \frac{\Delta T}{\Delta t}$: variation temporelle de la quantité de chaleur interne de la masse végétale. Ce terme représente un facteur de réajustement du bilan d'énergie. A l'équilibre thermique, en régime permanent, il est nul.

Dans les conditions naturelles du champ, on admet que le régime permanent est réalisé pour des intervalles de temps assez courts (PERRIER 1976). Ainsi l'équation générale du bilan d'énergie peut prendre la forme suivante (ROSE 1966) :

$$R_n + \phi_o + \phi_s + \phi_L \neq 0 \quad (1)$$

Ces flux sont considérés comme positifs s'ils représentent un apport vers la surface, et, négatifs dans le cas contraire.

Les termes R_n , ϕ_o , sont des termes mesurables directement, tandis que les termes ϕ_s et ϕ_L peuvent être exprimés par les équations analogiques et classiques suivantes :

$$\phi_L = L'.K.(Z) \cdot \frac{\Delta C}{\Delta Z}$$

$$\phi_s = \rho \cdot c_p \cdot K(Z) \cdot \frac{\Delta T_a}{\Delta Z}$$

ou ρ : la masse volumique de l'air

c_p : la chaleur massique de l'air à pression constante

L' : la chaleur latente d'évaporation ($2,46 \cdot 10^6 \text{ J.Kg}^{-1}$)

K : le coefficient de transfert turbulent relatif à la tranche ΔZ supposé égal pour les transferts de vapeur d'eau et de chaleur sensible (SAITO 1962, WEEB 1965, LEMON 1965).

$\Delta T_a, \Delta C$: écarts de température et de concentration de vapeur d'eau dans l'air entre les deux niveaux de mesure choisis ΔZ .

En ce qui concerne le mode de calcul, on peut montrer (WEEB 1965) compte tenu des équations psychrométriques, qu'il est inutile d'expliciter les valeurs de la concentration C et que l'on peut s'en tenir à la considération des températures sèches T_a et humide T_h aux deux niveaux de mesure (figure 18).

Le calcul conduit à :

$$\phi_s = - \frac{\rho \cdot c_p \cdot (R_n + \phi_0) \cdot \Delta T_a}{L'M(P' + \gamma) \Delta T_h} \quad (2)$$

avec P' = la dérivée de la tension de vapeur saturante pour T_h

$$\gamma = \frac{\rho \cdot c_p R' T'}{L'M} = \text{constante psychrométrique}$$

(R' la constante des gaz parfaits, M la masse molaire de l'eau, T' la température absolue de l'air).

On peut déduire ϕ_L des relations (1) et (2) soit :

$$\phi_L = - (R_n + \phi_0) \left\{ 1 - \frac{\gamma}{P' + \gamma} \cdot \frac{\Delta T_a}{\Delta T_h} \right\} \quad (3)$$

Ainsi les mesures de R_n , ϕ_0 , ΔT_a , ΔT_h et T_h sont les seules données nécessaires pour la détermination de ϕ_L .

2 - SYSTEME DE MESURE B.E.A.R.N. (BILAN D'ENERGIE AUTOMATIQUE NUMERIQUE REGIONALE)

Le système de mesure B.E.A.R.N. a été mis au point à l'I.N.R.A. (PERRIER et al. 1975, 1976) pour regrouper l'ensemble des opérations de mesure et de calcul des différents termes du bilan d'énergie. Le système B.E.A.R.N. est composé :

- d'un ensemble de capteurs qui mesurent les termes R_n , ϕ_0 , ΔT_a , ΔT_h , T_h . Ces termes sont obtenus grâce aux capteurs suivants :

R_n par le bilan mètre

ϕ_0 par le fluxmètre

ΔT_a , ΔT_h , sont mesurés par quatre psychromètres (SECK et PERRIER 1970) couplés en montage différentiel (mesure directe de 2 fois ΔT_a et 2 fois ΔT_h). Les psychromètres (deux par niveau) sont montés sur un système mécanique qui permet d'inverser leurs positions, ceux du haut passant en position basse et réciproquement. En plus un montage entre une température de référence et un psychromètre assure une mesure de T_h dans les deux positions

- d'un système de mesure, de gestion et de calcul. Ce système est composé d'une acquisition de données et d'un ordinateur de gestion et de calcul.

Toutes les deux minutes une mesure fine des différents paramètres entrant dans le calcul du bilan d'énergie est réalisée dans l'une des deux positions des psychromètres. La moyenne des deux valeurs successives pour chacune des grandeurs permet un calcul du bilan d'énergie dont les différents termes sont mis en mémoire. Toutes les heures, une impression de l'heure et de la valeur moyenne des quatre termes du bilan d'énergie représentatifs de l'heure écoulée est réalisée.

Sur la figure 19 est présentée à titre d'exemple la variation des quatre termes du bilan d'énergie au cours d'une belle journée sur une culture de luzerne.

3 - PRÉCISION DE LA MESURE

Les valeurs de l'ETR journalière mesurées par la méthode du bilan d'énergie ont été comparées à celles obtenues par un évapotranspiromètre pesable placé dans les mêmes conditions. Les comparaisons effectuées au cours de plusieurs années ont porté deux années sur maïs (1973-1974) (PERRIER et al. 1976) et deux années sur blé (1975-1976) (KATERJI 1977). Cette comparaison montre une bonne concordance entre les mesures obtenues par les deux méthodes.

En plus, au cours des années 1979 et 1980, les valeurs horaires

d'ETR obtenues sur luzerne par la méthode du bilan d'énergie ont été confrontées pendant plusieurs journées avec celles obtenues par la méthode aérodynamique combinée (ITIER 1981). Cette confrontation met en évidence la bonne relation à l'échelle horaire entre les valeurs d'ETR obtenues par les deux méthodes.

DEUXIEME PARTIE

LE TRANSFERT HYDRIQUE EN PHASE LIQUIDE DANS LE SYSTEME SOL-PLANTE

PREMIER CHAPITRE

LE TRANSFERT HYDRIQUE EN REGIME DE FLUX CONSERVATIF

I - MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE

I - MODELE GENERAL DU TRANSFERT D'EAU EN REGIME DE FLUX CONSERVATIF

Dans une végétation suffisamment dense, le flux de chaleur latente induit un flux d'eau continu qui transite essentiellement à travers la plante entre le sol et l'atmosphère. Ce flux liquide appelé flux transpiratoire, peut atteindre pour des plantes herbacées plusieurs litres d'eau par jour et par m^2 de sol couvert, ce qui représente une dizaine de fois le stock d'eau dans le végétal et notamment la part de stock qui peut être mobilisée pour contribuer à la transpiration. Compte tenu des faibles réserves hydriques dans les plantes par rapport au flux transpiratoire qui les traverse, VAN HONERT (1948) admet que la transpiration et l'absorption sont deux quantités égales sur l'intervalle de temps choisi. (Ce sont les conditions de flux conservatif). Cette hypothèse conduit l'auteur à considérer que dans le système sol-plante atmosphère les divers processus de circulation se déroulent d'une manière interdépendante comme les maillons d'une chaîne, et qu'on peut assimiler alors le flux d'eau à l'intensité du courant électrique dans un conducteur. Dans ces conditions le flux transpiratoire est proportionnel à la différence du potentiel hydrique en divers points le long du système et inversement proportionnel à la résistance rencontrée soit entre les bornes du système sol-feuille

$$T = \frac{\psi_F - \psi_s}{R_{sp}}$$

Relation dans laquelle ψ_F et ψ_s sont respectivement le potentiel hydrique dans les feuilles et dans le sol, R_{sp} la résistance sol-plante à la

circulation de l'eau entre ces deux zones et T le flux respiratoire.

Avant de traiter les problèmes concernant l'application de ce modèle et l'analyse critique des résultats obtenus, il nous faut décrire les structures des transferts à travers une étude plus fine des résistances relatives aux transferts de l'eau, et les forces motrices qui sont à l'origine de ces transferts.

2 - SCHEMATISATION DU TRANSFERT D'EAU DANS LE SYSTEME SOL-PLANTE

Entre le sol et la surface d'évaporation située dans les feuilles, l'eau traverse une succession de trajets simples : circulation vers les racines r_1 , pénétration radiale à travers les racines r_2 , circulation dans le xylème r_3 , circulation dans la feuille r_4 .

Chaque trajet (que nous allons décrire dans les paragraphes suivants) s'accompagne d'une chute de potentiel et peut être caractérisé par une certaine valeur de résistance dont la somme est égale à R_{sp} figure (20).

$$\text{Soit } R_{sp} = r_1 + r_2 + r_3 + r_4$$

2 - 1 - La résistance à la circulation de l'eau vers les racines r_1

Imaginons une masse du sol prospectée par une masse racinaire. Dans ces conditions, le sol fournit de l'eau aux racines aussi longtemps que le potentiel dans celles-ci est supérieur à celui du sol. Cependant comme les racines soutirent l'eau du sol en contact avec elles, le potentiel dans la zone du contact peut s'accroître jusqu'à égaler le potentiel de l'eau dans les racines. Dans ce cas l'alimentation en eau cesse à moins que des suppléments d'eau venant de plus loin n'arrivent à s'écouler vers les racines sous l'effet de gradients du potentiel qui se forment dans la direction du sol en contact direct avec les racines. Ce gradient du potentiel a bien entendu pour origine une résistance appelée la résistance à la circulation de l'eau vers les racines r_1 dont la valeur est donnée par HALLAIRE 1964 soit

$$r_1 = \frac{\psi_e - \psi_s}{K \frac{dH}{dT}}$$

avec

- ψ_e : potentiel de l'eau dans le sol au contact même des racines c'est-à-dire le potentiel efficace pour le végétal
- ψ_s : potentiel de l'eau que l'on détermine habituellement au champ dans la masse du sol qui entoure les racines
- K : un coefficient que l'auteur ne cherche pas à expliciter
- $\frac{dH}{dT}$: la vitesse de dessèchement du sol fonction de l'absorption d'eau par les racines
- $r_1 = \frac{L}{\lambda}$: la résistance à la circulation de l'eau vers les racines avec λ : coefficient de conductivité pour l'eau dans la masse du sol (ce coefficient est une fonction de l'humidité et du type du sol)
- L : la longueur moyenne des parcours dans le sol jusqu'aux radicelles. Ce terme est inversement proportionnel à la densité du chevelu racinaire.

GARDNER 1960 a proposé une étude théorique pour estimer la résistance à la circulation de l'eau vers les racines. Les équations de cette étude décrivent le cas particulier d'une racine présumée être un cylindre infinitiment long à rayon uniforme. D'après l'auteur, si toute l'eau absorbée par la racine se déplace seulement dans la direction radiale à partir d'une distance "b" (mesurée à partir de l'axe racinaire), la résistance à la circulation de l'eau r_1 qui figure dans l'équation $r_1 = \frac{\psi_r - \psi_b}{\phi}$ est donnée par $r_1 = \frac{1}{4 \pi K} \ln \left[\frac{b^2}{a^2} \right]$

avec

- ψ_r : le potentiel de l'eau à la surface de la racine
- ψ_b : le potentiel de l'eau à la distance b au delà de laquelle le potentiel n'est plus affecté par la succion des racines (figure 20)
- ϕ : la densité de flux d'eau exprimée en cm^3 par unité de longueur de racine
- K : coefficient de conductivité capillaire du sol
- a : rayon de la racine, considéré comme un cylindre
- b : la distance entre le point du sol défini ci-dessus et l'axe de la racine

HALLAIRE et GARDNER arrivent donc à des conclusions analogues bien que par une démarche légèrement différente, et, concluent tous les deux à une chute de potentiel hydrique entre la masse du sol et la surface des racines. Cette chute du potentiel de l'eau avec la distance à partir de la racine pendant l'extraction de l'eau a été calculée par GARDNER 1960 pour un sol sableux (figure 21) et s'avère être une courbe aplatie (b faible) jusqu'au moment où le potentiel de l'eau dans le sol atteint 15 Bars et où b prend des valeurs plus importantes.

Les travaux expérimentaux ayant trait à élucider ce qui se passe entre la racine et le sol voisin sont rares. BERGER 1971 cite RODE (1965) qui signale les travaux de l'auteur russe SUDNITSYN qui a mesuré l'humidité du sol autour d'une racine absorbante et ceci pour les couronnes du sol allant de la surface de la racine à 0,5 cm, de 0,5 cm à 1 cm et de 1 cm à 2 cm. Les résultats exposés tendent à confirmer les données précédentes de GARDNER et HALLAIRE, ils mettent en évidence des gradients de l'ordre de 4 à 7 Bars cm^{-1} à une distance de 0,5 cm de la surface de la racine pour une densité de flux d'eau de l'ordre de 10^{-6} à $10^{-7} \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{sec}^{-1}$.

2 - 2 - Résistance à la pénétration radiale de l'eau à travers les racines r_2

Dans la racine un massif cellulaire sépare le sol du système conducteur de la sève brute, il est composé d'un certain nombre de couches cellulaires dont la structure pariétale constitue un continuum pouvant assurer la conduction de l'eau. On observe en effet un épiderme muni de poils absorbants (figure 22) qui assure le contact racine sol, puis une zone corticale sans particularité anatomique et enfin une zone circulaire entourant l'ensemble des vaisseaux conducteurs. Cette couche monocellulaire (endodermie) présente une particularité qui est la présence du "cadre subérifié de Caspary" sur la paroi radicale des cellules endodermiques.

A travers la racine la circulation radiale de l'eau peut se faire schématiquement suivant trois itinéraires BERNSTEIN et NEIMAN (1960), WEATHERLEY (1963), MORIZET (1978) (figure 23).

- la voie libre ou apoplastique des parois cellulaires et des espaces lacuneux intercellulaires

- la voie symplastique : le cheminement cytoplasmique d'une cellule à l'autre se fait par l'intermédiaire des plasmodesmes
- la voie vacuolaire : l'eau traverse la vacuole de chaque cellule, elle est donc obligée de passer deux fois à travers le cytoplasme et ses membranes.

Bien que l'on discute encore sur l'importance relative de ces trois itinéraires possibles (TANTON et CROWDY 1972), (TYREE 1969), (HOUSE et FINDLAY 1966), la plupart des auteurs admettent qu'il existe un endroit de la racine où l'eau est obligée de traverser au moins une rangée de cellules (MORIZET 1978). Ce franchissement de l'obstacle cellulaire serait localisé à l'endoderme où il existe une barrière hémipermeable constituée par les bandes de Caspary ; à ce niveau une pénétration cellulaire est donc indispensable. Cette pénétration obligée dans la couche cellulaire est à l'origine d'une résistance importante à la circulation de l'eau à travers les racines.

La résistance à la circulation de l'eau à travers les racines a été mesurée expérimentalement et sur plusieurs cultures par différents auteurs (BROUWER 1953) (HOUSE et FINDLAY 1966), (HAY et ANDERSON 1972), (NEWMAN 1973).

NEWMAN 1973 a mesuré la perméabilité racinaire (soit l'inverse de la résistance) par la formule suivante :

$$\phi = Ps (\psi_x - \psi_e)$$

avec

ϕ : flux d'exsudation d'une racine plongée dans une solution osmotique

ψ_x, ψ_e : respectivement le potentiel hydrique de l'eau dans le xylème et à l'extérieur de la racine

Ps : la perméabilité par unité de surface racinaire calculée par la relation suivante : $Ps = \frac{K}{A}$

K : la conductibilité de la racine pour l'eau

A : la surface de la racine.

Cet auteur a comparé ses résultats avec les résultats obtenus par les autres auteurs. Cette comparaison permet de constater que la perméabilité racinaire varie d'une espèce végétale à l'autre; à titre

d'exemple elle est de l'ordre de : $2.22 \times 10^{-7} \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Bar}^{-1}$ pour un maïs, $0.71 \times 10^{-7} \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Bar}^{-1}$ pour un tournesol, $6.11 \times 10^{-7} \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Bar}^{-1}$ pour un plant de tomate.

Certains auteurs constatent que la perméabilité diminue avec l'âge. Cette diminution serait liée à la subérification du système racinaire qui diminue la perméabilité de la racine pour l'eau.

2 - 3 - La résistance à la circulation de l'eau dans le xylème r3

L'essentiel de la circulation de l'eau dans la tige se fait par les vaisseaux conducteurs (KOZLOWSKI 1964). Ceux-ci composés de cellules vides, aux diamètres et longueurs différentes, offrent à la circulation de l'eau une résistance relativement faible par rapport à celle constatée dans les racines. La conductivité hydraulique de la vascularisation a été calculée par plusieurs auteurs (PEEL 1965, DIMOND 1966) à partir de la relation suivante :

$$\phi = Kv \cdot A \cdot \frac{\Delta\psi}{I}$$

ou ϕ : le débit dans la vascularisation

Kv : la conductivité hydraulique de la vascularisation

A : section des vaisseaux

$\frac{\Delta\psi}{I}$: gradient de potentiel hydraulique sur la longueur I

DIMOND (1966) a calculé la conductance à l'intérieur des faisceaux vasculaires d'un plant de tomate. Les résultats indiquent que les petits faisceaux présentent une faible conductance au flux tandis que la conductance des faisceaux larges est grande. Il vérifie d'autre part que la conductance des larges faisceaux décroît du bas vers le haut de la tige au fur et à mesure que leur section diminue.

HUBERT (1956) cité par MILBRUN (1979) a calculé la conductance hydrique dans les faisceaux des arbres à feuilles caduques. Il constate que la conductance hydrique dans les faisceaux du bois formés pendant l'été est généralement plus élevée que celle obtenue dans les faisceaux du bois d'hiver dont le rayon est plus petit. Enfin, si l'on considère les principaux résultats obtenus sur la conductance hydrique dans les xylèmes et résumés par MILBRUN (1979), on constate que celle-ci quoique

forte par rapport à celle obtenue dans les racines semble varier d'une espèce végétale à l'autre. A titre d'exemple elle est de $0.6(\text{cm}^2 \cdot \text{Bar}^{-1} \cdot \text{s}^{-1})$ pour un conifère, entre 6.5 et $34.9 \text{ cm}^2 \cdot \text{Bar}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ pour une liane.

2 - 4 - La résistance à la circulation de l'eau dans la feuille r_4

Les nervures, parties terminales du système conducteur, amènent dans la feuille l'eau qui doit traverser une couche de cellules de mésophylle que l'on estime en moyenne à $1-2 \text{ mm}$ d'épaisseur avant d'aboutir dans la zone d'évaporation de la cavité sous-stomatique. La circulation radiale de l'eau des vaisseaux vers la cavité sous-stomatique peut se faire suivant deux itinéraires (WEATHERLEY 1963).

- l'eau contourne les cellules par la paroi cellulosique
- l'eau pénètre dans les cellules et les traverse toutes.

WEATHERLEY (1963) à partir d'une étude expérimentale sur des feuilles en régime de réhumectation a montré que l'eau circule 50 fois mieux dans les parois cellulosiques qu'à travers le cytoplasme.

TYREE (1969) à partir des calculs de conductance hydrique dans la feuille se prononce pour un itinéraire essentiellement extracellulaire de l'eau dans la feuille.

2 - 5 - Résultats expérimentaux concernant l'importance relative des différentes composantes de R_{sp}

Plusieurs auteurs ont apporté quelques renseignements sur la valeur des résistances dans le système sol-plante (JENSEN et al 1961, RAWLINS 1963, BOYER 1971, NEWMAN 1974, BLACK 1979). Un certain nombre de résultats sur R_{sp} ont été obtenus sur des plantes cultivées en milieu liquide, où l'effet d'une résistance à la circulation de l'eau entre le sol et la racine r_1 est éliminée. Dans ces conditions tous les auteurs s'accordent à considérer que la résistance à la pénétration de l'eau dans les racines r_2 est la composante la plus importante de R_{sp} .

NEUMANN et al (1974) ont calculé la résistance dans diverses parties d'une plante pour diverses espèces végétales.

Les résultats indiquent que les résistances étaient en proportion par rapport à Rsp de 75 % : 8 % : 20 % pour respectivement racines : tiges : feuilles pour un plant de tournesol et 60 % : 17 % : 23 % pour un plant de maïs. BLACK (1979) qui travaille sur un plant de tournesol a trouvé que les résistances étaient en proportion de 52 % : 12 % : 36 % pour racines : tiges : feuilles.

Pour ce qui concerne les résultats expérimentaux de Rsp obtenus sur des plantes cultivées en pots et généralement dans des conditions contrôlées, deux interprétations se dégagent :

a) La première admet que (GARDNER et EHLIG 1962 b, GINGRICH et RUSSEL 1957, MACKLON et WEATHERLEY 1965, DENMEAD et SHAW 1962, PASSIOURA 1980), dès que le potentiel de l'eau dans le sol dépasse une certaine valeur seuil, la résistance à la circulation de l'eau vers les racines r_1 devient très élevée et par conséquent Rsp augmente considérablement avec l'augmentation du potentiel (en valeur absolue) de l'eau dans le sol et la diminution de la conductivité hydrique du sol. GARDNER et EHLIG (1962 b) ont calculé la résistance dans le système sol-plante de Capsicum frutescens L. cultivé en pot. Le calcul est basé sur la mesure du gradient de potentiel entre le sol et la plante à 9 h. et sur la transpiration moyenne journalière. Ces auteurs donnent les variations de Rsp et non ses valeurs absolues, en fonction du potentiel hydrique du sol (figure 24). D'après cette figure on constate qu'entre 0 et - 0.6 Bar la résistance reste constante, mais qu'entre - 0,6 et - 5 Bars la résistance varie dans une proportion de 2.5 à 100.

b) La deuxième celle de NEWMAN (1969 a et b) qui à partir des calculs théoriques basés sur les modèles de GARDNER (1960) et COWAN (1965) a montré que l'importance de la résistance à la circulation de l'eau dans le sol dépend de la quantité de racines présentes dans le sol et notamment de la longueur totale de l'appareil racinaire. Les résultats sur plante en pot (dont la longueur racinaire se trouve limitée) ne sont donc pas toujours représentatifs des conditions naturelles ; étant donné la quantité des racines chez la plupart des plantes cultivées dans le milieu naturel, la résistance à la circulation de l'eau vers les racines ne peut devenir importante ($r_1 = \frac{1}{4} Rsp$) que si le potentiel de l'eau dans le sol est proche du point de flétrissement (- 15 Bars). DENMEAD et MILLER (1976) ont

confirmé expérimentalement les calculs de NEWMAN ; en effet ces deux auteurs n'ont pas trouvé de différence significative lorsqu'ils ont comparé les mesures simultanées de R_{sp} effectuées dans les conditions naturelles sur deux cultures de blé l'une irriguée et l'autre sans irrigation.

3 - LES FORCES MOTRICES DE L'EAU DANS LE SYSTEME SOL-PLANTE-ATMOSPHERE

Dans le système sol-plante-atmosphère, comme dans n'importe quel circuit hydraulique, la circulation de l'eau sur un tronçon A-B peut résulter de deux types de "force motrice" :

a - La pression (ou le potentiel) est plus grande en A qu'en B ; la circulation de l'eau se fait alors naturellement dans le sens des pressions croissantes, c'est-à-dire de B vers A. Le flux est proportionnel à la différence du potentiel ($\psi_A - \psi_B$) et inversement proportionnel à la résistance R rencontrée sur le parcours. Sur un tel parcours c'est l'eau qui perd de l'énergie (laquelle se transforme en chaleur sous l'effet de frottement). On dit alors qu'il y a transfert passif.

b - Si sur un tronçon B - A (figure 25) on constate une décroissance du potentiel ($\psi_B > \psi_A$) on doit en conclure qu'il y a une fourniture d'énergie de l'extérieur à l'eau (la puissance fournie étant donnée par le produit du flux par l'accroissement du potentiel). Si le végétal est capable d'élever ainsi en certains points le potentiel de l'eau par un "effet" de pompe nous dirons qu'il y a transfert actif.

3 - 1 - Les forces motrices dans la circulation passive

Comme il est dit plus haut ces forces correspondent au gradient du potentiel total mais celui-ci est la somme d'un certain nombre de composants, à savoir :

- le potentiel d'adhésion des films d'eau sur la paroi cellulosique
- le potentiel osmotique dû au sel dissout notamment dans les vacuoles

- le potentiel capillaire au niveau des ménisques dans les espaces extra-cellulaire
- le potentiel dû à une pression positive qui peut éventuellement exister à l'intérieur des cellules en état de turgescence.

Dans une plante en équilibre le potentiel total cité est le même en tous les points mais les composants peuvent présenter des valeurs extrêmement différentes, avec prépondérance du potentiel osmotique à l'intérieur des vacuoles et prépondérance des potentiels d'adhésion et capillaire dans l'espace extra-cellulaire.

3 - 2 - L'hypothèse d'une circulation active et d'une force motrice exercée par la plante

Une observation classique tend effectivement à prouver l'existence d'une circulation active : l'observation des pleurs au niveau de la taille de la vigne par exemple. Si la sève exsudée à ce niveau n'a qu'un faible potentiel osmotique comme on a pu le vérifier, le potentiel total au niveau de la sève exsudée est voisin de 0 et par conséquent inférieur au potentiel de l'eau dans le sol ; on peut admettre que les racines ont joué l'effet de pompe.

Une autre constatation proposée pour confirmer cette hypothèse est la décroissance systématique de la transpiration d'une plante au fur et à mesure que l'oxygénéation du sol (ou de la solution nutritive) diminue (MORIZET 1978). En réalité cette dernière observation n'est pas probante car l'anoxie peut intervenir simplement en accroissant la résistance.

4 - VERIFICATION EXPERIMENTALE DU MODELE DE VAN HONERT : ANALYSE CRITIQUE DE LA SIGNIFICATION DES RELATIONS OBTENUES

De nombreux auteurs ont cherché à vérifier le modèle linéaire simplifié présenté par la formulation de VAN HONERT

$$\psi_F = T \cdot Rsp + \psi_{sol}$$

Très peu de résultats ont été obtenus avec le végétal cultivé dans un sol. Beaucoup d'autres correspondent à des cultures en milieu liquide, mais presque toutes les vérifications ont été effectuées dans des conditions contrôlées.

Les principaux types de relation $\psi_F = f(T)$ obtenus sur différentes espèces se trouvent résumés dans la figure 26 d'après HAILEY et al. 1973

Une autre revue bibliographique concernant la relation $\psi_F = f(T)$ vérifiée par plusieurs auteurs sur la même espèce végétale (tournesol) se trouve résumée dans la figure 27 d'après COWAN 1977. D'après les figures 26 et 27 on peut constater qu'à une exception près (NEUMANN et al. 1974) la relation linéaire $\psi_F = f(T)$ n'est pas respectée. En général les divergences à la loi sont toujours dans le même sens, à savoir une variation importante du potentiel dans la gamme des faibles flux, puis une variation moins rapide du potentiel pour une même variation de T, ce qui pourrait exprimer une diminution corrélative de la résistance.

En plus les auteurs qui ont effectué des vérifications expérimentales du modèle de VAN HONERT dans le milieu naturel (BERGER 1971) ont constaté une certaine hystérésis qui se manifeste dans la relation $\psi_F = f(T)$ (figure 28). Ainsi pour des flux égaux ils observent des potentiels différents suivant que les mesures ont été obtenues en phase d'augmentation des flux (le matin) ou en phase de diminution (dans l'après midi).

Plusieurs causes ont été invoquées pour rendre compte des écarts des résultats expérimentaux à la formule de VAN HONERT.

- BROUWER 1954 suggère que la diminution de la turgescence cellulaire qui se traduit par une augmentation du potentiel conduit généralement à des flux d'absorption plus élevés consécutifs à une baisse de résistance.

- HYLMO 1955, 1958, cité par MORIZET 1978, suite à une étude sur les milieux poreux, déduit que, sous faible pression, le flux traverse seulement les gros pores dans la paroi cellulaire, les petits pores ne deviennent fonctionnels que sous une pression forte, il en résulte une diminution de la résistance.

- VAN BAVEL 1974 a suggéré que la variation de la conductivité n'est qu'une variation apparente provenant principalement des changements de

stock d'eau dans la plante, la formulation de VAN HONERT bien entendu néglige ce changement.

- FISCUS 1975. D'après cet auteur la non linéarité serait due à la présence des ions minéraux entraînant des interactions entre les transports de solutés et de l'eau dans les racines, ou des accumulations de sels dans l'une ou l'autre partie de celles-ci. Ces phénomènes pourraient se traduire globalement par une variation de résistance racinaire.

Notons cependant qu'aucune des explications précédentes n'a eu de confirmation expérimentale.

Il faut ajouter que les techniques de mesure utilisées et les conditions climatiques au cours de l'expérience peuvent être à l'origine de l'hystérosis constatée dans la relation $\psi_F = f(T)$ (COWAN 1977, BERGER 1978). En effet dans certaines expériences il n'y a pas eu de mesures parallèles de la transpiration et des potentiels, les mesures du potentiel sont effectuées à l'échelle instantanée, tandis que les mesures de transpiration sont effectuées à l'échelle horaire ou journalière.

D'autre part les conditions climatiques imposées aux végétaux au cours de l'expérience varient d'une expérience à l'autre. Certains augmentent la transpiration en augmentant la lumière (figure 26), d'autres augmentent simultanément le déficit hydrique de l'air ou le vent et la lumière.

Enfin presque tous les auteurs présentent des résultats obtenus sur un seul échantillon. Or NEUMANN et al. (1974) qui ont procédé à des répétitions sur différents plants d'une même variété de tournesol ont montré que la relation $\psi_F = f(T)$ peut varier assez considérablement d'une plante à l'autre, (figure 29), avec des conditions expérimentales identiques. Cette variabilité peut devenir très grande si l'expérimentateur ne tient pas compte des facteurs de perturbation constatés généralement sur les plantes cultivées sur milieu nutritif : comme par exemple la détérioration du système racinaire dû à une mauvaise aération dans les pots et l'attaque des parasites.

5 - CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHE

La revue bibliographique précédente indique par conséquent que la formule proposée

$$\psi_F = T \cdot Rsp + \psi_S$$

apparaît souvent en défaut, en particulier dans la gamme des T relativement élevée. Les explications les plus couramment admises concernent les variations possibles du terme résistance Rsp . Il faut noter à cet égard que Rsp englobe deux catégories de résistances :

- dans la première on trouve les résistances qui peuvent varier (selon certains auteurs), au cours de la journée. Il s'agit notamment de la résistance à la circulation de l'eau dans le sol r_1 , variable au cours de la journée selon la transpiration et la conductibilité hydrique du sol
- dans la deuxième catégorie, on trouve des résistances quoique constantes au cours de la journée qui peuvent cependant évoluer au cours d'une période de végétation. Ce sont les résistances à l'interface sol-racine, dans le xylème et dans la feuille.

Les quelques vérifications expérimentales nous montrent que la formulation a été testée et utilisée par la plupart des auteurs pour traiter la circulation de l'eau dans une "plante" simple, dans laquelle l'eau se déplace du milieu extérieur à travers une racine simple et une tige simple pour aboutir à la "feuille" à partir de laquelle se produit la transpiration. C'est une démarche qui peut convenir à une époque où l'on cherche à comprendre le transport d'eau d'une manière qualitative à l'échelle de la plante et dans des conditions bien précises. Néanmoins, plusieurs questions se posent quand il s'agit d'étudier le transfert en phase liquide dans le système sol-plante dans le milieu naturel et à l'échelle d'un couvert végétal.

- La formulation de VAN HONERT est-elle valable pour étudier le transfert hydrique à l'échelle d'un couvert végétal disposant d'un système racinaire complexe et d'un feuillage dense à transpiration variable ?

- Quel ensemble de méthodes faut-il choisir pour appliquer la formulation de VAN HONERT compte tenu de la complexité du couvert végétal ?
- Quel type de relation peut-on obtenir entre $\psi_F = f(T)$ dans des conditions telle que la transpiration est 2 à 3 fois plus importante que celle obtenue dans les conditions contrôlées ?
- Comment se situe cette relation par rapport à celles obtenues par les auteurs dans les conditions contrôlées ?
- Cette étude effectuée dans le milieu naturel peut-elle nous renseigner sur l'origine de l'hystérosis constatée dans la relation $\psi_F = f(T)$?
- Quels sont les facteurs qui jouent sur la résistance à la circulation d'eau dans le système sol-plante ?
- Quels sont les facteurs du milieu qui jouent sur le potentiel hydrique de la feuille ?
- Quelles conséquences sur le plan agronomique peut-on tirer de notre étude ?

C'est pour répondre à ces questions qui seront développées dans les chapitres suivants que cette partie du mémoire sera orientée.

II - ASPECTS METHODOLOGIQUES SOULEVES PAR L'ETUDE DU TRANSFERT HYDRIQUE

A L'ECHELLE D'UN COUVERT VEGETAL

Ce paragraphe correspond à la discussion d'un problème indispensable à traiter avant le développement des chapitres suivants. Il s'agit de préciser l'aspect méthodologique soulevé par l'application de la formulation de VAN HONERT sur un couvert végétal dans le milieu naturel.

D'après la revue bibliographique développée dans le paragraphe précédent, pour calculer la résistance à la circulation de l'eau aux bornes sol-feuille, il faut connaître le débit transpiratoire et la différence de potentiel entre ces deux points.

Du point de vue expérimental, il est donc nécessaire de suivre parallèlement la transpiration et les potentiels moyens dans les feuilles et dans la zone racinaire.

Pour bien situer le problème méthodologique, nous allons entreprendre dans les paragraphes suivants une analyse critique des méthodes qui peuvent être proposées pour obtenir les paramètres indispensables à l'application du modèle de VAN HONERT.

1 - LE POTENTIEL MOYEN DE L'EAU DANS LA ZONE RACINAIRE

1 - 1 - Proposition d'une formule de calcul

L'eau pompée par l'appareil racinaire dépend de la masse de sol exploitée par les racines. Le débit maximal est sensiblement proportionnel à la profondeur d'enracinement - (HALLAIRE 1964, HENIN et al. 1960, OGATA et al. 1960, GARDNER 1960, VERNET et CHAUSSAT 1961, NEWMAN 1969). Celle-ci dépend de plusieurs facteurs : la structure et l'humidité du sol, les travaux agricoles, et le couvert végétal dont le système racinaire est une des caractéristiques génétiques.

Le fonctionnement de l'appareil racinaire dans son rôle d'absorption n'est pas simple, en effet les observations portant sur l'absorption suivant les secteurs de la racine, ont suggéré l'existence (BROWER 1953, MAERTENS 1970) des zones d'absorption préférentielle notamment au niveau de la zone pilifère, ainsi que l'existence de possibilité d'absorption de l'eau plus grande par les portions de racines les plus proches des parties aériennes.

Cependant certains auteurs pensent que les surfaces subérisées peuvent laisser passer l'eau grâce aux possibilités de pénétration offertes par les lenticelles. KRAMER et BULLOCK 1966 pensent que dans les conditions naturelles, chez le pin les racines subérisées absorbent 75 % de l'eau pompée par l'appareil racinaire.

Compte tenu des considérations précédentes, si l'on fixe une profondeur h d'enracinement fonction du système racinaire du couvert et composée d'un certain nombre de strates dans lesquelles des mesures du potentiel de l'eau sont obtenues, la seule expression correcte du potentiel "moyen" dans la zone racinaire serait la suivante :

$$\psi_s = \psi_{st1} \times L_1 + \psi_{st2} \times L_2 + \dots + \psi_{stn} \times L_n$$

avec ψ_s : potentiel "moyen" dans la zone racinaire
 ψ_{sti} : potentiel dans la strate (i)
 L_i =
$$\frac{\text{flux d'eau absorbée dans la strate (i)}}{\text{flux d'eau totale absorbée dans la zone racinaire}} \quad (1)$$

Or actuellement il n'y a pas de méthodes capables de fournir avec une précision suffisante à l'échelle fine (horaire, journalière) le coefficient L_i .

Si on admet alors avec GARDNER 1960, HALLAIRE 1964, NEWMAN 1969, que le flux absorbé dans une strate est une fonction de la longueur des racines on peut écrire :

$$\psi_s = \psi_{st1} \times K'_1 + \psi_{st2} \times K'_2 + \dots + \psi_{stn} \times K'_n$$

K' =
$$\frac{\text{longueur totale des racines dans la strate (i)}}{\text{longueur totale des racines dans la zone racinaire}}$$

La longueur des racines par unité de surface est un paramètre très difficilement mesurable notamment dans les couches profondes. Alors si l'on admet, et en première approximation, que ce paramètre, et pour chaque strate, est proportionnel à la masse de racine par unité de surface de la strate, on peut écrire :

$$\psi_s = \psi_{st1} \times K_1 + \psi_{st2} \times K_2 + \dots + \psi_{stn} \times K_n$$

avec

$$K_i = \frac{\text{masse racinaire dans la strate (i)}}{\text{masse racinaire totale dans la zone racinaire}}$$

Nous avons utilisé la relation précédente pour calculer le potentiel moyen dans la zone racinaire de préférence à la méthode suggérée par DENMEAD et MILLER 1976 et qui consiste à considérer le potentiel moyen dans la zone racinaire comme étant le potentiel de l'eau mesuré à un point situé au milieu de la profondeur d'enracinement de la culture. Cette dernière méthode représente à notre avis un choix très arbitraire.

1 - 2 - Pratique de la mesure

Pour calculer le potentiel moyen de l'eau dans la zone racinaire d'une culture de luzerne, il faut donc connaître le profil de la masse racinaire de la luzerne (cf. figure 5), ainsi que les valeurs moyennes du potentiel de l'eau dans les différentes couches du sol pour l'unité de temps choisi, l'heure, la phase diurne ou le nycthémère. Dans notre étude, compte tenu de faibles variations du potentiel de l'eau dans le sol mesuré au cours de la journée et l'importance des réserves hydriques dont la plante dispose (cf. page 11), nous nous sommes contenté d'effectuer deux mesures du potentiel hydrique dans les différentes couches du sol à 7 h. et à 13 h. TU soit à peu près au début et à la fin de notre campagne de mesures journalières et nous avons ainsi introduit la moyenne de ces deux mesures généralement très voisines dans le calcul du potentiel moyen de l'eau dans la zone racinaire.

Sur les figures 30 et 31 on trouve l'évolution du potentiel hydrique moyen dans la zone racinaire obtenue au cours des années 1979 et 1980.

Pour ce qui concerne les valeurs obtenues au cours de l'année 1979, on peut distinguer deux périodes différentes : une période sèche qui correspond à la croissance de la deuxième coupe au cours de laquelle le ψ_s augmente régulièrement, et une période humide qui coïncide avec la croissance de la troisième coupe au cours de laquelle le ψ_s diminue régulièrement. Les deux coupes de luzerne se trouvent donc dans deux situations hydriques différentes. Par contre au cours de l'année pluvieuse 1980, on constate des valeurs assez faibles de ψ_s aussi bien pendant la première coupe que pendant la deuxième et qui sont comparables avec celles observées au cours de la période humide de l'année 1979.

1 - 3 - Critique de la méthode de calcul choisie

Le fait de remplacer la longueur des racines dans les différentes couches par la masse racinaire pour calculer le potentiel moyen dans la zone racinaire implique nécessairement une certaine erreur. En effet en utilisant la masse racinaire, on accorde un poids excessif aux grosses racines qui ne sont pas toujours les plus efficaces pour l'absorption de l'eau (MAERTENS 1970, BROWER 1954). Pour avoir une idée sur l'ordre de grandeur de cette erreur, nous avons calculé un coefficient K tel qu'il est utilisé dans notre calcul soit :

$$K = \frac{\text{masse racinaire dans la strate}}{\text{masse totale dans la zone racinaire}}$$

et un coefficient K' calculé comme :

$$K' = \frac{\text{longueur totale des racines dans la strate}}{\text{longueur totale des racines dans la zone racinaire}}$$

en utilisant pour calculer K' les données concernant le profil de longueur des racines par unité de surface d'une culture de luzerne obtenues par MAERTENS et CABELGUEUNNE 1974.

Nous avons porté les valeurs obtenues de K et K' dans les différentes couches du sol sur la figure (32). On constate d'après la figure que le coefficient K prend une valeur très importante dans la couche 0-10 cm mais qu'il diminue rapidement au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la surface, tandis que le coefficient K' reste prati-

quement constant de 0 à 30 cm et ne diminue qu'à partir de la couche 30-40 cm. Dans ces conditions il est bien évident que la différence dans les valeurs du potentiel moyen dans la zone racinaire calculées par les deux coefficients dépendra de la valeur du potentiel hydrique dans la couche 0-10 cm. Si l'on effectue les mesures pendant une période de dessèchement, la strate 0-10 cm aurait un potentiel élevé et le potentiel moyen de la zone racinaire calculé à partir du coefficient K serait plus élevé par rapport au potentiel moyen calculé avec le coefficient K'. Par contre si l'on effectue la mesure pendant ou après une période de réhumectation de la couche supérieure du sol, c'est le potentiel calculé à partir du coefficient K' qui serait le plus fort. Pour chiffrer l'ordre de grandeur de cette différence, nous avons calculé le potentiel moyen de la zone racinaire , à partir des deux coefficients précédents pour une période allant du 3 au 18 juillet 1979, caractérisée par une période de dessèchement du 3 au 11 et une période de réhumectation du 13 au 18 (figure 33). On constate comme prévu, un certain décalage systématique entre le potentiel moyen calculé par les deux méthodes, selon qu'on se place en période de dessèchement ou de réhumectation; toutefois cette différence en moyenne est de l'ordre de 1 Bar.

2 - LE POTENTIEL MOYEN DANS LES FEUILLES

2 - 1 - Proposition d'une formule de calcul

La formulation de VAN HONERT suggère que la transpiration totale dépend du potentiel moyen de l'eau dans les feuilles de la plante. Il faut donc pour appliquer cette formulation définir un potentiel moyen dans les feuilles.

Plusieurs auteurs ont utilisé des procédés différents pour obtenir le potentiel moyen.

- BERGER 1971 obtient ce potentiel à partir des mesures effectuées sur les feuilles situées dans la strate supérieure. Il justifie son choix par le fait que ces feuilles assurent à elles seules une part importante de la transpiration.

- NEUMANN et al. 1974 considèrent comme étant le potentiel moyen dans les feuilles de la plante, le potentiel mesuré sur une feuille située au milieu de la partie aérienne de la plante à mi chemin entre les feuilles supérieures et les feuilles inférieures.

Pour ce qui concerne notre méthode de calcul, elle est basée sur le principe suivant : si la transpiration totale mesurée est la somme de la transpiration foliaire à chaque niveau de la plante, le potentiel moyen des feuilles de la plante doit être la moyenne des potentiels mesurés à chaque niveau de la plante. Toutefois il faut accorder aux valeurs du potentiel obtenues dans chaque niveau un poids, dans le calcul du potentiel moyen, proportionnel à la contribution de chaque niveau à la transpiration totale de la plante. Ce poids relatif n'est pas une donnée constante ; il varie avec la croissance de la plante, mais aussi d'une culture à l'autre, car il est fonction des caractéristiques de la structure de la plante, principalement le profil de la densité foliaire, mais aussi de la résistance stomatique moyenne à tout niveau de la plante (PERRIER 1976).

Ainsi si l'on fixe une hauteur h de la partie aérienne de la plante fonction du développement de la plante et composée d'un certain nombre de strates dans lesquelles des mesures du potentiel de l'eau dans les feuilles sont obtenues, le potentiel moyen de l'eau dans la partie aérienne peut être obtenu de l'équation suivante :

$$\psi_F = \psi_{Fst1} \times L_1 + \psi_{Fst2} \times L_2 + \dots + \psi_{Fstn} \times L_n$$

avec ψ_F : potentiel moyen dans les feuilles

ψ_{Fstr} : potentiel moyen de l'eau dans la couche (i)

L_i = flux transpiré par la strate (i)

L_i = flux total transpiré par la plante

Nous avons utilisé l'équation précédente pour mesurer le potentiel moyen dans la plante car elle intègre dans le calcul de ce dernier le "poids" du potentiel mesuré à chaque niveau de la végétation, bien qu'elle exige par rapport aux procédés utilisés par BERGER et NEUMANN un nombre plus important de mesure du potentiel, ainsi qu'un calcul très compliqué pour obtenir la contribution de chaque couche à la transpiration totale. Toutefois nous allons comparer ultérieurement notre méthode de

calcul et les différentes méthodes utilisées pour obtenir le potentiel moyen de la plante afin qu'on puisse situer nos résultats par rapport à ceux obtenus par les différents auteurs.

2 - 2 - Pratique de la mesure du potentiel moyen dans les feuilles

2 - 2 - 1 - La mesure du potentiel hydrique dans les feuilles

Le potentiel dans les feuilles était mesuré avec la chambre à pression de SCHOLANDER (cf. figure 10). Un profil de potentiel hydrique foliaire était effectué à 8 TU, 12 TU et 15 TU en 1979 et à 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15 TU en 1980.

A chaque manipulation on effectue 6 mesures à trois niveaux (supérieur, moyen, inférieur), ce qui représente 18 mesures par manipulation, effectuées généralement pendant moins de 20 minutes.

2 - 2 - 2 - Le calcul du coefficient Li

Il est possible de calculer le coefficient Li d'après le modèle analytique décrit par PERRIER 1976. Ce modèle repose d'une part sur l'étude des transferts turbulents au sein d'un couvert végétal en fonction de sa structure, (c'est le bilan de quantité de mouvement à chaque niveau), et d'autre part sur l'étude des échanges de chaleur et de vapeur à chaque niveau d'un couvert (c'est le bilan d'énergie tranche par tranche). La combinaison du modèle de bilan de quantité de mouvement avec les analyses du bilan d'énergie tranche par tranche permet de calculer les flux de chaleur et de vapeur d'eau pour chaque tranche et à tout niveau, en passant par les profils microclimatiques dans la mesure où les données suivantes sont connues :

- Les conditions aux limites, soit les conditions climatiques au niveau de référence au dessus d'un couvert (Rayonnement net Rn, température de l'air Ta, température du point de rosée de l'air Tr et vitesse du vent V) et l'humidité du sol à sa surface

- Les caractéristique de structure et principalement le profil de densité de surface foliaire

- Le paramètre de régulation ou la résistance stomatique à tout niveau

Notre propos n'est pas de détailler ici les équations de base de ce modèle, nous donnerons simplement des exemples de la confrontation expérimentale. Celle-ci est obtenue en introduisant dans les équations du modèle les paramètres propres de la luzerne suivant la démarche suivante :

- Pour chaque stade de la croissance de la luzerne nous avons établi le profil de l'indice foliaire par tranche (cf. figure 4, a).

- Pour chaque stade de croissance, nous avons effectué des mesures de résistance stomatique au champ sur certaines feuilles et à différents niveaux par le poromètre à diffusion. Nous avons groupé nos profils (environ 400) en trois profils de résistance stomatiques qui correspondent à trois comportements de régulation faible, moyenne et forte.

- Pour chaque stade de croissance nous avons défini des conditions aux limites moyennes généralement rencontrées dans nos conditions de travail (R_n 450 W m^{-2} T_a-T_r 6°C , vitesse du vent 2 m s^{-1} , humidité à la surface du sol 100 %).

Ainsi il était possible d'obtenir le coefficient L_i dans des conditions climatiques moyennes et à tout niveau pour différentes périodes de la croissance de luzerne.

Le résultat d'un calcul est présenté à titre d'exemple sur la figure (34) : il correspond aux valeurs moyennes de transpiration obtenues par tranches de 20 cm d'une culture de luzerne bien développée ($LAI = 4,7$), ayant un profil de résistance stomatique moyen. Les chiffres en face de chaque strate correspondent au coefficient L calculé d'après le rapport : flux transpiré par la strate / flux transpiré par le couvert.

Il est bien évident d'après la figure (34) que la strate supérieure de la luzerne assure à elle seule environ 60 % de la transpiration totale. Toutefois la participation de la couche inférieure n'est pas négligeable et doit être considérée dans le calcul du potentiel moyen.

3 - COMPARAISON EXPERIMENTALE ENTRE LES DIFFERENTES METHODES DE CALCUL DES POTENTIELS MOYENS DANS LES FEUILLES ET DANS LE SOL

Sur la figure (35) nous avons porté le profil du potentiel hydrique mesuré à différents niveaux dans le système sol-plante pendant une belle journée, et nous avons effectué à partir de ces valeurs une comparaison entre les différentes méthodes utilisées pour calculer le potentiel moyen dans le sol et dans les plantes. (Tableaux 8 et 9).

D'après le tableau (8) on constate que notre méthode de calcul du potentiel moyen dans les feuilles donne une valeur intermédiaire par rapport aux valeurs obtenues par les démarches de BERGER et NEUMANN et al. toutefois la différence avec l'une et l'autre méthode ne dépasse pas 10 %.

TABLEAU 8

Méthode utilisée au cours de cette étude	Méthode adoptée par NEUMANN et al.	Méthode adoptée par BERGER
13,4	12,5	14,5

Par contre, d'après le tableau (9), il y a une différence assez nette entre la méthode utilisée pour calculer le potentiel moyen dans le sol et celle utilisée par DENMEAD et MILLAR. Toutefois il est possible de vérifier laquelle de ces méthodes s'approche le plus de la valeur réelle du potentiel moyen dans le sol. Ce que nous allons entreprendre dans le chapitre suivant en effectuant des mesures pendant la nuit dans des conditions de transpiration nulle et d'équilibre dans le système sol-plante. Dans ces conditions puisque la transpiration est nulle le potentiel moyen dans les feuilles doit être en égalité avec le potentiel moyen dans le sol, ce dernier peut donc être comparé avec le potentiel moyen calculé.

TABLEAU 9

Méthode adoptée par DENMEAD et MILLAR	Le potentiel moyen du sol calculé avec le coefficient K'	Le potentiel moyen du sol calculé avec le coefficient K (Méthode utilisée au cours de cette étude)
1 Bar	2.75 Bars	3.39 Bars

4 - LA TRANSPiration VEGETALE T

Dans les conditions naturelles du champ l'évapotranspiration mesurée ETR englobe deux termes l'évaporation du sol (EV), et la transpiration végétale (T). On admet généralement que dans le cas d'un couvert bien couvrant ce dernier terme représente la part dominante dans l'ETR. Toutefois puisque la formulation de VAN HONERT lie la transpiration à la différence du potentiel entre le sol et la plante, il faut définir avec certaine précision l'importance de T dans les valeurs d'ETR mesurée.

Le modèle de PERRIER 1976 présenté dans le paragraphe (2-2-2) de ce chapitre en donnant le flux de chaleur latente à tout niveau depuis la surface du sol jusqu'au sommet de la végétation permet de calculer le rapport EV (sol)/ETR.

Un résultat de ce calcul est présenté sur la figure (36), il correspond aux valeurs du rapport précédent pour une culture de luzerne (ayant un profil de résistance stomatique moyen) au cours de sa croissance. Le calcul est effectué en supposant que les conditions aux limites étaient les suivantes : Rn 450 W m^{-2} , $Ta-Tr$ 6°C , vitesse du vent 2 m.s^{-1} , l'humidité à la surface du sol est égale à 100 %.

On constate d'après cette figure que le rapport EV/ETR dépend notamment de l'indice foliaire et varie avec l'évolution de celui-ci, néanmoins lorsque la luzerne devient parfaitement couvrante ($LAI > 2,5$) le rapport EV/ETR dans le cas d'un sol complètement mouillé (humidité à la surface du sol de 100 %) représente une faible part de l'ETR : entre 11-22 %, soit en moyenne 16 % de l'ETR.

L'ensemble des mesures réalisées dans notre étude ayant porté sur un couvert de luzerne assez développé ($LAI > 2,5$) et l'humidité relative du sol étant resté élevé en raison d'une pluviométrie importante, nous avons retenu un rapport de 15 %, ce qui signifie que la transpiration T représentait 85 % de l'ETR.

III - VERIFICATION EXPERIMENTALE

1 - RELATION ENTRE LE POTENTIEL HYDRIQUE DES FEUILLES ET L'EVAPOTRANSPIRATION

Compte tenu du rapport à peu près constant dans le cadre de nos conditions expérimentales du rapport T/ETR, l'équation de VAN HONERT peut se mettre (au coefficient $\alpha = 0,85$ près) sous la forme suivante :

$$\text{ETR} = H (\psi_F - \psi_s)$$

avec l'ETR : l'évapotranspiration réelle en W m^{-2} mesurée réellement dans le champ

ψ_s, ψ_F : potentiels moyens de l'eau dans la zone racinaire et dans les feuilles en Bars obtenus d'après la méthodologie définie dans le paragraphe II

$H = \frac{1}{\alpha \cdot R_{sp}}$: la conductance dans le système sol-plante en $\text{W m}^{-2} \cdot \text{Bar}^{-1}$

Ce terme est égal à l'inverse de la résistance dans le système sol-plante.

La formule précédente peut s'écrire également :

$$\psi_F = \frac{\text{ETR}}{H} + \psi_s \quad (1)$$

Si ψ_s et H sont constants la relation précédente est l'équation d'une droite de pente $\frac{1}{H}$ et d'ordonnée à l'origine ψ_s .

La relation linéaire précédente permet de représenter les variations journalières de ψ_F et d'ETR sur chacune des axes de coordonnées d'un graphique. Cette représentation si on porte l'heure de la journée en face de chaque point, permet de plus de préciser le sens des variations diurnes éventuelles de chacune des données et de saisir rapidement si le système étudié obéit ou non à la formule prévue par VAN HONERT (BERGER 1971).

La vérification expérimentale du modèle de VAN HONERT porte sur

les mesures simultanées de ψ_F , ψ_s et ETR obtenues à l'échelle horaire à la fois en 1979 et en 1980 (une trentaine de jours chaque année répartis de façon assez homogène sur les deux coupes d'été de la luzerne). Ces mesures concernent la période écoulée entre le moment où la luzerne devient bien couvrante ($LAI > 2,5$) et la coupe.

Pour ce qui concerne la fréquence des mesures du ψ_F , elle était différente d'une année à l'autre, 3 mesures seulement étaient effectuées en 1979 à 8,30, 12,30, 14,30 TU. Tandis qu'en 1980, compte tenu des résultats obtenus nous avons choisi un nombre de mesures plus important et bien réparti au cours de la journée (8 mesures effectuées au cours de la journée à 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15 TU) : de plus pendant une journée on a effectué un cycle complet de mesure de ψ_F , heure par heure de 7 h. du matin jusqu'à 7 h. le lendemain.

La confrontation expérimentale entreprise au cours des deux années précédentes permet suivant les conditions du milieu, notamment les conditions climatiques, de dégager trois types de relation entre ψ_F et ETR.

- Le premier correspond aux résultats obtenus dans une gamme de faibles flux d'ETR (ETR horaire maximale $< 200 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Ce sont généralement des mesures effectuées pendant les journées couvertes ou en début de journée ensoleillée.

- La deuxième correspond aux résultats obtenus dans une gamme de forts flux d'ETR (ETR horaire maximale pouvant atteindre $500 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$). Ce sont généralement des mesures effectuées par journées de beau temps et principalement en milieu de journée.

- La troisième correspond aux résultats obtenus tantôt dans des conditions de forts flux et tantôt dans des conditions de faibles flux au cours de la même journée. Ce sont généralement des mesures effectuées pendant les journées à temps très variable (passage nuageux).

2 - 1 - La relation $\psi_F = f(\text{ETR})$ pendant les journées de temps couvert

Les figures 37, a et b illustrent la relation observée entre ψ_F et ETR pendant deux journées de temps couvert, l'une est obtenue avec 3 mesures et l'autre avec 8 mesures de ψ_F . Toutefois on observe pour

les deux journées le même type de relation entre ψ_F et ETR, à savoir que les points sur chaque figure s'alignent sur un segment de droite d'ordonnée à l'origine ψ_s très voisine de ψ_s mesuré, quoique légèrement mais significativement plus élevé (environ 1 Bar), et dont la pente est sensiblement différente pour les deux journées ($H = 38$ et $25 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{Bars}^{-1}$).

D'après les résultats précédents il apparaît nettement :

- que la loi exprimée par la formule 1 se trouve ici vérifiée puisque la relation de proportionnalité attendue entre $\psi_F - \psi_s$ et ETR est respectée

- la conductance H dans le système sol-plante est constante au cours de la journée du moins pour ce qui concerne la tranche du cycle étudiée.

Nos résultats ainsi obtenus confirment les résultats obtenus par NEUMANN et al. 1974 sur des plants de tournesol et de maïs (cf. figure 27). En effet ces derniers trouvent une relation linéaire entre la chute du potentiel foliaire et l'augmentation de transpiration dans une gamme de flux allant de $0 - 200 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

1 - 2 - La relation $\psi_F = f(\text{ETR})$ pendant les journées de beau temps

La figure 38 illustre la relation observée entre le potentiel hydrique et ETR, heure par heure, pendant une journée complète de beau temps. On constate d'après cette figure que les points obtenus de ψ_F et ETR du lever du soleil jusqu'à 7 h. s'alignent conformément à la formule de VAN HONERT sur une droite dont l'ordonnée à l'origine correspond à une valeur légèrement supérieure à ψ_s mesuré. Par contre à partir de 8 h. les points s'écartent de la droite dans un sens puis dans l'autre selon que la transpiration est croissante ou décroissante. Ainsi pour des flux égaux d'ETR on observe des potentiels différents suivant que l'on se trouve en phase d'augmentation du flux (matin) ou en phase de diminution (fin de journée).

Ce type de résultats a été retrouvé sur toutes les journées de beau temps obtenues en 1979 et 1980 au moins au cours des périodes de mesure (arrêt à 15 h.) (figure 39).

De ces résultats on peut retenir les observations suivantes :

- La loi exprimée par la formule (1) se trouve vérifiée seulement pour une partie de la journée entre 0 h. et 7 h. Période au cours de laquelle la conductance apparaît constante et prend une valeur assez proche de celles obtenues pendant les journées couvertes, ($H=31 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{Bar}^{-1}$).

- A partir de 8 h. et pour toutes les journées de beau temps étudié on observe une augmentation plus rapide que prévue du flux lorsque le potentiel foliaire croît ce qui semblerait traduire une augmentation corrélative de la conductance. Dès lors la proportionnalité entre ψ_s et ETR n'est plus respectée.

- Une hystérésis dans la relation $\psi_F = f(\text{ETR})$, puisque pour des valeurs identiques de l'ETR, les valeurs de ψ_F obtenues dans l'après midi sont généralement supérieures à celles obtenues le matin.

Ces résultats rejoignent la plupart des résultats obtenus sur des plantes individuelles soit dans des conditions contrôlées (COX 1966, JAMES 1973, BLACK 1979), soit dans les conditions du champ (BERGER 1971, IBRAHIM 1979).

1 - 3 - La relation $\psi_F = f(\text{ETR})$ pendant les journées de temps variable

Les figures 40. et 41 illustrent les relations $\psi_F = f(\text{ETR})$ obtenues au cours des journées de temps variable. D'après ces figures on constate que le type de relation $\text{ETR} = f(\psi_F)$ obtenu est intermédiaire entre celles observées pendant les journées de faible flux et les journées de fort flux. En effet et en faisant abstraction de l'heure on observe que :

- Tous les points expérimentaux obtenus dans la gamme de faible flux ($0 - 200 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) peuvent s'aligner sur une droite.

- Au fur et à mesure que l'on s'éloigne de la gamme de faible flux les points s'écartent de la droite.

On peut conclure d'après les observations précédentes que la relation de proportionnalité entre ψ_F et ETR n'est respectée dans les conditions de temps variable que pendant les heures de faible flux.

2 - LA CONDUCTANCE APPARENTE DANS LE SYSTEME SOL-PLANTE

2 - 1 - La relation entre la conductance et l'ETR au cours de la journée

Les résultats concernant la relation $\psi_F = f(ETR)$ dans des conditions de forts flux suggéreraient que la variation de la conductance au cours de la journée est liée à l'évolution du débit notamment en période d'augmentation de l'ETR. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons calculé la conductance heure par heure au cours de toutes les journées où des vérifications expérimentales ont été entreprises. A titre d'exemple, nous présentons l'évolution de la conductante H définie par $ETR/\psi_F - \psi_s$ et l'ETR au cours de la journée du 20/8 figure 42.

Bien que, et en première approximation, il apparaît d'après la figure précédente une relation certaine entre H et ETR au cours de la journée, il est toutefois possible de distinguer trois étapes :

- Le matin l'ETR augmente, mais H paraît assez constante tant que l'ETR est inférieure à 200 W m^{-2} .

- Lorsque l'ETR dépasse cette valeur particulière H augmente rapidement avec l'ETR jusqu'à 12 h. heure à laquelle on constate que la valeur maximale de H correspond à la valeur maximale de l'ETR. Par contre, dans l'après midi l'ETR diminue ainsi que H , toutefois on peut remarquer que pour les mêmes valeurs de l'ETR, H est légèrement plus faible dans l'après midi que le matin et s'annule dans la soirée.

Cette hystérésis entre H et ETR observée dans l'après midi peut apparaître nettement, si on représente la variation journalière de H et d'ETR sur chacun des axes d'un graphique, en portant l'heure de la journée en face de chaque point. Un exemple de cette présentation peut être observée sur la figure 43 : elle concerne les résultats obtenus pendant une journée de beau temps. On observe effectivement d'après la figure précédente une hystérésis dans la relation ($H - ETR$) au cours de la journée et toujours dans le même sens, à savoir que pour les mêmes valeurs de l'ETR, les valeurs de H dans l'après midi sont généralement inférieures en moyenne de 20 % par rapport à celles obtenues le matin.

2 - 2 - La relation entre la conductance H et l'ETR: généralisation
à l'échelle de toutes les périodes de croissance

Compte tenu des résultats précédents, nous avons voulu vérifier si la relation entre ETR et H observée à l'échelle de la journée reste valable globalement c'est-à-dire sans se préoccuper des différences qui peuvent exister entre H et ETR avant ou après midi pour toutes les valeurs horaires obtenues au cours des deux années de mesure.

Nous avons donc calculé la régression linéaire entre la conductance et l'ETR pour tous les points expérimentaux obtenus en 1979 et 1980 figure 44 . Le coefficient de corrélation obtenu pour la relation linéaire est très bon (0,90) et montre, compte tenu du fait que ces mesures sont obtenues pendant 4 coupes de luzerne, une stabilité certaine de H par rapport à l'ETR.

Un point particulier mérite d'être signalé aussi, il se rapporte aux résultats présentés sur la figure précédente. En effet nous n'avons pas trouvé de différence statistiquement significative entre les points obtenus en 1979 et 1980, bien que le potentiel de l'eau dans le sol était assez élevé en valeur absolue en général en 1979, notamment pendant la première coupe, par rapport à l'année 1980. Ceci suggère que dans la gamme (0-4 Bars) du potentiel de l'eau dans le sol, le ψ_s n'a pas d'effet sur la conductance H, ce qui rejoint les calculs de NEWMAN (1969) ainsi que les résultats de DENMEAD et MILLAR 1976.

Il faut noter enfin que bien que plusieurs auteurs aient déjà signalé la relation linéaire entre la conductance et la transpiration observées sur des plantes individuelles pendant une partie de la journée (COX 1966, JANES 1973, BERGER 1971, BLACK 1979), il n'en reste pas moins que c'est la première fois à notre connaissance qu'on donne cette relation pour un couvert végétal en intégrant dans les résultats obtenus tous les points expérimentaux obtenus sur quatre périodes de croissance étaillées sur deux ans.

2 - 3 - Conséquence de la relation entre H et ETR : proposition d'une formule empirique permettant le calcul de l'ETR

Dans nos conditions du travail (conditions hydriques suffisantes, couvert végétal bien développé) l'analyse entreprise pendant plusieurs années sur différentes cultures a montré que l'ETR est une fraction presque constante de Rn (KATERJI 1977, PERRIER et al. 1980). Il était donc tentant d'essayer de tester la relation entre H et Rn car ce type de relation offre dans le cas d'un bon accord la possibilité d'obtenir la conductance à partir d'un paramètre climatique simple, ce qui par conséquent, ouvre la voie à la possibilité de proposer des formules permettant d'atteindre l'ETR avec une certaine précision. Cette relation est très utile dans certains domaines tels que la prévision du rendement ou l'irrigation.

Pour cette raison nous avons calculé la régression linéaire entre les valeurs horaires de H et Rn pour tous les points expérimentaux obtenus en 1979 et 1980, (figure 45). Le coefficient de corrélation pour la relation H et Rn est moins bon (0,86) que celui observé entre H et ETR. Il n'en reste pas moins qu'il est possible d'atteindre la conductance H par un paramètre climatique largement utilisé dans les stations météorologiques. Dès lors il est possible de proposer une formule permettant le calcul de l'ETR du type suivant :

$$\text{ETR} = H' \times (\psi_F - \psi_s) \quad (2)$$

avec H' déduite de la relation $H = f(R_n)$ soit :

$$H' = 0,59 \times R_n + 10$$

Il suffit donc pour obtenir l'ETR de connaître R_n , ψ_F et ψ_s .

L'avantage de cette formule par rapport aux formules climatiques largement utilisées est certain car elle intègre non seulement le climat à travers le terme R_n mais aussi la plante et le sol à travers les termes ψ_s et ψ_F .

2 - 4 - Vérification de la formule proposée

Nous avons donc utilisé la relation précédente pour calculer l'ETR horaire de toutes les journées où des vérifications expérimentales ont été entreprises et au cours desquelles des mesures de ψ_F , ψ_s et R_n ont été obtenues. L'ETR ainsi calculé a été confronté avec l'ETR mesuré et le résultat de cette confrontation est présenté sur la figure 46. On observe sur cette figure un bon accord entre les valeurs d'ETR mesurées et calculées, puisque le coefficient de corrélation obtenu pour la relation linéaire entre ETR calculé et mesuré est assez satisfaisant (0,93). On peut donc considérer la relation précédente compte tenu de sa simplicité et de la précision obtenue comme une perspective intéressante dans le domaine de l'irrigation et de l'économie de l'eau des cultures.

Notons aussi qu'il est possible de simplifier la formule proposée à partir d'un certain nombre d'approches pratiques. On peut par exemple remplacer la mesure de ψ_s assez délicate à obtenir par des mesures de l'humidité θ effectuées facilement par les sondes à neutrons. En effet il suffit d'établir au laboratoire et pour chaque niveau du sol colonisé par les racines la relation entre ψ et θ , puis grâce aux mesures suivies de θ il est possible d'obtenir le profil de ψ dans le sol et de calculer ψ_s moyen pour l'ensemble de la tranche de sol considérée. Il est possible aussi de remplacer la mesure du rayonnement net R_n par des mesures de rayonnement global R_g ou de durée d'insolation selon des modèles largement développés dans la littérature (DURAND 1974). Dès lors il suffit d'effectuer en plus de R_g ou de la durée d'insolation des mesures de ψ_F pour obtenir l'ETR.

3 - CONCLUSION GENERALE

Un certain nombre de questions essentielles qui se posaient lorsque nous avons entrepris cette étude trouvent d'après les résultats expérimentaux présentés certains éléments de réponse, en effet :

- Il apparaît clairement que l'utilisation de la formule de VAN HONERT sur un couvert végétal que nous avons testé selon la méthodologie de mesure décrite dans le paragraphe II, conduit à des résultats identiques à ceux déjà cités dans la littérature en ce qui concerne les plantes isolées (cf. fig. 26, 27, 28).

- Le panorama de l'ensemble de nos résultats expérimentaux montre une grande diversité de réponse dans la relation $\psi = f(\text{ETR})$ et donc une divergence pour certains résultats avec le modèle linéaire envisagé au début de ce chapitre.

- Il y a réellement une relation très globale entre la conductance calculée dans le système sol-plante et l'ETR (fig. 44) et cette relation ouvre une perspective intéressante car elle permet de proposer des formules capables de traduire l'ETR avec une certaine précision (fig. 46). Par rapport à l'hétérogénéité constatée par NEUMANN et al. (1974) sur des plantes isolées, cette relation entre la conductance et l'ETR obtenue sur un grand nombre de points concernant 4 coupes de luzerne, paraît très satisfaisante.

- Cependant deux questions restent en suspens :

(1) Pourquoi la relation de proportionnalité entre ETR et ψF n'est pas toujours respectée et par conséquent pour quelle raison la conductance augmente lorsque l'ETR augmente

(2) Pourquoi pour les mêmes valeurs de l'ETR, les valeurs calculées de la conductance sont plus faibles dans l'après midi par rapport à celles obtenues le matin.

Nos résultats n'apportent pas de réponse directe aux questions précédentes mais elles fournissent deux indications intéressantes.

Le modèle linéaire est valable seulement dans les conditions de faible transpiration ; en période de forte transpiration par contre, on assiste à des écarts systématiques par rapport à la relation de proportionnalité attendue.

- Il y a donc obligatoirement un phénomène lié au comportement végétal dans les conditions de fortes transpiration et non pris en

compte dans le modèle simplifié.

C'est à partir de ces deux indications que nous allons essayer dans le chapitre suivant d'élucider la question posée ci-dessus.

Toutefois une conclusion s'impose : le modèle physique simplifié exprimé par la formule de VAN HONERT qui conduit en première approximation à une bonne estimation d'ETR, ne fournit pas, en fait, une interprétation satisfaisante du point de vue physique du phénomène de transfert hydrique dans le continuum sol-plante. La conductance H considérée ici n'est qu'une conductance apparente.

DEUXIEME CHAPITRELE TRANSFERT D'EAU EN REGIME DE FLUX NON CONSERVATIF1 - RAPPELS DE QUELQUES NOTIONS DE BASE

VAN HONERT 1948 a utilisé un modèle de flux conservatif pour traiter la circulation de l'eau à travers la plante. Son modèle correspond donc aux périodes où, sur l'intervalle de temps considéré, l'absorption et la transpiration sont égales, l'état hydrique du végétal reste globalement fixe et la plante peut être assimilée à un circuit de résistances en série. Or l'existence de variations diurnes de l'état hydrique interne des plantes ayant poussé dans les conditions naturelles, notamment au cours des belles journées en période de forte évaporation a été signalée depuis longtemps (LIVINGSTON et BROWN 1912, MILLER 1917, KRASNOSCHSKY - MAXIMOV 1917, MAXIMOV 1929). Depuis, certains auteurs ont mis en évidence (KRAMER 1937, WILSON et al. 1953, JORDAN et RITCHIE 1971) l'existence des cycles nycthéméraux au cours desquels se produisent généralement une phase de déssèchement dans certains organes de la plante au cours de la journée (la transpiration bien entendu excédant l'absorption) suivie d'une phase de réhumectation la nuit. Leurs conclusions suggèrent qu'il est possible de classer l'ensemble des conditions d'alimentation en eau d'un végétal pris globalement en deux classes (CRUIZIAT 1978) :

- Les conditions de flux conservatif qui correspondent aux moments où, sur l'intervalle de temps considéré l'absorption et la transpiration sont égales. Ces conditions se réalisent généralement sur des cycles de 24 h.

- Les conditions de flux non conservatif où, sur l'intervalle de temps considéré, l'absorption et la transpiration ne sont pas égales. Ces conditions se réalisent chaque fois qu'il apparaît des variations dans

l'état hydrique de la plante.

KRAMER(1937) a été probablement le premier à mesurer expérimentalement sur plusieurs espèces végétales le décalage entre l'absorption et la transpiration au cours de la journée. Depuis d'autres l'ont suivi (TARLOWSKI 1956, EHLER et al. 1966, SAUGIER 1974, KUHN et SCHÄTZLER 1976, SCHÄTZLER et KUHN 1977). Toutefois, lorsqu'il s'agit d'expliquer l'établissement d'un déficit hydrique chez un végétal, donc le passage aux conditions de flux non conservatif, deux conceptions se dégagent :

- La première (KRAMER 1938), suggère, à une époque où seulement les variations d'eau dans les feuilles étaient connues, que pendant le jour l'absorption d'eau à travers les racines, acquiert un certain retard par rapport à la transpiration du fait des résistances au transfert de l'eau à travers la plante.

- La deuxième émise par JARVIS (1975) et CRUIZIAT (1978). Ces auteurs en tenant compte des variations de teneur en eau dans les différents organes de la plante considèrent que ces variations peuvent s'analyser comme la mise en oeuvre de réservoirs qui ne sont pas autre chose au niveau élémentaire que les cellules des différents tissus de la plante. D'après ces auteurs, les changements de teneur en eau dans une plante seraient provoqués par le mouvement d'eau depuis les régions de bas potentiel vers les régions à potentiel plus haut du xylème, le potentiel des tissus suivant celui des vaisseaux du xylème habituellement avec un certain retard dû aux caractéristiques de stockage des tissus.

1 - 2 - Les réservoirs en eau du végétal

Chaque organe de la plante (feuilles, tige, racines) peut constituer un réservoir mais l'importance relative du flux provenant de ce réservoir dépend de trois facteurs (CRUIZIAT 1972, 1978) : la capacité maximale du réservoir, la relation liant son potentiel et son état hydrique, la résistance qui le sépare des vaisseaux du bois.

A part quelques études concernant les réservoirs d'eau dans la

feuille (WAETHERLEY 1963, CRUIZIAT et al. 1980, ROY 1980), nos connaissances concernant les caractéristiques des réservoirs dans les différents organes de la plante sont presque nulles, faute de techniques appropriées toutefois il semble qu'elles varient beaucoup d'un couvert à l'autre et même en particulier suivant l'âge de l'organe chez une même plante (CRUIZIAT 1978).

WILSON et al. 1953 ont été les premiers à donner des indications précises sur les variations journalières de teneur en eau de tous les organes (feuilles, tiges, racines) de la plante d'une culture de tournesol. Ces auteurs constatent que lors d'un dessèchement, la plante entière subit des fluctuations de teneur en eau, mais que les plus grandes variations ont lieu dans les feuilles, et les plus faibles dans les racines.

Les résultats de CRUIZIAT et BODET 1974 sur le tournesol ne concordent pas avec ceux de WILSON et al. car ils constatent que lorsque le végétal se dessèche, ce sont les racines qui subissent les variations d'eau les plus importantes et qui fournissent la contribution la plus importante aux pertes totales (60 - 70 %) de la plante (figure 47).

JARVIS 1975 donne des estimations calculées concernant les réserves en eau des différents organes de plantes herbacées exprimées en heure de transpiration. Ces résultats qui sont déduits uniquement d'estimations et non de mesures suggèrent que chez une plante herbacée en culture n'absorbant aucun flux d'eau en provenance du sol, les racines pourraient subvenir à la transpiration dix fois plus de temps (3 h.) que les feuilles (0.3 h.). Ces estimations sont donc assez proches des résultats obtenus par CRUIZIAT.

CRUIZIAT 1974 cite le travail de HUCK et al. (1970), ces auteurs ont étudié les variations du diamètre des racines d'une culture de coton dans les conditions naturelles au cours d'un cycle du dessèchement progressif dans le sol. Ils ont constaté durant la dernière journée du cycle deux ou trois heures après que le rayonnement net atteint sa valeur maximale que le diamètre des racines mesurées a été réduit de 40 %, ce qui correspond d'après CRUIZIAT à des déficits comparables à ceux obtenus sur le tournesol.

Le comportement particulier des racines au cours d'une période de sécheresse a été décrit par VARTANIAN et DA SILVA (1968) qui ont montré à partir des mesures directes de potentiel hydrique dans les racines, l'augmentation de ce dernier dans les conditions de sécheresse atmosphérique.

Enfin ROWSE et GOODMAN 1981 ont mis en évidence dans les conditions du laboratoire la liaison entre le potentiel hydrique racinaire et le diamètre des racines. Ces auteurs qui travaillent sur une plante de fève, observent lorsque le potentiel hydrique dans les racines augmente de 0 à 15 Bars, une diminution du diamètre des racines de 0 à 60 %.

2 - ELABORATION D'UN MODELE DYNAMIQUE DE TRANSFERT DE L'EAU DANS LE SYSTEME SOL - PLANTE

Compte tenu des considérations précédentes, il est possible de proposer un modèle dynamique de circulation de l'eau dans la plante qui repose sur l'existence des réservoirs d'eau dans la plante et qui tienne compte du fait que dans certaines conditions, le flux de transpiration d'une plante est la somme d'un flux intérieur provenant des différents réservoirs de la plante et de celui qui transite à travers la plante en provenance du sol. Dans son aspect général, le modèle s'appuie sur l'analyse compartimentale déjà utilisée par WEATHERLEY 1963, ROY 1979, CRUIZIAT et al. 1980, TYREE et al. 1981, pour interpréter les cinétiques du dessèchement ou de réhumectation observées sur des feuilles coupées.

2.1 - La caractérisation physique du modèle et son fonctionnement

L'idée de départ de ce modèle repose sur le fait qu'une plante herbacée peut être regardée comme de nombreux compartiments reliés les uns aux autres en parallèle et en série par rapport au sol. Néanmoins, il est possible de distinguer dans une plante et d'une façon très schématique (figure 48) :

- un trajet principal sol-racine-feuille dont la première partie (sol-racine) offre une résistance R et la partie supérieure (racine-feuille) présente une résistance r' négligeable (BLACK 1979, NEUMANN et al. 1974) dans le cas des plantes herbacées.

La résistance R peut être décomposée en une somme de deux résistances :

La résistance à la circulation de l'eau dans les manchons du sol entourant les racines (r_1 cf p. 42)

La résistance à la pénétration radiale de l'eau dans les racines (r_2 cf p. 44). Le trajet principal assure l'absorption de l'eau (a) et son transfert vers la feuille

- un compartiment jouant le rôle d'un réservoir plante situé latéralement par rapport au circuit principal et relié à ce dernier par une résistance r . Ce réservoir assure un flux q compté positif ou négatif selon que le réservoir se dessèche ou se réhydrate.

2 - 2 - Les équations de base du modèle

D'après le modèle la transpiration T apparaît comme la somme :

- d'un flux sol-racine-feuille ou absorption "a"
- d'un flux intérieur q

Ainsi on peut écrire :

$$T = a + q \quad (1)$$

Si ψ_F , ψ_P , ψ_s sont successivement les potentiels de l'eau dans les feuilles, le réservoir, et le sol et en appliquant la loi d'Ohm sur les deux trajets de la résistance R , r , on peut écrire :

$$\psi_F - \psi_s = R.a \quad (2)$$

$$\psi_F - \psi_P = r.q \quad (3)$$

Enfin si V désigne le volume d'eau dans le réservoir à pleine turgescence par unité de surface du sol (en litres/m² soit en mm), v le volume d'eau à l'instant considéré, α la pente de la courbe exprimant la variation v/V en fonction de ψ_P ($\alpha = dv/V.d\psi_P$), le débit q donné par dv/dt étant en définitif relié à l'accroissement de potentiel

$d\psi_P/dt$ par

$$q = -V_a \frac{d\psi_P}{dt} \quad (4)$$

Notons que V est une constante caractéristique du couvert végétal au stade de développement considéré par contre a est susceptible de varier en fonction de ψ_P et de varier par conséquence au cours de la journée. Nous n'avons pas cherché à décomposer ces deux termes au cours de ce qui suit parce qu'il est difficile de déterminer le paramètre V pour un couvert végétal au champ (Difficulté liée notamment à la détermination de la masse d'eau dans le système racinaire). Nous retenons donc au cours de cette étude les paramètres V_a indissociés.

2 - 3 - Solution du système d'équation

L'étude du transfert de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère est analysée ici en vue de comprendre comment la plante peut intervenir sur ce transfert. En se limitant à un essai de compréhension de ce qui se passe à travers la plante, on va considérer une indépendance momentanée entre le flux sortant (ici la transpiration) et l'état hydrique du sol compte tenu des présentations précédentes. Nous considérerons comme données du modèle d'une part le potentiel moyen du sol et d'autre part le flux de transpiration deux caractéristiques aux bornes de notre système plante. Dans ces conditions et comme nous l'avons montré ci-dessus, le modèle sera d'une part fonction de paramètres qui vont décrire notre système plante et qui sont (tableau 8) : V_a , r , R , et d'autre part des grandeurs résultantes qui sont les sorties du modèle $\{q(t), a(t), \psi_F(t), \psi_P(t)\}$ et qui vont nous permettre entre autre de vérifier en partie la véracité de ce schéma simple de fonctionnement de la plante.

La démarche permettant d'obtenir $q(t)$, $a(t)$, $\psi_F(t)$, $\psi_P(t)$ découle du développement mathématique des équations (2), (3) et (4). En effet, d'après les équations (2) et (3) et en remplaçant l'absorption a par sa valeur de la relation (1) on peut écrire :

$$\psi_P - \psi_s = RT - q(r + R) \quad (5)$$

En remplaçant q par sa valeur de l'équation (4) on obtient l'équa-

tion différentielle suivante :

$$\psi_P - \psi_s = RT + V_a (R + r) \frac{d\psi_P}{dt} \quad (6)$$

L'intégration de l'équation différentielle (6) donnera alors $\psi_P - \psi_s$ en fonction du temps.

ψ_P étant connu on peut alors calculer q qui sera déduit de l'expression ψ_P par l'équation (4) et l'absorption a qui sera déduite de la relation (1).

De l'équation (3) on peut déduire alors $\psi_F - \psi_s$.

Les tableaux ci-dessous donnent les variables entrée-sortie du modèle ainsi que les hypothèses admises pour élaborer le modèle.

TABLEAU 8

Variable d'entrée	Paramètre du modèle	Variable de sortie
$T(t)$	R	ψ_P
ψ_s	r V_a	ψ_F $q(t)$ $a(t)$

TABLEAU 9

Les hypothèses du modèle	
1 -	Le couvert végétal est assimilé à un circuit principal relié à un réservoir plante
2 -	La résistance racine-feuille r' est négligeable
3 -	La résistance r est indépendante du sens du flux

3 - DETERMINATION DES PARAMETRES DU MODELE

La vérification du modèle (ψ_s étant mesuré et l'évolution de T en fonction du temps étant déterminée) devient possible si les paramètres R , r et V_a sont connus. Nous présentons, à titre d'exemple et sur la base des données expérimentales de ψ_F et ETR obtenues au cours d'une journée complète représentative de l'ensemble des journées étudiées la méthodologie, les hypothèses et les calculs permettant d'atteindre ces paramètres. Cependant ceux-ci que nous allons supposés constants pour cette vérification expérimentale, peuvent varier relativement au cours du temps (notamment R qui dépend de l'humidité du sol et V caractéristique du développement du couvert). Pour cette raison nous discuterons ultérieurement sur la base des données obtenues sur l'ensemble des journées étudiées l'éventuelle modification de ces paramètres.

Les données de base obtenues au cours de la journée complète sont présentées tableau 10. Notons que les valeurs de l'ETR ont subi une correction pour se conformer au modèle qui traite de la transpiration et non de l'évapotranspiration. Ainsi nous avons retranché de toutes les valeurs de l'ETR la part de l'évaporation du sol (de l'ordre de 15 % en moyenne).

3 - 1 - Détermination de la résistance R

Pour pouvoir déterminer aisément R et compte tenu des conditions climatiques de La Minière il est justifié d'admettre que la somme de flux intérieur q sur le cycle nyctéméral devrait être approximativement nul (hypothèse que nous avons par ailleurs vérifiée expérimentalement) :

$$\text{Soit } \Sigma_{24 \text{ h.}} q \cdot \Delta T \approx 0$$

0

En effet d'après l'équation (2) on peut écrire compte tenu de la relation (1)

$$\psi_F - \psi_s = R (T - q)$$

Ce qui conduit à :

$$q = T - \frac{\psi_F - \psi_s}{R} \quad (7)$$

TABLEAU 10

Heure	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
T (mm.h)	0,05	0,15	0,3	0,38	0,45	0,47	0,49	0,48	0,45	0,39	0,33	0	0	0	0
$\psi_F - \psi_S$	1,1	3,6	7,3	8,4	9,2	9,6	10,0	10,8	10,8	10,9	8,9	6,5	5,1	1,5	0
$q = T - \frac{\psi_F - \psi_S}{26,3}$	0,008	0,013	0,022	0,06	0,10	0,105	0,11	0,07	-0,04	-0,024	-0,008	-0,247	-0,194	-0,06	0
$\Sigma q \cdot \Delta t$	0,008	0,021	0,044	0,105	0,205	0,317	0,421	0,490	0,530	0,506	0,498	0,251	0,057	0	0

TABLEAU 11

Les hypothèses utilisées pour calculer les paramètres du modèle

- 1 - ψ_S constant au cours de la journée
- 2 - R constant au cours de la journée
- 3 - La somme de flux intérieur q sur le cycle nycthéméral devrait être approximativement nulle

L'hypothèse selon laquelle la somme de q sur le cycle complet est nulle revient à poser (si l'on admet une nouvelle hypothèse $R = \text{constante}$ au cours de la journée, hypothèse tout à fait justifiée puisque R dépend de ψ_s , paramètre peu variable au cours de la journée dans nos conditions expérimentales)

$$R = \frac{\sum (\psi_F - \psi_s)}{\sum T}$$

Soit sur la base des données de la journée présentée sur le tableau 10.

$$R = 26,3 \text{ Bars. h. mm}^{-1}$$

Constatons comme nous le vérifierons plus loin que la valeur de R obtenue doit être assimilée au coefficient $|m|$ qui est la pente de segment de droite obtenue en début de journée étudiée sur le graphique ψ_F fonction de la transpiration T . En effet la valeur de $|m|$ donnée par le graphique pour cette période de début de journée est :

$$m = 24 \text{ Bars. h. mm}^{-1}$$

3 - 2 - Détermination de V_a et r

La valeur chiffrée de R ne peut varier au cours de la journée que si la résistance sol-racine varie, or celle-ci reste pratiquement constante lorsque le potentiel de l'eau dans le sol est faible (BERGER 1970, NEWMAN 1969). On retiendra donc la valeur retrouvée de R comme constante. Celle-ci réintroduite dans l'équation (7) permet d'évaluer les débits q horaires et par suite la quantité d'eau totale perdue $\Sigma q \cdot \Delta t$ à tout instant t par le réservoir-plante, (tableau 10). Représentons alors graphiquement les variations de ψ_F et q en fonction de $\Sigma q \cdot \Delta t$ (figure 49). Selon le modèle et selon l'équation (4) $\Sigma q \cdot \Delta t$ ne peut être relié de façon univoque qu'à ψ_P ; or d'après l'équation (3) ψ_P est inférieur à ψ_F en phase de dessèchement supérieur à ψ_F en phase de réhumectation; la boucle constatée dans la représentation graphique $\psi_F - \Sigma q \cdot \Delta t$ était donc prévisible et nous pouvons nous appuyer sur ce résultat pour en déduire les deux paramètres r et $V.a$.

En effet pour différentes valeurs de $\Sigma q \cdot \Delta t$ retenues arbitrairement

(0,05, 0,1, 0,15 ... mm) associons chaque fois les deux valeurs de q (qd , flux du dessèchement et qh , flux de réhumectation) et les deux valeurs de ψ_F (ψ_{Fd} et ψ_{Fh} respectivement les potentiels foliaires pour la période du dessèchement et de réhumectation) correspondantes (figure 49) et relatives respectivement à la phase dessèchement et à celle de réhumectation. La relation (3) appliquée à l'une et à l'autre de ces phases pour chaque valeur retenue de $\Sigma q \cdot \Delta t$ conduit chaque fois à deux équations d'où l'on tire ψ_P et r .

A titre d'exemple, sur une valeur de $\Sigma q \cdot \Delta t$ de 0,2 mm, on peut écrire :

$$\psi_{Fd} - \psi_P = r \cdot qd \quad (8)$$

$$\psi_P - \psi_{Fh} = r \cdot qh \quad (9)$$

$$\text{d'où } \psi_{Fd} - \psi_{Fh} = r (qh + qd) \quad (10)$$

En remplaçant ψ_{Fd} , ψ_{Fh} , qh , qd par leurs valeurs respectives on peut écrire :

$$r = \frac{(12 - 7,5)}{(0,1 + 0,19)} = 15,51 \text{ (Bars.h.mm}^{-1}\text{)}$$

Ce qui conduit à tirer ψ_P de la relation 10 avec :

$$\psi_P = 7,5 + (15,51 \times 0,19) = 10,45 \text{ Bars}$$

Les valeurs ainsi obtenues de ψ_P et de r sont présentées (figure 49) en fonction de $\Sigma q \cdot \Delta t$. Le potentiel ψ_P présente une variation très rapide de 2,5 à 8,5 Bars, puis beaucoup plus lente et nettement linéaire au dessus de 8,5 Bars ; pour ces valeurs supérieures de ψ_P , la pente de la droite conduit à une estimation assez précise de $V.\alpha$ ($V.\alpha = -0,14 \text{ mm.Bar}^{-1}$). Quant à la gamme de ψ_P inférieure à 8,5 Bars, il lui correspond des valeurs de $V.\alpha$ beaucoup plus faibles et pratiquement négligeables que l'on assimilera à zéro dans ce qui suit.

Remarquons toutefois que la relation potentiel-teneur en eau obtenue est assez proche de celle déterminée expérimentalement sur des rameaux (CRUIZIAT 1978) ou sur des feuilles isolées (SLATYER cité par COWAN 1972).

La résistance r ne présente qu'une faible variation dans la gamme des $\Sigma q \cdot \Delta t$ supérieure à 0,1 mm. Quant à l'accroissement constaté au plus faibles valeurs, on ne saurait actuellement l'attribuer qu'à l'imprécision

des mesures de ψ_F moyen et plus exactement à une légère sous estimation des ψ_F en fin d'après midi.

Celle-ci est due à la méthode adoptée pour le calcul du potentiel foliaire moyen qui inclut d'une façon systématique les trois strates de la plante dans le calcul du potentiel moyen. Or si on observe la figure 50 qui donne pour chaque strate l'évolution du potentiel foliaire, on constate effectivement une contribution de toutes les strates à la transpiration entre 6 h. et 12 h., par contre dans l'après midi il apparaît nettement que le potentiel foliaire de la couche inférieure se stabilise puis commence à diminuer d'une façon significative à partir de 15 h. ce qui revient à dire que cette couche participe probablement beaucoup moins à la transpiration et que celle-ci est assurée exclusivement par les couches supérieures dont les potentiels doivent seulement être inclus dans le calcul du potentiel. Dans ces conditions le fait d'inclure le ψ_F de la strate inférieure conduit normalement à une sous-estimation bien entendu légère des valeurs du ψ_F calculé dans l'après midi.

Pour cette raison on admettra que r est constante au cours de la journée et l'on retiendra pour la journée étudiée $r = 15 \text{ Bars.h.mm}^{-1}$.

Notons enfin que ces paramètres calculés de $V.a$ et r dépendent de l'hypothèse avancée réduisant la plante à deux compartiments. En effet en posant :

$$R \sim R + r'$$

nous avons sous-estimé le flux q en le calculant à partir de l'équation (7), ce qui conduit à une surestimation de r et ψ_P d'après la relation (8) et (9) et par conséquent à sous-estimer $V.a$. Il est bien entendu que la marge de ces erreurs dépend du rapport ρ avec :

$$\rho = \frac{R + r'}{R}$$

Néanmoins toutes les vérifications expérimentales dont on dispose actuellement sur des plantes herbacées suggèrent que ce rapport doit être proche de l'unité. Cependant lorsqu'on envisage d'appliquer le modèle sur des plantes de grandes tailles (arbres, forêt), il faut tenir compte du fait que r' peut prendre des valeurs relativement importantes.

3 - 3 - Détermination de l'évolution diurne de la transpiration T en fonction du temps

Pour des raisons de simplicité au lieu de prendre des valeurs horaires mesurées, nous avons cherché à symboliser par une équation simple de deuxième degré l'évolution moyenne des valeurs de transpiration.

Ainsi les valeurs horaires de T ont été ajustées statistiquement par la méthode des moindres carrés à une relation du type suivant :

$$T = T_0 + a (t - t_0)^2$$

Soit sur la base des données de la journée du 20/8 une relation du type

$$T = -0,011807 (t - 12,17)^2 + 0,493$$

avec un coefficient de détermination de 99 %.

4 - VERIFICATION DU MODELE ET EXEMPLES D'APPLICATION

4 - 1 - Evolution des variables de sortie du modèle au cours d'une journée complète

Les paramètres caractéristiques de la culture (R , r , V_a) étant déterminés et l'évolution de T en fonction du temps étant connue, dès lors il est possible d'obtenir $\psi_P(t)$, $q(t)$, $a(t)$, et $\psi_F(t)$ selon la démarche suivante :

Tout d'abord on calcule $\psi_P - \psi_s$ par intégration de l'équation 6 après ajustement de $T(t)$ à la fonction $T_0 + a(t - t_0)^2$ avec :

$$V_a = 0 \text{ pour } \psi_P < 8,5 \text{ Bars}$$

et

$$V_a = -0,14 \text{ pour } \psi_P > 8,5 \text{ Bars}$$

ψ_P étant connu on peut alors calculer q qui sera déduit de l'expression ψ_P par l'équation (4) et a , qui sera égale à (T ajusté - q calculé). De l'équation (3) on peut déduire ψ_F .

Les résultats donnant l'évolution au cours de la journée du 20/8

de tous les paramètres précédents et obtenus selon la démarche décrite sont présentés dans le tableau 12 et les figures 51 et 52. Ces résultats permettent de tirer un certain nombre d'observations intéressantes.

a) Tout d'abord on observe un accord très satisfaisant entre les valeurs de ψ_F calculées et celles mesurées

b) Lorsque ψ_P dépasse 8,5 Bars (ou $\psi_P - \psi_s$ dépasse 5,9 Bars) conditions généralement réalisées au cours d'une belle journée, V_a et par conséquent q ne sont pas nuls et l'eau du réservoir-plante intervient dans le bilan hydrique. A partir de cet instant c'est l'absorption et non la transpiration qui reste proportionnelle à l'écart $\psi_F - \psi_s$ et par conséquent la relation de proportionnalité prévue par VAN HONERT n'est plus valable. Dans ces conditions, il est possible de comprendre la raison pour laquelle, beaucoup d'auteurs ont constaté à partir d'une certaine valeur de T une augmentation plus rapide du flux qu'à un accroissement de différence de potentiel et de l'expliquer par le fait que ces auteurs n'ont pas pris en compte la participation du flux intérieur à la transpiration totale. Par contre lorsque ψ_P est inférieur à 8,5 Bars, la valeur très faible et pratiquement négligeable de V_a conduit à poser que q est négligeable, ce qui signifie que le réservoir-plante n'intervient plus et le modèle se ramène à un seul compartiment ; les équations (1) et (2) montrent alors que le transfert de l'eau est régi selon la loi :

$$\psi_F - \psi_s = RT$$

on trouve bien la relation de proportionnalité trouvée expérimentalement au début de journée claire ou au cours d'une journée couverte, et l'on constate en outre que le coefficient de proportionnalité déduit des hypothèses ($R = 26,5$) est effectivement très voisin du coefficient expérimental ($m = 24$) pour la journée étudiée.

c) Si le modèle met en évidence l'existence d'un flux intérieur q , il permet aussi d'expliquer les raisons pour lesquelles ce flux est tantôt positif et tantôt négatif et pourquoi dans certaines conditions il prend des valeurs maximales et dans d'autres il est nul ; en effet si on considère l'évolution de $\psi_F(t)$, $\psi_P(t)$, $q(t)$ et $a(t)$, on constate ; qu'au début de la journée la plante transpire ψ_F , augmente et par voie de

de conséquence ψ_P , ce qui devrait conduire à un gradient du potentiel entre ψ_F et ψ_P ; toutefois, tant que $\psi_P < 8,5$ il n'y a pas de flux intérieur q et il en résulte que ψ_P demeure égal à ψ_F sans échange hydrique du fait que sa capacité est alors nulle ($V_a = 0$). Par contre, à partir du moment où ψ_P dépasse 8,5 Bars, le réservoir-plante intervient en fournissant une partie de son eau sous la forme d'un flux positif qui se dirige vers les feuilles contribuant ainsi à la transpiration végétale; toutefois cette contribution n'est pas constante dans le temps puisqu'elle dépend du gradient $\psi_F - \psi_P$, celui-ci est faible au début du dessèchement (figure 51), atteint sa valeur maximale à midi d'où des valeurs maximales de débit q . Par contre le gradient $\psi_F - \psi_P$ diminue dans l'après midi lorsque ψ_P augmente sous l'effet du dessèchement du réservoir-plante alors que ψ_F devient stable puis diminue en relation avec la diminution de la transpiration; dès lors le flux q devient faible et s'annule vers 15 h. En fin de l'après midi ψ_F continue de diminuer puisque T diminue et devient ainsi inférieur à ψ_P ; une partie de l'eau d'absorption se dirige alors vers le réservoir où le potentiel est supérieur, créant un flux négatif contribuant au remplissage du réservoir-plante et comblant le déficit d'eau dans la plante. Ce phénomène continue tant que les valeurs de ψ_P se trouvent dans la gamme supérieure à 8,5 Bars. Lorsque ψ_P devient inférieur à 8,5 Bars généralement entre 19-20 h le flux q devient nul, d'où l'égalité $\psi_P = \psi_F$.

d) La figure 52 représente l'évolution des 3 flux T , a et q . On constate que le rapport T/a varie au cours de la journée, néanmoins il apparaît nettement que pour les mêmes valeurs de T , ce rapport est plus fort le matin que dans l'après midi. Or l'absorption d'après la relation (2) ne dépend que de $\psi_F - \psi_s$ (puisque R est constante), ce qui revient à dire que pour les mêmes valeurs de T le gradient $\psi_F - \psi_s$ sera plus faible le matin que dans l'après midi, ce qui explique l'origine de l'hystérisis constatée dans la relation $\psi_F = f(T)$, ainsi que dans le calcul de la conductance H (cf. figures 38 et 43).

e) On notera que la fonction réservoir explicitée par le modèle proposé a pour effet de réduire à certaines heures de la journée le potentiel foliaire ψ_F . L'intervention du réservoir-plante devrait agir

Composantes du bilan hydrique

TABLEAU 12

(Journée du 20/8/80 ; $\psi_{sol} = 2,6$ Bars)

Heure	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
T mesurée (1)	0,05	0,15	0,3	0,38	0,45	0,47	0,49	0,48	0,45	0,39	0,33	0	0	0	0
$\psi_P - \psi_s$ calculé (2)	1,12	4,68	6,44	6,82	7,45	8,2	8,94	9,58	10,04	10,24	10,13	8,53	7,17	6,04	0
q calculé (3)	0	0	0,03	0,07	0,1	0,11	0,1	0,08	0,05	0,01	-0,04	-0,21	-0,17	0,15	0
a calculé (4)	0,04	0,18	0,26	0,3	0,34	0,37	0,39	0,41	0,41	0,39	0,36	0,21	0,17	0,15	0
$\psi_F - \psi_s$ calculé (5)	1,12	4,68	6,86	7,93	8,94	9,79	10,47	10,76	10,75	10,35	9,53	5,45	4,59	3,86	0
$\psi_F - \psi_s$ mesuré	1,1	3,6	7,3	8,4	9,2	9,6	10	10,74	10,82	10,9	8,9	6,5	5,1	1,5	0

TABLEAU 13

(Journée du 6/8/80 ; ψ_{sol} mesuré = 1,05 bars)

Heure	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
T mesurée (1)	0,15	0,21	0,28	0,46	0,50	0,54	0,51	0,49	0,41	0,30
$\psi_P - \psi_s$ calculé (2)	4	5,6	7,4	7,8	8,6	9,4	10,1	10,6	10,8	10,6
q calculé (3)	0	0	0	0,056	0,110	0,116	0,098	0,068	0,025	-0,036
a calculé (4)	0,083	0,183	0,249	0,323	0,372	0,406	0,425	0,431	0,421	0,385
$\psi_F - \psi_s$ calculé (5)	4	5,6	7,4	9,4	10,3	11,2	11,3	11,5	10,8	9,7
$\psi_F - \psi_s$ mesuré	6	6,8	8	9,6	10,0	10,5	11,2	11,7	12,4	10,6

(1) T en mm.h^{-1}

(2) $\psi_P - \psi_s$ en Bars ; calculé par intégration de l'équation (6) après ajustement de T (t) à la fonction $T_0 + a(t-t_0)^2$ avec

$V_a = 0$ pour $\psi_P < 8,5$ Bars

$V_a = -0,14 \text{ mm Bar}^{-1}$ pour $\psi_P > 8,5$ Bars

(3) q calculé en mm. h^{-1} déduit de l'expression $\psi_P (T)$ par l'équation (4)

(4) a calculé en mm. h^{-1} donné par T ajusté - calculé

(5) $\psi_F - \psi_s$ en Bars donné par l'équation (3)

Composantes du bilan hydrique

TABLEAU 14

(Journée du 4/7/80 ; ψ_{sol} mesuré = 1,6 Bars)

Heure	7	8	9	10	11	12	13	14	15
T mesuré (1)	0,08	0,17	0,31	0,52	0,51	0,5	0,41	0,35	0,29
$\psi_{P-\psi_s}$ calculé (2)	1,33	5,89	6,62	7,26	8,08	8,87	9,47	9,73	9,53
q calculé (3)	0	0	0,07	0,11	0,12	0,10	0,06	0,01	-0,07
a calculé (4)	0,05	0,22	0,29	0,33	0,37	0,39	0,39	0,37	0,32
$\psi_{F-\psi_s}$ calculé (5)	1,33	5,89	7,6	8,86	9,83	10,38	10,42	9,84	8,56
$\psi_{F-\psi_s}$ mesuré	2,56	5,06	7,86	10,26	10,51	10,76	11,06	10,86	10,76

TABLEAU 15

(Journée du 14/8/80 ; ψ_{sol} mesuré = 0,9 Bars)

Heure	7	8	9	10	11	12	13	14	15
T mesuré (1)	0,2	0,36	0,45	0,52	0,54	0,55	0,47	0,47	0,34
$\psi_{P-\psi_s}$ calculé (2)	5,66	6,74	7,35	8,21	9,14	9,99	10,63	10,95	10,87
q calculé (3)	0	0,06	0,11	0,13	0,13	0,11	0,07	0,02	-0,04
a calculé (4)	0,21	0,29	0,34	0,38	0,42	0,44	0,44	0,42	0,39
$(\psi_{F-\psi_s})$ calculé (5)	5,66	7,62	8,96	10,14	11,05	11,59	11,67	11,23	10,21
$\psi_{F-\psi_s}$ mesuré	6,7	8,65	9,07	10,27	10,52	10,17	11,57	11,17	11,01

(1) T en mm.h⁻¹(2) $\psi_{P-\psi_s}$ en Bars ; calculé par intégration de l'équation (6) après ajustement de T (t) à la fonction $T_0 + a(t-t_0)^2$ avec

$V_a = 0 \text{ pour } \psi_P < 8,5 \text{ Bars}$

$V_a = -0,14 \text{ mm Bar}^{-1} \text{ pour } \psi_P > 8,5 \text{ Bars}$

(3) q calculé en mm. h⁻¹ déduit de l'expression $\psi_P (T)$ par l'équation (4)(4) a calculé en mm. h⁻¹ donné par T ajusté - calculé(5) $\psi_{F-\psi_s}$ en Bars donné par l'équation (3)

forcément sur les fonctions physiologiques de la plante plus ou moins liées à ψ_F (résistance stomatique, photosynthèse).

f) Notons enfin que l'on peut vérifier sur le cycle complet étudié que la quantité d'eau perdue par la végétation en phase de dessèchement (0,55 mm, soit 14 % de la transpiration journalière) est bien de même ordre que celle récupérée lors de la réhumectation (0,57 mm), la différence constatée est faible pouvant d'ailleurs être due à l'accroissement journalier de la matière sèche.

En conclusion la plante apparaît dans certaine mesure (et compte tenu d'une régulation stomatique qui peut se superposer à ce phénomène) comme le siège d'un continual réajustement des flux internes visant à satisfaire à tout instant la demande des différentes parties en mobilisant et en récupérant chaque fois une certaine quantité d'eau. C'est là une idée qui était suggérée par CARR et GAFF 1961, WEATHERLEY 1963, BRIGGS 1967, et trouve ici une vérification expérimentale.

4 - 2 - Exemples typiques de l'évolution des variables de sortie du modèle pendant la période du dessèchement du couvert au cours des journées du beau temps

A titre d'illustration nous avons vérifié le modèle au cours de la période de dessèchement pendant trois journées de beau temps (journée sans nuage) choisies sur deux coupes de luzerne ayant si possible des valeurs ψ_s différentes. Il s'agit des journées du 4/7 et des 6 et 14/8. Les paramètres (v_a , r , R) étant supposés constants, la vérification expérimentale du modèle pendant n'importe quelle journée devient possible à partir du moment où l'équation donnant l'ajustement de $T(t)$ à la fonction $T_0 + a(t - t_0)^2$ est connue, il suffit alors de suivre la démarche de vérification du modèle pour obtenir $\psi_F(t)$, $\psi_p(t)$, $q(t)$ et $a(t)$. Les différents calculs ainsi effectués pour les journées du 4/7 et des 6 et 14/8 ont permis d'obtenir toutes les variables qui sont présentées sur les figures (53, 54, 55) et sur les tableaux 13, 14 et 15.

On constate sur ces figures des résultats identiques à ceux obtenus

au cours de la journée du 20 août ; néanmoins plusieurs observations intéressantes se dégagent :

a) Il apparaît nettement que le modèle reste valable malgré des valeurs constantes de (R , r , V_a) pour les journées étudiées puisqu'on observe un bon accord entre ψ_F mesuré et ψ_F calculé. Ainsi R (qui rappelons le dépend de la résistance sol-racine notamment) ne varie presque pas dans la gamme de ψ_s de 1 à 3 Bars et il en va de même pour V_a . C'est un point que nous allons affiner dans le paragraphe suivant.

b) Pour ce qui concerne le flux q , si on considère son évolution au cours du temps pendant les trois journées étudiées, au moins pour ce qui concerne le cycle du dessèchement (7 h - 15 h) on constate qu'il varie d'une façon similaire : il est faible le matin, prend des valeurs maximales à midi et change de signe à 15 h - 16 h. Notons aussi que le rapport entre la somme des flux q positifs au cours de ces quatre journées et la transpiration est pratiquement le même (de l'ordre de 13 à 16 % de la transpiration, tableau ci-dessous). Constatons aussi que ce rapport ne semble pas affecté par les différentes valeurs de ψ_s .

Journée	$\sum_{7 \text{ h}}^{15 \text{ h}} T$	$\sum_{7 \text{ h}}^{15 \text{ h}} qd$	$\sum_{7 \text{ h}}^{15 \text{ h}} qd / \sum_{7 \text{ h}}^{15 \text{ h}} T$
4/7	3,14 mm	0,47 mm	15 %
6/8	3,55 mm	0,47 mm	13 %
14/8	3,90 mm	0,63 mm	16 %
20/8	3,56 mm	0,55 mm	15 %

4 - 3 - Conclusion

Le modèle proposé fournit une explication cohérente à l'ensemble des résultats trouvés expérimentalement mais également à l'ensemble de tous ceux trouvés dans la littérature. Ce modèle n'est en réalité qu'un modèle parmi d'autres, généralement plus compliqués, qu'on pouvait imaginer ; en

particulier il revient à négliger la résistance s'opposant au transfert de l'eau dans la partie supérieure du trajet principal sol-feuille et à ne retenir que la résistance sol-racine. En première approximation une telle hypothèse pouvait être retenue compte tenu des résultats connus sur les valeurs respectives des résistances des racines jusqu'aux feuilles ; mais l'aboutissement de notre propre étude montre qu'en définitif le modèle rend bien compte des résultats expérimentaux et confirmerait que les résistances au niveau supérieur sont faibles devant les résistances sol-racine.

5 - VERIFICATION DE LA VALIDITE DES CALCULS ET DES HYPOTHESES DU MODELE

1 - Confrontation entre le flux intérieur obtenu par le modèle et la variation du contenu en eau de la masse aérienne du couvert déterminée par absorption d'ondes centimétriques

La méthode des ondes centimétriques n'est pas une méthode de référence comme le sont les méthodes destructives, elle permet seulement de suivre des variations relatives de la teneur en eau de la plante. Il nous est apparu toutefois très intéressant de comparer l'évolution du flux intérieur q au cours de la journée avec des mesures directes de la variation de l'eau dans la plante.

Notons que cette confrontation n'a qu'une valeur indicative, puisqu'indépendamment des problèmes de précision on ne mesure pas les mêmes quantités d'eau. En effet la méthode des hyperfréquences indique la variation du stock d'eau dans la partie aérienne de la plante prenant éventuellement en compte les dépôts de rosée sur cette partie aérienne, tandis que le modèle fournit la variation du stock dans les parties aérienne et racinaire de la plante.

Rappelons seulement (cf. page 27) que le principe des mesures consiste à comparer l'intensité des ondes centimétriques reçues après atténuation par le végétal à l'intensité maximale I_0 . Du point de vue pratique cela revient à effectuer au cours de la journée des séries de mesure répétées périodiquement à partir du moment où la rosée a dis-

paru des feuilles jusqu'au coucher du soleil et l'apparition de nouveau de la rosée. Chaque série de mesure comporte autant de passages nécessaires pour explorer la hauteur totale des plantes, couche par couche. Le volume exploré par le faisceau d'ondes à chaque passage peut être assimilé à un parallélépipède d'une largeur de 33 cm, d'une hauteur de 10 cm, d'une longueur de 3 m. L'ensemble des mesures a été réalisé pendant plusieurs journées au cours de la première et la deuxième coupe. Nous présentons à titre d'exemple les résultats concernant deux journées : il s'agit des journées des 14 août et 20 août, pour chacune de ces journées nous avons effectué une série de mesures : de 8 heures (où la rosée disparaît généralement dans nos conditions de travail) à 15 heures pour la journée du 14 août et de 8 heures à 6 heures le lendemain pour la journée du 20 août. Le protocole de mesures est le suivant : la première couche explorée est toujours la première en partant du bas et correspond à la hauteur de 10-20 cm (la couche 0-10 cm ne peut pas être explorée à cause du montage de l'appareil) que l'on désigne par le symbole N_1 ; puis ce sera la couche N_2 (20-30 cm) puis N_3 Pour les deux journées indiquées nous avons exploré six niveaux seulement, la couche supérieure n'est pas explorée la journée du 20 août en raison de la différence de taille observée d'un sujet de luzerne à l'autre, ce qui crée des vides importants et ne permet plus une précision de mesure suffisante.

Les résultats concernant les journées des 14 août et 20 août sont présentés sur les figures (56 et 58 b) pour ce qui concerne l'évolution de la masse d'eau totale dans la partie aérienne et sur les figures (57 et 58 a) pour ce qui concerne l'évolution de la masse d'eau niveau par niveau. D'après ces résultats plusieurs observations intéressantes se dégagent :

a) Si l'on observe l'évolution de la masse d'eau dans la partie aérienne de la plante (pour être correct il faut parler d'une partie de la masse végétale aérienne puisque les résultats présentés englobent seulement les mesures obtenues sur toute la masse aérienne sauf le niveau 0-10 cm pour la journée du 14 août et les niveaux 0-10 cm et 70-80 cm pour la journée du 20 août) comparée avec l'évolution du flux q

donné par le modèle au cours de la même période du temps (figures 58, b et 56), on constate une assez bonne concordance entre les variations relatives en eau mesurées et l'évolution de $\Sigma q.dt$ donné par le modèle. En effet à partir de 8 h. (heure où la rosée disparaît, c'est-à-dire que toute variation d'eau mesurée ne peut refléter que la variation de la masse d'eau de la plante), on constate que la plante se dessèche. Cette perte atteint sa valeur maximale entre 12 h.- 13 h. au lieu de 15 h., comme le suggère le modèle. Par contre à partir de 15 h. on constate le phénomène de réhumectation, cependant si on poursuit l'observation au cours de la nuit comme c'est le cas pour la journée du 20 août on constate que la masse d'eau dans la partie aérienne atteint une valeur maximale à 20 h. c'est-à-dire pratiquement à l'heure où le modèle indique que la plante atteint l'équilibre.

Il est difficile de séparer la part de la rosée qui apparaît dès le coucher du soleil (18-19 h.) dans la valeur maximale de la masse d'eau de la partie aérienne observée à 20 h. ; néanmoins il est bien évident que la plante atteint à cette heure l'équilibre puisque cette valeur maximale reste constante toute la nuit.

b) Si l'on considère la quantité d'eau perdue par la masse aérienne (entre 8-15 h.) par rapport à celle donnée par le modèle on constate (tableau ci-dessous) que la masse aérienne assure environ 31-36 % de l'eau totale perdue par la plante, si l'on tient compte de tous les niveaux non explorés de la plante (niveaux : 0-10 cm et 70-80 cm inclus), cette quantité peut atteindre 40 % de la perte totale

Journée	qd d'après le modèle	qd' d'après l'hy- perfréquence	$\frac{qd'}{qd}$
du 14/8/80	0,64	0,23	36 %
du 20/8/80	0,55	0,17	31 %

Dans ces conditions nous sommes obligé d'admettre que les racines dont les variations de la teneur en eau ne sont pas suivies dans notre étude faute de techniques adéquates doivent assurer une contribution de l'ordre de 60 % aux pertes totales de la plante. Ce chiffre paraît très plausible, si l'on considère les travaux de CRUIZIAT (1974), HUCK et al.(1970), ROWSE et GOODMAN (1981) ainsi que les calculs de JARVIS (1975). Enfin on peut noter que la participation éventuelle importante des racines peut expliquer aussi pourquoi V_a est le même sur les différentes journées étudiées et varie donc peu avec l'évolution de la masse aérienne ; en effet ce paramètre dépend du réservoir de la plante fonction, d'après ce qui précède, plus des réserves en eau des racines que de celles de la partie aérienne. Or les racines chez les plantes annuelles comme la luzerne sont puissantes et très développées depuis le démarrage de la croissance de la partie aérienne jusqu'à la coupe.

c) Si l'on observe les figures 57 et 58, a qui donnent la variation de la masse d'eau niveau par niveau, il apparaît nettement que les niveaux supérieurs de la plante (de N₃ à N₆) subissent les plus grandes variations de teneur en eau. Par contre les niveaux bas présentent peu de variations et leur contribution aux pertes totales d'eau sont faibles ; ceci revient à dire, si l'on observe le profil de l'indice foliaire (figure 4, a), que plus les feuilles sont nombreuses dans un niveau plus le niveau participe à la perte totale d'eau ; par contre lorsqu'il y a peu de feuilles ou pratiquement pas il y a peu de dessèchement dans le niveau. Ce résultat rejoint les conclusions de CRUIZIAT 1974 qui trouve que la tige parmi les organes de la plante présente la plus faible participation lors d'un dessèchement.

d) Bien que nous n'avons pas travaillé à l'échelle horaire, il n'apparaît pas que, lors d'un dessèchement, les niveaux supérieurs de la plante, pourtant soumis le plus directement aux "forces d'évaporation", perdent leur eau les premières et que le dessèchement des couches inférieures subisse un quelconque déphasage. On a plutôt l'impression que sous l'effet de la transpiration l'eau répartie dans les différentes parties de la plante est sollicitée simultanément. Un appui à cette hypothèse est donné par la figure 50 concernant l'évolution de ψ_F

dans les différentes couches de la plante ; en effet lors du dessèchement (7 h. 13 h.) ψ_F augmente simultanément dans les différentes couches.

Par contre lors de la réhumectation, l'évolution de ψ_F dans les différentes couches de la plante donne plutôt l'impression d'une vague de réhumectation montant lentement le long de la tige. Ce phénomène n'apparaît pas clairement si on suit l'évolution de la masse d'eau niveau par niveau, elle est probablement masquée en raison du temps assez long (2 à 3 h.) entre deux mesures successives ainsi que par une précision relativement faible de la mesure par hyperfréquence.

En conclusion :

La confrontation expérimentale entre l'évolution du flux q donné par le modèle proposé et l'évolution de la masse aérienne suivie *in situ* paraît apporter une certaine confirmation sur l'existence d'un flux intérieur q et sur son évolution au cours du temps : il n'en reste pas moins que cette confrontation attire notre attention sur l'importance des racines comme réservoir assurant à elles seules une part importante de l'eau perdue par la plante. Des méthodes techniques doivent être mises au point pour suivre la teneur en eau des racines et son évolution au cours du temps, malheureusement à notre connaissance il n'y a actuellement aucune méthode valable pour ce genre d'étude.

5 - 2 - Remarques sur les paramètres et les calculs du modèle considérés sur l'ensemble des journées étudiées

La vérification du modèle entrepris pendant plusieurs journées s'appuie sur un certain nombre de paramètres (V_a , r , R) que nous avons déterminé sur la base des valeurs horaires de ψ_F et T au cours d'une journée représentative de l'ensemble des journées étudiées. Il nous est apparu intéressant de vérifier en tenant compte de toutes les journées étudiées, la variabilité éventuelle de ces paramètres ainsi que les calculs de flux intérieur q obtenu par le modèle.

5 - 2 - 1 - Evolution du coefficient |m| au cours du temps

Dans le paragraphe (3-1) il est montré que la résistance R peut être assimilée au coefficient m. Ce dernier étant la pente de la droite obtenue au début de la journée lorsque ψ_F est inférieur à 8,5 Bars ($V_a = 0$ et ψ_p s'ajuste à ψ_F) et que la transpiration reste proportionnelle à l'écart $\psi_F - \psi_s$.

Nous avons voulu vérifier la variation du coefficient m au cours du temps. Dans le cas d'une évolution systématique de ce coefficient, cette variation ne peut que traduire le rôle de la résistance à la circulation de l'eau dans la couche limite du sol entourant les racines.

Sur la fig. 59, a nous avons présenté l'évolution du coefficient B (soit l'inverse du coefficient m) jour par jour au cours de l'année 1980. Ce coefficient était calculé au début de journée en ajustant à une droite les points expérimentaux de ψ_F et ETR compte tenu de la valeur mesurée de ψ_s ,

On obtient alors :

$$B \text{ en } W m^{-2} \cdot \text{Bars}^{-1}$$

On constate que le coefficient B varie sensiblement d'une journée à l'autre, toutefois cette fluctuation ne semble pas liée à l'évolution du ψ_s dans le sol (figure 31), puisqu'elle est aléatoire et reflète très probablement l'erreur expérimentale.

Ainsi si l'on calcule la moyenne des valeurs obtenues de la conductance B pour toute la période étudiée on obtient :

$$B = 28,2, \text{ l'écart type étant de l'ordre de } \pm 3,5$$

VAN BAVEL (1974) en reprenant les résultats de BERGER (1971) déjà présentés figure 28 où il apparaît des variations de la conductance avec le débit dans la tige, suggère que ces variations proviennent principalement des changements de stockage d'eau dans la plante et conclut à une valeur de B constante et égale à $24,6 W m^{-2} \cdot \text{Bars}^{-1}$ (cité par SAUGIER 1974).

De même SAUGIER (1974) trouve un coefficient B constant pour la

prairie de Matador très voisin de celui trouvé ici puisque la valeur trouvée de B est égale à $27,5 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{Bars}^{-1}$. Enfin, NEUMANN et al. (1974) observent des valeurs de B constantes avec la transpiration pour des plantes isolées de maïs en condition de laboratoire. On constate que ces valeurs de B ainsi obtenues par ces auteurs sont pratiquement du même ordre de grandeur que celles trouvées ici ($B = 29,29 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{Bars}^{-1}$).

Il est encore prématué de se prononcer pour un coefficient B quasi-constant et indépendant de la culture, bien que la concordance entre les valeurs trouvées de B et mentionnées ci-dessus paraisse très frappante. Néanmoins, il nous apparaît très intéressant d'approfondir ce point dans l'avenir à travers une étude comparative du coefficient B obtenu sur différentes cultures et sur plusieurs types du sol avec des conditions hydriques différentes.

5 - 2 - 2 - Le coefficient V_a

D'après la figure 49, il est montré, en se basant sur les données de la journée complète présentée tableau 10, que pour des valeurs de ψ_P inférieures à 8,5 Bars, la valeur très faible de V_a conduit à poser que le débit q est négligeable ce qui signifie que ψ_P s'ajuste sur ψ_F sans que le réservoir-plante n'intervienne et le modèle se ramène à un seul compartiment. Ainsi le transfert hydrique sera régi selon la loi d'ohm.

$$\psi_F - \psi_s = R \cdot T.$$

La vérification de cette hypothèse peut être constatée d'abord, si l'on considère la relation entre ψ_F (dans la gamme inférieure à 8-9 Bars) et l'ETR observée, soit au cours des journées de temps variable soit au début des journées ensoleillées (figures 38, 39, 40 et 41). On peut aussi vérifier cette hypothèse à l'échelle de toute la période de mesure, si l'on trace et pour toutes les journées étudiées, la relation : ψ_F journalier = f (ETR) journalière, on constate alors (figure 60) que pour $\psi_F < 9$ Bars environ il y a bien une proportionnalité entre entre ETR et $\psi_F - \psi_s$, sachant que l'ordonnée à l'origine (4 Bars) est assimilable au potentiel moyen du sol d'après le modèle. Par contre pour les valeurs supérieures, la rupture de pente implique le recours au

modèle avec $V_a > 0$ c'est-à-dire une intervention du réservoir-plante.

Une autre vérification confirme les résultats précédents, en effet si l'on considère, pour chaque journée de beau temps ou de temps variable étudiée, les points expérimentaux de ψ_F qui encadrent la rupture de pente, on constate que le changement de pente apparaît entre $7,33 \pm 0,61$ Bars et $9,56 \pm 0,68$ Bars soit en moyenne à 8,44 Bars ce qui est très proche de la valeur trouvée sur les figures 49 et 60.

La valeur particulière de V_a ($-0,14 \text{ mm Bar}^{-1}$) obtenue sur la figure 49 peut cependant changer avec la croissance des masses aériennes et racinaires de la culture. Néanmoins lorsque les vérifications expérimentales sont entreprises exclusivement sur une culture bien développée (comme c'est le cas dans cette étude) dotée en plus d'un système racinaire puissant et relativement pérenne depuis le début de la croissance et jusqu'à la coupe, il est très plausible comme on le constate que V_a soit peu variable au cours du temps.

5 - 2 - 3 - La résistance r

Dans le modèle à deux compartiments que nous avons proposé pour analyser le transfert d'eau dans le système sol-plante, nous avons admis l'hypothèse d'un réservoir-plante (réservoir imaginaire qui représente en réalité les réserves d'eau dans les organes de stockage de la plante : racines, tiges, feuilles) séparé par une résistance r d'un circuit principal sol-feuille. Quand on a tracé l'évolution de cette résistance au cours de la journée (49), il nous est apparu que ce coefficient est peu variable et peut être considéré comme constant au cours du temps. Cependant les études effectuées sur des feuilles isolées (WEATHERLEY 1963) montrent que le réservoir en eau d'une feuille est en réalité composé de deux compartiments en série :

- un premier compartiment qui serait formé par les parois cellulaires pectocellulosiques
- un second compartiment d'eau formé par la vacuole et le cytoplasme.

WEATHERLEY 1963 analyse la résistance à la circulation de l'eau entre

ces deux compartiments et le circuit principal de transpiration. Il montre que cette résistance serait faible pour le premier compartiment, tandis que pour le deuxième compartiment elle devient élevée en relation avec les barrières qui opposeraient une résistance supplémentaire au passage de l'eau. Ainsi la résistance r dans le cas particulier de la feuille est susceptible de varier au cours de la journée lorsque l'eau du premier compartiment est épuisé et que le deuxième compartiment assure le flux du dessèchement. Récemment TYREE et al. (1981) ont montré après l'examen d'un grand nombre de courbes de réhumectation obtenues sur des feuilles de tournesol que l'hypothèse de deux réservoirs en série avancée par WEATHERLEY 1963 n'explique clairement qu'un certain nombre de résultats seulement et qu'il est difficile de généraliser cette hypothèse sur l'ensemble des résultats expérimentaux obtenus. L'hypothèse d'une résistance r variable au cours du temps n'est donc pas certaine.

5 - 2 - 4 - Estimation de la contribution du réservoir plante à l'ETR mesurée

Compte tenu de la valeur moyenne de B obtenue dans le paragraphe précédent, il nous est apparu intéressant de donner une estimation moyenne de la contribution du flux positif q à l'ETR mesurée et de la comparer aux résultats obtenus par le modèle.

Cette estimation peut être obtenue en introduisant la valeur moyenne de B (soit $B = 28,2 \text{ W m}^{-2} \cdot \text{Bar}^{-1}$) dans la relation 7 (cf. paragraphe 3-1 qui devient alors :

$$q = ETR' - (\psi_F - \psi_s) \cdot 28,2$$

En faisant, pour chaque jour la somme de (q) entre 7 h. et 15 h., soit pratiquement pendant toute la période du dessèchement de la plante, on peut alors donner une estimation moyenne de la contribution du réservoir plante à l'ETR.

Sur la figure 59 b on a tracé la contribution ainsi estimée du réservoir-plante de 7 h. à 15 h. en fonction de l'ETR comptée sur la même période. On constate que pour les faibles valeurs de l'ETR ($ETR < 3 \text{ mm}$), cette contribution est faible et très fluctuante (variation de 0 et 0,2 mm),

par contre pour les valeurs supérieures d'ETR, la contribution croît rapidement pour atteindre environ 15 % en moyenne de l'ETR. Ce qui correspond à l'ordre de grandeur observé pendant les journées typiques choisies pour tester le modèle.

5 - 3 - Interprétation de la relation entre le potentiel hydrique foliaire (ψ_F) et certains facteurs du milieu

La relation entre le potentiel hydrique foliaire et la transpiration peut être envisagée sous la forme d'une relation entre le potentiel hydrique foliaire et les différents facteurs du milieu, puisque la transpiration dépend dans les conditions de bonne alimentation hydrique essentiellement (comme on le verra dans la troisième partie) des conditions climatiques, notamment du rayonnement net R_n , du déficit hydrique de l'air $T_a - T_r$, ou de la demande climatique EP^* quintègre à la fois les deux paramètres précédents. L'intérêt de ce type de relation est justifié dans la mesure où il permet de vérifier la relation $\psi_F = f(ETR)$ sous une autre forme et de définir le facteur du milieu responsable des larges fluctuations du potentiel hydrique mesuré. Ce qui permet compte tenu de cette connaissance, d'interpréter certains mécanismes comme la résistance stomatique et d'estimer avec une certaine précision le potentiel hydrique.

Très peu d'études concernant la relation entre le potentiel hydrique et les facteurs climatiques ont été données dans la littérature MERIAUX 1964, GONZALEZ et al. 1965, RITCHIE et HINCKLEY 1978, IBRAHIM 1979, IDSO et al. 1981 ; elles concernent les résultats obtenus dans les conditions du laboratoire ou du champ sur une ou plusieurs journées particulières.

Nous avons l'avantage de pouvoir appuyer ce type d'étude d'une part sur un grand nombre de mesures obtenues pendant plusieurs années et d'autre part sur la possibilité d'interpréter les résultats à la lumière des connaissances données par le modèle présenté qui définit bien la relation $\psi_F = f(ETR)$.

Cette étude sera entreprise à différentes échelles de temps. Nous analysons d'abord la relation horaire entre le potentiel hydrique foliaire, le rayonnement net, le déficit de saturation de l'air et la demande

climatique EP* à la même échelle sur l'ensemble d'une journée, étude que l'on a prolongée sur plusieurs périodes végétatives. Enfin nous avons effectué le même type d'étude mais en prenant cette fois-ci les valeurs moyennes journalières notamment en 1980 où plusieurs mesures du profil hydrique ont été effectuées au cours de la journée.

5 - 3 - 1 - Le potentiel hydrique ψ_F en relation avec les différents facteurs climatiques du milieu au cours de la journée

a - ψ_F et le rayonnement net Rn au cours de la journée

La figure 61 illustre la relation entre le rayonnement net mesuré à 2 m au dessus la végétation et le potentiel hydrique foliaire au cours d'une journée complète. On constate d'après la figure 61 que la relation $\psi_F = f(Rn)$ ressemble à la relation $\psi_F = f(ETR)$ obtenue dans la même journée. En effet ψ_F évolue parallèlement à Rn le matin jusqu'à 8 h., puis les points s'écartent dans un sens puis dans l'autre selon que le rayonnement net est croissant ou décroissant, ainsi pour les mêmes valeurs de ψ_F , on obtient des valeurs différentes de Rn selon que l'on se trouve dans la première moitié ou dans la deuxième de la journée. Pour comprendre cette hystérésis dans la relation $\psi_F = f(Rn)$, il faut noter que dans nos conditions du travail, l'ETR est une fraction de Rn figure 19, bien que le rapport ETR/Rn présente de faibles variations au cours de la journée. En effet celui-ci pratiquement constant depuis le lever du soleil jusque vers 13 h. augmente sensiblement dans l'après midi et notamment avant le coucher du soleil. Dès lors compte tenu de la quasi proportionnalité entre Rn et ETR, l'hystérésis dans la relation $\psi_F = f(Rn)$ a pour origine les mêmes causes que l'hystérésis dans la relation $\psi_F = f(ETR)$ à savoir l'intervention du flux intérieur q au cours de la journée.

b - ψ_F et le déficit hydrique de l'air $T_a - T_r$ au cours de la journée

La figure 62 illustre la relation entre le déficit hydrique de

l'air mesuré à 3 m au dessus de la végétation et le potentiel hydrique foliaire.

On constate d'après cette figure que la boucle d'hystérésis dans la relation $\psi_F = f(Ta - Tr)$ tourne en sens inverse de celle observée dans les deux relations $\psi_F = f(Rn)$ ou $f(ETR)$; le matin, ψ_F augmente beaucoup plus rapidement que le déficit hydrique de l'air et les deux paramètres évoluent parallèlement dans l'après midi jusqu'au coucher du soleil; ainsi pour les mêmes valeurs de $Ta - Tr$, on obtient des valeurs plus élevées de ψ_F entre 6 et 15 h. qu'entre 15 et 20 h.

Une explication peut être fournie pour comprendre l'hystérésis constatée dans la relation $\psi_F = f(Ta - Tr)$, elle tient au déphasage purement climatique constatée dans la relation entre ETR et $Ta - Tr$, la valeur maximale de l'ETR est atteinte à 13 h., tandis que celle de $Ta - Tr$ ne l'est qu'à 15 h.; ainsi pour les mêmes valeurs de l'ETR, le déficit hydrique sera moins élevé le matin que l'après midi. Constatons enfin que les valeurs horaires maximales de ψ_F atteint dans l'après midi (entre 13 h. et 15 h.) (figure 63) correspondent aux valeurs maximales de $Ta - Tr$. Cette liaison entre ces deux paramètres est intéressante car elle va permettre d'interpréter le rôle du déficit hydrique de l'air (cf. 3 partie, ch. 2) sur la résistance stomatique.

c) ψ_F et la demande climatique EP^* au cours de la journée

La figure 64 illustre la relation entre le potentiel hydrique foliaire et la demande climatique EP^* telle qu'elle est définie par PERRIER 1975 (cf. 3 partie, ch. 1). On constate que ψ_F évolue parallèlement avec la demande climatique EP^* et qu'aucune hystérésis n'est observée dans la relation $\psi_F = f(EP^*)$, ainsi lorsque l' EP^* est maximale le ψ_F est maximal; les valeurs minimales de ψ_F correspondent toujours aux valeurs minimales d' E^* . Cette bonne concordance entre ψ_F et EP^* nous paraît logique dans la mesure où l'expression EP^* intègre à la fois le rayonnement net Rn et le déficit hydrique de l'air $Ta - Tr$.

d) Conclusions

L'analyse précédente montre la complexité de la relation $\psi_F = f(R_n, T_a - T_r, EP^*)$. En effet il y a une interaction entre les différents facteurs climatiques et le ψ_F . Toutefois il est possible de tracer la ligne générale de cette relation :

- La forme des relations $\psi_F = f(R_n \text{ ou } T_a - T_r)$ présente une boucle d'hystérésis qu'il est possible d'interpréter à la lumière de la relation $\psi_F = f(ETR)$

- L'absence de l'hystérésis dans la relation $\psi_F = f(Ep^*)$ fait apparaître nettement que la meilleure estimation de ψ_F peut être obtenue à partir de EP^* .

5 - 3 - 2 - La relation horaire entre le ψ_F et les différents facteurs du milieu : essai de généralisation sur plusieurs périodes végétatives

Cette étude porte sur les résultats du potentiel hydrique dans la plante obtenus pendant 3 ans sur six coupes de luzerne. Les mesures de ψ_F présentées dans cette étude correspondent aux mesures obtenues pendant une partie seulement de la journée (7 h. à 15 h) ; elles permettent de généraliser les relations obtenues au cours de cette partie de la journée (qui englobe généralement la période du dessèchement de la plante) entre ψ_F et les différents facteurs climatiques.

a) ψ_F et le rayonnement net

La figure 65 illustre les résultats obtenus concernant l'évolution horaire de ψ_F en fonction de R_n .

On trouve un résultat assez semblable à celui obtenu au cours de la journée et pour la même période de temps, à savoir une certaine proportionnalité quoique grossière entre $\psi_F - \psi_s$ et R_n (l'ordonnée à l'origine 3 Bars correspond sensiblement à ψ_s moyen) pour les faibles gammes du potentiel ($\psi_F < 9$ Bars) puis une augmentation plus rapide du R_n que

l'accroissement du potentiel qui se traduit par un groupement des points expérimentaux sur un deuxième segment de droite.

Si on calcule à titre d'illustration le coefficient de corrélation de la régression linéaire entre ψF et $(\log R_n)$ correspondant aux points expérimentaux de la figure précédente, on obtient un coefficient de correlation moyen (0,70) ; on peut conclure que le R_n n'est pas le paramètre climatique idéal pour estimer ψF .

b) ψF et le déficit hydrique de l'air

Sur la figure 66 sont présentés les résultats obtenus concernant l'évolution horaire de ψF en fonction de $T_a - T_r$.

Les résultats trouvés confirment ceux observés au cours de la journée (fig. 62), à savoir une relation de proportionnalité entre $\psi F - \psi_s$ et $T_a - T_r$ pour les valeurs de ψF inférieures à 9-10 Bars, tandis que pour les valeurs plus élevées du potentiel, les points expérimentaux se regroupent sur un deuxième segment de droite de pente plus faible. Ce changement de comportement correspond à une augmentation plus importante de $T_a - T_r$ que l'accroissement de ψF .

Le coefficient de corrélation de la régression linéaire entre ψF et le terme $(\log T_a - T_r)$ est très bon (0.89), le déficit hydrique de l'air, paramètre facilement mesurable, permet une assez bonne estimation de ψF .

Une explication peut être fournie concernant la meilleure relation entre ψF et $T_a - T_r$ par rapport à celle observée entre ψF et R_n . Le fait est probablement lié à la période de la journée au cours de laquelle les mesures de ψF ont été effectuées. En effet l'hystéresis dans la relation $\psi F = f(R_n)$ apparaît dès 12 h., celle de la relation $\psi F = f(T_a - T_r)$ apparaît à partir de 16 h. ; puisque notre confrontation expérimentale correspond aux mesures obtenues entre 7 h. et 15 h., les résultats obtenus concernant la relation $\psi F = f(T_a - T_r)$ seront meilleurs puisqu'ils correspondent aux mesures obtenues en l'absence d'hystéresis entre ψF et $T_a - T_r$.

c) ψ_F et la demande climatique EP*

La figure 67 présente les résultats obtenus concernant l'évolution horaire de ψ_F en fonction d'EP*.

On constate que les points expérimentaux de la relation $\psi_F = f(EP^*)$ peuvent s'ajuster à 2 droites faisant encore apparaître une cassure aux environs de 9-10 Bars.

La régression linéaire entre le ψ_F et le terme (Log EP*) correspondant aux points expérimentaux de la figure précédente donne un bon coefficient de corrélation (0,91).

L'EP* reste donc le meilleur paramètre pour estimer le ψ_F .

d) Conclusion

Les trois ajustement considérés ci-dessus (ψ_F en fonction de R_n , $T_a - Tr$, EP) font apparaître le même point commun : la cassure aux alentours de 9-10 Bars et l'accroissement plus faible de ψ_F pour un même accroissement des paramètres considérés dans la gamme supérieure de ψ_F . Ce résultat trouve maintenant une explication dans la forme de la courbe reliant ψ_F à la réserve hydrique de la plante q . Il ressort en effet de la courbe ψ_F précédente que le flux interne de la plante n'intervient de façon sensible pour contribuer au flux transpiratoire T que dans la mesure où le potentiel ψ_F dépasse les valeurs de 9 - 10 Bars.

5 - 3 - 3 - La relation entre le potentiel moyen journalier de la feuille $\bar{\psi}_F_j$ et les valeurs moyennes journalières de différents facteurs climatiques

Les mesures nombreuses et bien réparties au cours de la journée que nous avons effectuées au cours de l'année 1980 permettent de calculer des valeurs moyennes journalières représentatives de ψ_F . Ces valeurs ont été confrontées aux valeurs moyennes de R_n , $T_a - Tr$, EP*

pendant la même période de mesure de ψ_F .

Les figures 68,a,b,c, illustrent ces résultats. On constate que les relations entre le potentiel moyen journalier $\bar{\psi}_{Fj}$ et les paramètres considérés sont assez semblables à celles observées à l'échelle horaire, à savoir une quasi proportionnalité entre $\psi_F - \psi_s$ (si l'on note que ψ_s évoluait dans la gamme 1 - 4 Bars) et les différents facteurs climatiques pour les valeurs de $\bar{\psi}_{Fj}$ inférieures à 9 - 10 Bars, puis un ajustement des points expérimentaux sur un deuxième segment de droite de pente plus faible dans la gamme des ψ_s supérieurs.

La relation est bonne entre $\bar{\psi}_{Fj}$ et les différents facteurs considérés et en particulier avec $(T_a - T_r)_j$ et \bar{E}_P^*j (les coefficients de corrélation calculés entre ψ_F et les termes $\log(T_a - T_r)$ et $\log(\bar{E}_P^*j)$ étant respectivement 0,94 et 0,95. Par contre la relation entre $\bar{\psi}_{Fj}$ et R_nj reste moins bonne comme on l'a constaté à l'échelle horaire (le coefficient de régression entre $\bar{\psi}_{Fj}$ et R_nj étant de l'ordre de 0,80).

5 - 3 - 4 - Le potentiel moyen journalier de la feuille $\bar{\psi}_{Fj}$ en relation avec le potentiel moyen dans le sol ψ_s

Cette étude ne peut pas être effectuée à l'échelle horaire faute de mesures horaires du potentiel de l'eau dans le sol. Ainsi sommes nous contentés d'étudier la relation entre le $\bar{\psi}_{Fj}$ et le potentiel moyen dans la zone racinaire calculé d'après la méthode décrite dans le premier chapitre (page 55).

Le résultat de cette étude montre que la corrélation est très faible entre $\bar{\psi}_{Fj}$ et ψ_s et que dans la gamme de ψ_s étudié (0 - 2 Bars), il est possible d'admettre que le ψ_s n'a pratiquement pas d'influence sur les valeurs mesurées de $\bar{\psi}_{Fj}$. Celles-ci dépendent comme on l'a vu dans les paragraphes précédents des facteurs climatiques. Cependant lors de l'installation d'un déficit hydrique important il est évident que la relation entre ψ_F et ψ_s sera beaucoup plus nette. GARDNER et NEIMAN (1964), VARTANIAN et DA SILVA (1968), AHO (1976), IBRAHIM (1979). Nous avons nous mêmes constaté (KATERJI 1979) dans les conditions expérimen-

tales de La Minière au cours de l'année sèche de 1976, une évolution parallèle entre le ψ_F d'une culture du blé et le déficit hydrique du sol après que ce dernier ait dépassé une certaine valeur critique.

5 - 3 - 5 - Conclusion générale :

Les résultats nombreux obtenus concernant la relation entre ψ_F et les différents facteurs climatiques sur différentes échelles de temps font apparaître clairement le rôle prédominant des facteurs climatiques notamment R_n , $T_a - Tr$ et EP^* sur les fluctuations observées de ψ_F ; le rôle du potentiel hydrique dans le sol, compte tenu des conditions hydriques très favorables dans nos conditions du travail, peut être considéré comme négligeable.

La meilleure relation obtenue est celle qui relie le ψ_F à l' EP^* , ces deux paramètres évoluant d'une façon parallèle au cours de la journée sans l'hystérésis observée dans les relations avec $T_a - Tr$, R_n et ETR . Cependant compte tenu de la relation trouvée entre ψ_F et $T_a - Tr$ dans la gamme de temps étudié (7-15h) et la facilité avec laquelle il est possible d'obtenir le terme $T_a - Tr$ par rapport à l' EP^* qui exige un certain nombre de mesures, il est certain que le terme $T_a - Tr$ peut représenter un point de vue pratique qui se révèlera intéressant dans notre analyse de la résistance stomatique.

TROISIEME CHAPITRERESUME ET CONCLUSION

VAN DEN HONERT est l'un des premiers à avoir suggéré en application de la loi d'ohm sur le transfert hydrique que la différence du potentiel sol-feuille ($\psi_F - \psi_s$) devrait être relié au flux transpiratoire T par la relation de proportionnalité :

$$T = H (\psi_F - \psi_s)$$

H représentant alors un coefficient d'échange caractéristique de l'ensemble de couvert végétal.

Dans le chapitre I, deuxième partie, il est montré que la relation précédente ne saurait être retenue qu'à condition d'admettre que la conductance H est elle-même fonction linéaire croissante de T (ce qui revient au même que R_n). Une telle relation pour laquelle on ne peut pas fournir d'explication scientifique peut cependant avoir une certaine utilité pour l'estimation rapide de T à partir de ψ_F , mais elle n'apporte aucune compréhension du phénomène. C'est pourquoi nous avons recherché un modèle de fonctionnement de végétal qui fournit une explication physique aux résultats obtenus. Examinant plus finement l'évolution des points de coordonnée T et $\psi_F - \psi_s$ au cours des journées claires et ensoleillées, on constate qu'en réalité, la relation de proportionnalité attendue n'est vérifiée qu'au début de matinée sur une période $t_0 - t_1$, que les points se situent ensuite au dessous de la droite de régression précédente obtenue jusqu'à un temps t_2 correspondant généralement au début de l'après midi et qu'enfin en deuxième partie de l'après midi et dans la soirée (périodes t_2-t_3 et t_3-t_4) les points se situent au dessus de la droite de régression (fig. 69,d).

Le modèle est représenté schématiquement figure 69, a, les paramètres qui le caractérisent sont d'une part les deux résistances R et r (la résistance r' s'avérant négligeable), d'autre part la dérivée ρ

(correspondant au produit $V\alpha$ indiqué plus haut) de la relation entre Q (hauteur d'eau contenu dans le réservoir) et le potentiel ψ_p de ce même réservoir.

L'analyse a mis en évidence la forme de la courbe (Q, ψ_p) (fig. 69, b) (b) elle fait ressortir :

- Qu'au dessous d'une valeur critique $(\psi_p)_c$, ρ est très proche de 0. Cela signifie que dans la gamme en question ψ_p s'ajuste constamment à ψ_F sans perte ni gain d'eau ($q = 0$) conforme aux relations expérimentales classiques.

- Qu'au dessus de cette même valeur critique ρ garde une valeur constante ρ_1 (figure 69, b).

Dès lors si la transpiration T évolue au cours de la journée comme indiqué (figure 69, c) on doit distinguer plusieurs phases :

- La phase t_0-t_1 est caractérisée par l'inégalité $\psi_p < (\psi_p)_c$ d'où l'on tire :

$$\rho = 0$$

$$Q = 0 \text{ et } T = a$$

$$\psi_F = \psi_p$$

dès lors la relation $\psi_F - \psi_s = Ra$
conduit à

$$\psi_F - \psi_s = RT$$

- La phase t_1-t_2 est caractérisée par $\psi_p > (\psi_p)_c$ et $\psi_p < \psi_F$ d'où l'on tire :

$$\rho = \rho_1$$

$$q > 0 \quad T = a + q \quad (>a)$$

dès lors la relation $\psi_F - \psi_s = Ra$
conduit bien à

$$\psi_F - \psi_s < RT \quad (\text{figure 69, d})$$

- La phase t_2-t_3 est caractérisée par $\psi_p > (\psi_p)_c$, $\psi_p > \psi_F$ et $T > a$
d'où l'on tire :

$$\rho = \rho_1$$

$$q < 0 \quad T = a + q \quad (<a)$$

s lors la relation $\psi_F - \psi_s = Ra$
conduit bien à

$$\psi_F - \psi_s > RT$$

- La phase t_3-t_4 est caractérisée par $\psi_p > (\psi_p)_c$, $\psi_p > \psi_F$ mais $T = 0$ d'où l'on tire :

$$\rho = \rho_1$$

$$q < 0 \quad a = -q (> 0)$$

dès lors la relation $\psi_F - \psi_s = Ra$ conduit bien à $\psi_F - \psi_s > RT$ (boucle verticale de la courbe fig. 69,d) on a précisé par ailleurs les expressions mathématiques donnant l'évolution dans le temps de ψ_F , ψ_p , a , et q et vérifié qu'elles correspondaient bien aux données expérimentales.

Du point de vue méthodologique et dans les conditions expérimentales de nos expériences ($\psi_s < \psi_{pc}$), il est intéressant de noter que la mesure simultanément de ψ_F et ETR en conduisant sur les différentes heures de la journée à une courbe du type de celle de la (figure 69,d) suffise à déterminer la résistance R , le ψ_s moyen ainsi que la part respective à tout moment de a et de q et d'évaluer en fin de compte le stock d'eau cédé et récupéré au cours de la journée (valeur maximale atteinte par Eq. Δt). Ainsi on dispose de tous les éléments nécessaires pour traiter un domaine jusqu'ici rarement exploré et concernant les composantes du bilan hydrique du couvert dans le milieu naturel.

La présente étude permet de mieux comprendre le fonctionnement du couvert végétal. Constatons que la contribution du réservoir-plante introduite par notre modèle a pour effet de réduire le potentiel foliaire pendant certaines périodes de la journée. Ainsi voit-on la possibilité de mieux analyser l'ensemble des fonctions végétales qui sont liées à ψ_F : résistance à la sécheresse des plantes, résistances stomatiques, photosynthèse , ce que nous allons tenter lorsqu'on analyse le mécanisme de la régulation stomatique dans la troisième partie de ce mémoire.

Nos expériences concernant la variation de la teneur en eau dans la partie aérienne du couvert suivie par la méthode "hyperfréquence" a permis de montrer que chaque organe d'une plante qui se dessèche participe au dessèchement ; néanmoins l'expérience accorde une part importante aux racines dans le dessèchement total. Il semble ainsi que celles-ci ne doivent plus être regardées seulement comme des organes de conduction,

mais aussi des lieux possibles de réserves en eau importante

Notons que l'ETR est corrélée plus ou moins étroitement aux trois paramètres climatiques suivants :

- Le rayonnement net Rn
- Le déficit de saturation de l'air $T_a - T_r$
- L'évapotranspiration potentielle E_p^*

On a recherché et expliqué sur la base des résultats précédents les courbes donnant au cours de la journée la variation de $\psi_F - \psi_s$ en fonction de chacun de ces trois paramètres.

Ces conclusions intéressent les recherches qui nécessitent l'étude de la dynamique et du contrôle de l'état hydrique de la plante et ses organes et qui trouvent ici une voie d'approche originale.

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

I. M. R. A.

Station de Bioclimatalogie

BP 10 - 33650 Gansac

Tel : 56 51 31 32

Fax : 56 51 31 33

Informations

.Katerji, N.B.
.Universite Paris-7 (FRA)
.These (Doctorat es sciences naturelles)
.Etude et modelisation des transferts hydriques dans le systeme
.sol-plante-atmosphere. (2 vol.).
.1982/06/15
.Universite Paris-7;Paris (FRA)
.198 p.
.FRE
.BC LUS-F/15qb
.BILAN HYDRIQUE;COUVERT VEGETAL;EVAPOTRANSPIRATION;LUZERNE;RESISTANCE
.STOMATIQUE;RELATION SOL PLANT ATMOSPHERE;MODELISATION;MEDICAGO SATIVA;
.LEGUMINEUSE;PLANTE FOURRAGERE;

3ème PARTIE : LE TRANSFERT HYDRIQUE EN PHASE GAZEUSE

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Station de Bioclimatologie
B.P. 91 - Domaine Saint-Paul
84140 MONTFAVET - FRANCE

TROISIÈME PARTIE

LE TRANSFERT HYDRIQUE EN PHASE GAZEUSE

PREMIER CHAPITRELES ECHANGES HYDRIQUES EN PHASE GAZEUSE ENTRE LE COUVERT ET LE MILIEU NATUREL ; SIGNIFICATION DES MODELES PROPOSES ET VERIFICATION EXPERIMENTALE

Dans ce chapitre seront présentés les modèles proposés par plusieurs auteurs pour définir la résistance théorique du couvert ainsi que les démarches permettant d'atteindre celle-ci à partir des mesures ponctuelles de r_s . Cette présentation sera accompagnée d'une discussion concernant la signification exacte de chacun des paramètres précédents et leurs limites d'utilisation. Enfin une vérification expérimentale qui s'appuie sur un nombre très important de mesures permet de dégager le modèle qui répond le mieux aux problèmes posés.

I - MISE AU POINT BIBLIOGRAPHIQUE1 - RAPPELS DES RELATIONS DE BASE

Tout corps ayant une surface étendue (couvert végétal, sol nu, plan d'eau) dans la nature représente une surface rugueuse. Il se développe à son contact une couche limite turbulente à l'intérieur de laquelle des échanges entre le corps et le milieu ambiant se réalisent. Ces échanges se regroupent en deux grands types : (LEMON 1965, SLATYER et McILROY 1961, PERRIER et SEGUIN 1970) :

- a) Les échanges d'énergie qui prennent quatre formes différentes :
 - 1 - Les échanges radiatifs dont le terme R_n ou Rayonnement net représente le bilan
 - 2 - L'échange convectif de chaleur entre le corps et le milieu ambiant ϕ_s

- 3 - L'échange conductif de chaleur avec la masse du corps ϕo
 4 - L'échange d'énergie lié au changement de phase (cf. b)

b) Les échanges de masse : Ces échanges (ϕH_2O pour la vapeur d'eau et ϕCO_2 , par le gaz carbonique dans le cas d'un corps vivant) s'effectuent par convection avec le milieu).

Seul l'échange d'eau parmi les échanges de masse est associé aux échanges d'énergie puisqu'il correspond à un changement d'état (vaporation ou condensation) et par conséquent à une énergie consommée (évaporation) ou cédée (condensation). Ainsi les échanges d'eau sont indissociablement liés au flux de chaleur latente ϕL avec :

$$\phi L = L' \phi H_2O$$

L' : chaleur latente de vapeur d'eau
 $(2,46 \times 10^6 \text{ J. Kg})$

Les échanges d'énergie se traduisent par des flux qui sont généralement exprimés en W m^{-2} et dont la somme algébrique à chaque instant est nulle. Ainsi, l'équation classique du bilan des échanges énergétiques prend la forme suivante (TANNER 1960, ROSE 1966).

$$R_n + \phi o + \phi s + \phi L = 0$$

R_n : est le bilan des échanges radiatifs

ϕo : est le flux échangé par conduction entre la surface du sol et sa profondeur

$\phi s, \phi L$: les flux de chaleur sensible et latente dont l'expression générale est la suivante :

$$\phi s = \rho \cdot C_p \frac{T_s - T_z}{r_a}$$

$$\phi L = \frac{L' M}{R' T'} \frac{P_s - P_z}{r_a}$$

Rappelons que ρ est la masse spécifique de l'air, C_p la chaleur massique à pression constante, M la masse molaire de l'eau, R' la constante des gaz parfaits, L' la chaleur latente de l'évaporation, T' la température de l'air en K°, T_z, T_s les températures de l'air à un niveau Z et à la surface du corps ($Z = 0$), P_z, P_s les pressions partielles de vapeur d'eau à un niveau Z et à la surface, r_a la résistance aérodynamique entre le niveau Z et la surface.

Le développement mathématique de ces équations de base conduit (PENMAN 1948) à établir une formule permettant de calculer l'évaporation d'une nappe d'eau libre qui prend la forme suivante :

$$E_p = \frac{P' (R_n + \phi_o) + \gamma E_a}{P' + \gamma}$$

Rappelons que $E_a = \frac{L'M}{RT} P' \frac{(T_{a,z} - T_{r,z})}{r_a}$ où $T_{a,z}$, $T_{r,z}$ sont les

températures de l'air et du point de rosée de l'air, γ la constante psychrométrique, P' la dérivée de la pression de vapeur saturante $P(T)$ pour $(T_{a,z} + T_{r,z})/2$.

La relation de PENMAN s'appuie sur des lois physiques bien établies et elle a le mérite de faire intervenir tous les éléments du bilan d'énergie. Toutefois sa validité repose sur deux types d'hypothèses (PERRIER 1975-1977) :

- Le premier type concernant les échelles de temps et de l'espace dans lesquelles la formule est valable.

En effet, cette formule n'est valable que :

a) Si le régime est permanent, ce qui suppose dans les conditions naturelles l'utilisation de cette relation avec une base de temps assez courte (quelques minutes à une heure)

b) Les flux sont conservatifs entre la surface considérée et le niveau de référence Z. Ce qui signifie en pratique que cette relation s'applique à une surface suffisamment étendue (un hectare) et suppose que ni source, ni puits de chaleur ou de vapeur d'eau n'existent entre la surface et le niveau Z choisi pour calculer r_a .

- Le deuxième type se rapporte à la nature spéciale de la référence choisie par PENMAN (nappe d'eau) pour calculer sa formule, ce qui suppose en effet que :

c) La surface qui sert de niveau de référence inférieur pour le calcul de la résistance aérodynamique est relativement plane, homogène, et continue

d) L'air est saturé en vapeur d'eau au niveau de cette surface

e) L'ensemble de l'énergie nette ($R_n + \phi_o$) se trouve disponible au niveau de cette surface.

**2 - FORMULATION DE L'EVAPOTRANSPIRATION REELLE D'UN COUVERT : ANALYSE
THEORIQUE ET MODELES ELABORES**

2 - 1 - Modèle de MONTEITH

A partir des notions physiques de l'évaporation développées par PENMAN, un modèle d'approche physique en biologie a été élaboré par MONTEITH (1965) ; pour cela, il a analysé les faits biologiques pour en dégager ceux qui sont essentiels à l'étude des échanges hydriques entre le couvert et l'air, et il a montré, compte tenu de la variabilité des conditions naturelles et du complexe biologique qui conduisent à une infinité de situations, la nécessité d'émettre quelques hypothèses afin de pouvoir appliquer les lois physiques de façon simple et conduire à des solutions nouvelles.

Ainsi d'un point de vue biologique, il est admis que l'eau se trouve pratiquement à l'état libre au niveau des parois cellulaires dans les espaces sous stomatiques même dans le cas où la plante serait au point de flétrissement et que les stomaes bien ouverts correspondent à une résistance nulle.

D'un point de vue physique, il considère que dans le cas d'un couvert homogène assez étendu, l'expression du bilan d'énergie reste valable aussi bien pour la tranche de végétation ($0-Z$ h. où Z h. est la hauteur du couvert) que pour les échanges entre Z h. et un niveau de référence Z_r (Si Z_r est situé au dessus du couvert mais dans la zone des flux conservatifs), ainsi on peut admettre que la surface équivalente à la végétation sous l'angle des échanges globaux sera un plan passant par la cote d correspondant à la hauteur de déplacement du plan de référence dans le cas du profil aérodynamique.

Cette double hypothèse conduit MONTEITH à considérer les échanges énergétiques comme s'ils se faisaient de façon homogène à partir de cette surface de référence, réduisant ainsi le couvert végétal à un plan ou une nappe d'eau lorsque les stomaes sont bien ouverts.

La diffusion de vapeur d'eau dans le cas d'un couvert végétal

emprunte en plus grande partie la voie stomatique. Cette voie correspond à une nouvelle résistance qui s'applique au parcours de la vapeur d'eau de la chambre stomatique à l'extérieur de la feuille. Globalement, par rapport au plan saturé, cette résistance liée au degré d'ouverture de chaque stoma est appelée par MONTEITH la résistance stomatique, elle dépend pendant la phase diurne essentiellement des conditions climatiques et hydriques du couvert végétal.

Ainsi les hypothèses précédentes conduisent MONTEITH à proposer une formule de l'évapotranspiration réelle qui prend la forme suivante valable en régime permanent :

$$ETR = \frac{P' (Rn + \phi o) + \gamma EA}{P' + \gamma/e} \quad (1)$$

avec ETR = évapotranspiration réelle de la culture

$$e = \frac{ra}{Rs + ra}$$

ou ra = résistance aérodynamique entre les niveaux d et Zr

Rs = résistance stomatique du couvert observée à partir d'un déficit théorique de saturation qui apparaît à la surface équivalente du couvert (plan d).

Ainsi, on aura

$$- e = 1 \text{ pour } Rs = 0$$

ce qui correspond à la saturation au niveau de la surface équivalente du couvert et conduit à la formule de PENMAN :

$$- e = 0 \text{ pour } Rs = \infty$$

qui correspond au corps sec c'est-à-dire à une évapotranspiration nulle ($ETR = 0$)

$\frac{-e}{e}$ comprise entre 0 et l'unité pour ETR compris entre 0 et l'évapotranspiration potentielle.

D'après MONTEITH (1965, 1973), lorsque le couvert est bien développé (évaporation du sol négligeable devant l'ETR), il est possible d'obtenir Rs expérimentalement la relation suivante :

$$Rs = \frac{\overline{rs}}{LAI}$$

rs : la résistance stomatique moyenne des feuilles de la plante
LAI : l'indice foliaire du couvert

L'avantage du modèle de MONTEITH repose sur sa simplicité et l'introduction de la notion de résistance et permet de traduire par la résistance aérodynamique, l'effet du couvert sur les échanges, et par la résistance propre de la culture le rôle de la régulation stomatiq

2 - 2 - Modèle de PERRIER

Ce modèle a été élaboré et présenté par PERRIER (1975 a,b,c) en vue d'une analyse plus fine de l'ETR de la culture.

Cet auteur, en analysant la formule de PENMAN, montre que celle-ci repose sur cinq hypothèses (a,b,c,d,e cf. le paragraphe I) ; il montre d'une part que l'assimilation à un plan du couvert végétal dans le modèle de MONTEITH (ce qui sous entend que l'ensemble de l'énergie nette ($R_n + \phi_o$) se trouve disponible au niveau de sa surface dans le cas où ce plan est à la saturation) néglige le rôle de l'architecture des couverts qui opposent une résistance à la diffusion de la vapeur et réduisent ainsi la disponibilité de l'énergie dans le phénomène d'évaporation. Cette résistance négligeable dans le cas d'un couvert à structure verticale peu développée peut prendre une importance dans le cas contraire.

L'auteur analyse le rôle des caractéristiques du couvert, il montre qu'un couvert doit être défini sous l'angle des échanges, non par la surface foliaire (LAI), mais par la surface foliaire cumulée F entre le niveau Z h. (hauteur du couvert) et un niveau Z_0 , soit par la fonction $F(z)$. Il montre d'autre part que $F(z)$ intervient dans plusieurs relations explicitant le rôle du couvert sur l'absorption de l'énergie et sur le transfert turbulent.

a) $F(z)$ et absorption de l'énergie

et de façon très différente suivant sa structure. Les échanges d'énergie sont donc localisés à différents niveaux du couvert et principalement en fonction de cette énergie radiative nette disponible à chaque niveau R_n (Z) dont la valeur dépend très directement de $F(z)$.

b) $F(z)$ et la turbulence dans le couvert

Au sein du couvert, les flux au niveau de chaque surface de la côte Z dépendent de la vitesse locale du vent U_Z et les échanges entre ce niveau Z et le sommet Z_h du couvert sont liés aux diffusivités turbulentes. Dans ces deux cas les paramètres déterminants sont encore la densité de surface foliaire et la surface cumulée $F(z)$.

Ces considérations qui soulignent la complexité du rôle de la structure ont conduit l'auteur à préciser les trois cas suivants : (fig.70)

2 - 2 - 1 - L'évapotranspiration potentielle théorique E_p^*

S'il y a saturation au sommet du couvert et absorption complète de l'énergie disponible à ce niveau (cas théorique de MONTEITH, mais qui concerne un plan réel et non un plan fictif), cette valeur est potentielle, car elle ne tient pas compte de la résistance du couvert ni de la régulation stomatique. Ce cas est purement théorique puisque toutes les hypothèses précédentes sont irréalisables dans la pratique. On tend cependant vers le cas théorique dans le cas d'un couvert végétal mince (gazon) ou d'un sol tassé, mouillé.

2 - 2 - 2 - L'évapotranspiration E_p

La saturation au niveau de toutes les surfaces (feuilles, tiges) peut quant à elle exister dans des conditions naturelles (après une pluie, ou aspersions) mais, contrairement au cas théorique précédent où l'énergie radiative était supposée entièrement absorbée à la surface, l'énergie se répartit naturellement à chaque niveau du couvert provoquant une évapotranspiration à tous les niveaux. Ainsi la présence d'une évaporation à chaque niveau du couvert avec saturation au niveau des surfaces d'échanges, y compris la surface du sol, entraîne des flux de vapeur d'eau de la pro-

fondeur du couvert vers la surface. Il n'y a donc généralement pas de saturation de l'air aux différents niveaux et le profil de concentration en vapeur d'eau ou de température du point de rosée de l'air décroît de la surface au sommet du couvert. Les caractérisations réelles de l'air au sommet du couvert sont T_{so} et T_{ro} , température de l'air et température du point de rosée, valeurs différentes entre elles et différentes de la température d'équilibre en surface T_{ho} correspondant à l' E_p^* :

$$\text{avec } E_p^* = \frac{P' (R_n + \phi_o) + \gamma EA}{P' + \gamma/e} \quad (2)$$

$$\text{avec } e = \frac{r_a}{r_a + R_p}$$

R_p = la résistance de l'espace poreux du couvert

r_a = la résistance entre le sommet de la végétation Z_h et un point de référence, Z_r au dessus de la végétation, Z_r est la limite entre les zones d'identité et de divergence des profils (PERRIER 1975) normalement, 2-3 m au dessus de la végétation.

2 - 2 - 3 - L'évapotranspiration réelle ETR

Lorsqu'il n'y a pas de saturation au niveau des surfaces ou de certaines d'entr'elles, on obtient une ETR qui suivant la régulation stomatique des diverses surfaces d'échanges ou de l'état de sécheresse de ces surfaces, correspond à des valeurs de l'ETR qui sont d'autant plus petites que la régulation est plus forte. Ainsi :

$$\text{avec } ETR = \frac{P' (R_n + \phi_o) + \gamma EA}{P' + \gamma/e_1} \quad (3)$$

$$\text{ou } e_1 = r_a / (R_V + r_a)$$

R_V = la résistance du couvert

$$\text{avec } R_V = R_s + R_p$$

R_s = la résistance stomatique du couvert

e_1 compris entre 0 et $\frac{r_a}{R_p + r_a}$ cette valeur correspond au cas où $R_s = 0$,

d'où $R_V = R_p$

3 - CONCLUSION GENERALE ET SIGNIFICATION DE LA RESISTANCE DU COUVERT RV

Le schéma à trois niveaux (milieu aérien, milieu air plante, niveau stomate) proposé par PERRIER présente des avantages certains par rapport au schéma global donné par MONTEITH grâce à la prise en compte et à la séparation des rôles respectifs :

- des facteurs climatiques intervenant sur Ep*
- de l'architecture de la végétation (rôle de Rp) sur Ep
- de la résistance stomatique globale Rs intervenant sur ETR

Compte tenu des considérations précédentes le modèle paraît donc intéressant pour traiter de façon simplifiée le problème de la régulation stomatique des couverts végétaux dans les conditions naturelles ; cependant avant d'entreprendre la mesure de RV il faut connaître la signification réelle et la portée des mesures obtenues. En effet si on écrit l'équation (3) de la manière suivante :

$$ETR = \frac{P' (Rn + \phi_o) + \gamma EA}{(P' + \gamma) + \gamma \frac{RV}{ra}}$$

soit en divisant la relation précédente par $(P' + \gamma)$,

$$ETR = \frac{Ep^*}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{RV}{ra}} \quad (4)$$

la formule précédente indique bien que l'ETR n'est pas proportionnelle à l'inverse d'une résistance quelle qu'elle soit. Pour le démontrer nous avons chiffré à titre d'exemple pour deux conditions climatiques données le rôle de RV sur les valeurs de l'ETR (figure 71).

La forme de la relation $ETR = f(RV)$ indique seulement que pour une même variation de RV, l'ETR sera d'autant plus modifiée que cette variation se fera autour de valeurs faibles de RV, d'autant moins qu'elle se fera autour de valeurs grandes.

L'introduction des deux résistances Rp et Rs dans la formulation de l'ETR d'un couvert permet bien de mettre en évidence le rôle de l'architecture et de la régulation stomatique sur l'ETR ; cependant on ne

peut pas d'un point de vue théorique isoler le rôle de ces deux facteurs dans l'expression de RV. En effet Rp n'est pas entièrement indépendante des facteurs climatiques au moment de mesures (PERRIER 1976) et il en va de même pour Rs déduite de la relation (RV - Rp). Cependant lorsque Rs est suffisamment grande, les valeurs de Rp et Rs sont assez distinctes pour qu'elles traduisent bien des caractéristiques différentes d'un couvert et puissent être utilisées en première analyse comme paramètre d'étude.

II - PROBLEMES DE METHODOLOGIE SOULEVES PAR LA MESURE DE RESISTANCE

GLOBALE DU COUVERT

Il est montré dans le paragraphe précédent que les démarches proposées par MONTEITH (1965) et PERRIER (1975) permettent de définir une résistance théorique du couvert intervenant sur l'évapotranspiration réelle et déterminée à partir des modèles physiques.

Cette démarche qui découle seulement des calculs a été utilisée par plusieurs chercheurs (BRUN 1972, SZEICZ et al. 1973, VAN BAEL 1967, SAUGIER 1974, KATERJI 1977, PERRIER et al. 1980), elle permet de traduire au niveau du couvert une certaine réaction de la plante. Mais on ne connaît pas la signification exacte de RV tant qu'on ne peut pas la comparer aux mesures directes de résistance stomatique.

Cependant la démarche originale qui consiste, comme l'a suggéré MONTEITH (1965, 1973), à mesurer sur certaines feuilles de la plante la résistance stomatique et de remonter à partir de ces valeurs ponctuelles à une valeur de résistance globale au niveau de la parcelle, est très certainement intéressante, car cette voie, indépendante de la première démarche, puisqu'elle ne tient compte que des mesures de résistances r_s et de la répartition des surfaces foliaires (LAI), permet alors de mieux comprendre la signification de RV. Dans nos conditions du travail, où le transfert hydrique est envisagé à l'échelle d'un couvert végétal, c'est la résistance globale du couvert qui nous intéresse, néanmoins, nous avons cherché la complémentarité entre les deux voies précédentes en suivant parallèlement l'étude de RV et en effectuant les mesures de r_s , ce qui devrait nous conduire à déterminer la résistance globale du couvert. Cette étude parallèle de la résistance du couvert devrait nous permettre de mieux cerner la conception d'une résistance globale du couvert et sa modélisation.

1.- DETERMINATION DE LA RESISTANCE GLOBALE DU COUVERT RV

Il est possible d'obtenir par calcul la résistance globale du couvert

RV du moment où les paramètres suivants sont connus :

ETR, ϕ_0 , Rn, ra, Ta - Tr, Ta

Rappelons que :

- ETR, Rn, ϕ_0 sont donnés par le système B.E.A.R.N
- ra peut être calculé à partir de la vitesse du vent et du gradient de température mesurés au dessus de la végétation ainsi que la hauteur h de la végétation (cf. Annexe 1)
- Ta - Tr et Ta peuvent être mesurés, grâce aux capteurs installés au champ (Annexe 1), les paramètres précédents étant mesurés à l'échelle horaire au cours de cette étude il était possible de calculer les valeurs horaires de RV au cours de la journée.

2 - CALCUL DE LA RESISTANCE STOMATIQUE Rs DU COUVERT A PARTIR DES MESURES LOCALES DE rs

D'après MONTEITH (1965, 1973), lorsque le couvert est suffisamment développé et l'évaporation du sol négligeable par rapport à la transpiration, si \bar{rs} est la résistance foliaire moyenne de toutes les feuilles du couvert, il est possible d'obtenir Rs ou (RV - Rp) expérimentalement à partir de la relation suivante :

$$Rs = RV - Rp = \frac{\bar{rs}}{LAI}$$

LAI étant l'indice foliaire du couvert.

Or, rs mesurée sur toutes les feuilles de la végétation n'est pas constante puisqu'elle change à l'intérieur de la plante notamment en relation avec l'éclairement reçu sur les feuilles, il faut donc tenir compte dans le calcul de Rs des variations de rs à l'intérieur de la végétation (MONTEITH 1963).

Ainsi pour un couvert végétal homogène ayant un indice foliaire LAI déterminé, si on sélectionne une plante représentative de la parcelle qui dispose d'un certain nombre de feuilles (n), sur lesquelles des mesures de rs ont été effectuées sur les faces supérieures et inférieures, il est possible de calculer Rs par deux démarches (MONTEITH 1963, 1965, 1973, BRUN 1972, SZEICZ et al. 1973, SQUIRE 1979).

- La première consiste à calculer pour chaque feuille de la plante une résistance équivalente foliaire soit :

$$rsf = \frac{rs \text{ sup} \times rs \text{ inf}}{rs \text{ sup} + rs \text{ inf}} \quad (5)$$

Puis calculer la résistance stomatique moyenne de toutes les feuilles de la plante :

$$\overline{rs} = \left[\frac{\sum_1^n \frac{1}{rsf}}{n} \right]^{-1} \quad (6)$$

La résistance totale de la plante sera :

$$Rs = \frac{\overline{rs}}{LAI}$$

- La deuxième démarche, plus correcte mais difficilement réalisable dans les conditions du champ (MONTEITH 1973), consiste à donner à chaque strate de la végétation dans le calcul de Rs, un "poids" proportionnel aux rs moyennes ainsi qu'à l'indice foliaire de la strate. La plante est donc divisée en N strates ; pour chacune on mesure l'indice foliaire (LAI)_i et on calcule d'après les relations (5) et (6) la résistance moyenne stomatique de la strate i soit (rsf)_i.

La résistance globale de chaque strate s'écrit :

$$(Rsf)_i = \frac{(rsf)_i}{(LAI)_i}$$

et la résistance globale du couvert serait :

$$Rs = \left[\sum_1^N \frac{1}{(Rsf)_i} \right]^{-1}$$

BRUN a testé les deux méthodes précédentes sur une culture de sorgho ; il constate, que les deux méthodes donnent pratiquement des résistances moyennes du couvert du même ordre de grandeur. Toutefois la seconde donne généralement des valeurs inférieures de 1 %, ce décalage est dû au fait que dans le calcul de Rs d'après cette dernière méthode, les strates supérieures de la plante ayant un feuillage dense et une résistance faible prennent plus de "poids" dans le calcul de Rs d'où les valeurs plus faibles trouvées.

2 - 1 - Choix d'une méthode de calcul et pratique de la mesure

Nous avons utilisé la méthode des strates pour calculer Rs . Les mesures de rs étaient obtenues sur un grand nombre de plantes choisies au hasard avec une mesure par plante en général pour éviter dans les mesures de rs obtenues les conséquences des perturbations subies par la plante à la suite de la manipulation. Pour respecter le pas de temps choisi (1 h.) valeur correspondant assez bien à une certaine constance des grandeurs (régime permanent), on effectue le maximum de mesures soit une quarantaine de mesures ponctuelles pour déterminer Rs . Le procédé de mesure était le suivant : le manipulateur s'installe dans un point du champ de façon à perturber le moins possible les plantes et en évitant de créer une ombre artificielle. Le couvert est divisé en strates de 20-30 cm selon la croissance. Dans chaque strate, on effectue 20 mesures de rs à égalité sur les faces supérieures et inférieures. Le profil de l'indice foliaire est d'autre part établi pour les différentes strates de végétation (cf. tableau 16), il est possible donc de calculer Rs .

Lorsque les plantes dépassent 60 cm de hauteur, soit quelques jours avant la coupe, les mesures de rs sont effectuées seulement dans les strates 20-40 et 40-60 cm ; en effet les stomates de la première strate en partant du sol sont pratiquement fermés et exigent un temps de mesure très long (4-5 minutes par mesure). Ainsi pour ne pas dépasser l'échelle du temps retenue, nous avons adopté la valeur moyenne de rs généralement obtenue dans cette couche lorsque la plante atteint cette hauteur de 60 cm valeur de l'ordre de 1200 sm^{-1} . Cette valeur est donc considérée comme constante pour la strate inférieure de la plante à partir du moment où l'on atteint cette borne, et alors introduite avec les mesures de rs effectuées dans les autres strates, dans le calcul de Rs .

A titre d'exemple, nous présentons les mesures de rs obtenues dans les différentes strates pendant une heure (tableau 16 ainsi que le calcul de Rs compte tenu de l'indice foliaire dans les différentes strates (tableau 17).

TABLEAU 16

Exemple de calcul de la résistance globale couvert Rs

130

Niveau cm	N° de mesure										Face
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
40 - 67	114	180	197	337	271	296	238	346	213	213	Sup
40 - 67	279	197	494	321	387	255	503	246	288	263	Inf
20 - 40	1200	916	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	618	Sup
21 - 40	1200	1200	1200	1200	718	453	1200	800	1200	1200	Inf
0 - 20	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	Sup
0 - 20	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	1200	Inf

TABLEAU 17

Niveau cm	$\overline{Rsf} = \frac{\overline{rs}_{sup} \times \overline{rs}_{inf}}{\overline{rs}_{sup} + \overline{rs}_{inf}}$	LAI de la strate	$(Rsf)_i = \frac{\overline{rsf} \text{ de la strate}}{\text{LAI de la strate}}$	$Rs = \left[\sum_1^3 \frac{1}{(Rsf)_i} \right]^{-1}$
40 - 67	126 s^{-1}	1.75	72 s^{-1}	
20 - 40	498 s^{-1}	2.10	237 s^{-1}	
0 - 20	600 s^{-1}	0.85	706 s^{-1}	51 s^{-1}

2 - 2 - Précision de la mesure de Rs

L'exemple présenté sur le tableau précédent permet de constater que dans le cas particulier de la luzerne et compte tenu des profils de LAI et rs spécifiques de la culture la valeur calculée de Rs est assez proche de la mesure de Rsfi obtenue dans la strate supérieure de la plante, qui assure par conséquent le poids le plus important à la valeur obtenue de la résistance globale du couvert Rs. Dans ces conditions on peut s'attendre à ce que la précision de la valeur obtenue de Rs dépende en premier lieu de la précision des mesures de rs obtenues dans la strate supérieure.

Une étude statistique de la précision des mesures de rs dans la strate supérieure de la plante est présentée dans le tableau (18). Cette étude a été réalisée grâce à 10 000 mesures de rs obtenues pendant 3 ans de mesures dans la strate supérieure de la plante. Les mesures étaient groupées en 974 échantillons, 489 pour la face supérieure et 485 pour la face inférieure. Chaque échantillon était composé en moyenne de 10 mesures de rs obtenues au hasard pendant 15 minutes.

Pour cerner la variabilité de rs, nous avons calculé le coefficient de variation pour chaque échantillon et les résultats de ces calculs ont été classés selon la face étudiée et le type du temps (clair, nuageux, variable) en quatre gammes de coefficient de variation < 10 %, 10-20 %, 20-30 %, > 30 %. On constate d'après le tableau précédent que dans les conditions de temps stable (beau temps clair ou couvert) et quelle que soit la face considérée, 68 % en moyenne des échantillons ont un coefficient de variation compris entre 0-20 %, par contre dans les conditions de temps variable (passage nuageux pendant une journée ensoleillée par exemple), on trouve seulement 45 % des échantillons ayant un coefficient de variation inférieur à 20 %.

Dans ces conditions on peut déduire que la précision de Rs mesurée dépend largement des conditions climatiques qui dominent au moment de la mesure ; en temps variable cette précision est faible, par contre en temps stable la précision est nettement meilleure. Notons que ces conclusions ne concernent que les cultures qui répondent aux critères suivants :

TABLEAU 18

Coefficients de variation des échantillons de rs obtenus dans la strate supérieure de la végétation selon la face mesurée et le type du temps

Coefficient de variation	< 10 %			10-20 %			20-30 %			> 30 %			Total
	Strate	Supérieure	Inferieure	Face	Supérieure	Inferieure	Face	Supérieure	Inferieure	Face	Supérieure	Inferieure	
ciel clair	5 %	65 %		97 %			100 %			201			
ciel couvert	6 %	70 %		98 %			100 %			166			
temps variable	-	37 %		89 %			100 %			122			
ciel clair	5 %	64 %		96 %			100 %			201			
ciel couvert	4 %	71 %		98 %			100 %			163			
temps variable	-	51 %		90 %			100 %			121			

- a) profil foliaire présentant une densité importante dans la couche supérieure
- b) profil de résistance stomatique présentant des valeurs faibles de r_s dans les couches supérieures.

Lorsque ces deux conditions sont réalisées, il est certain que les mesures de r_s obtenues dans les couches supérieures assurent un poids important dans la valeur obtenue de R_s .

3 - COMPARAISON DE LA RESISTANCE DU COUVERT R_s DEDUITE DES MESURES PONCTUELLES r_s A LA RESISTANCE R_V DU COUVERT DEDUITE DE L'ETR

La formule (4) donnant l'ETR en fonction de E_p^* et de R_V permet si l'on a déterminé ETR d'en déduire R_V .

$$R_V = \frac{E_p^* - ETR}{ETR} \cdot \frac{P' + \gamma}{\gamma} \cdot r_a \quad (7)$$

Nous avons donc comparé systématiquement les R_V ainsi calculées aux valeurs de R_s déduites comme indiqué ci-dessus des valeurs ponctuelles de r_s et de l'indice foliaire LAI.

Notons au préalable que R_V diffère de R_s pour deux raisons :

- D'une part R_V , résistance globale du couvert est la somme de R_s et de R_p (résistance à la diffusion de l'eau dans le milieu poreux). R_V surestime donc systématiquement la valeur de R_s . L'erreur ainsi introduite sera d'autant plus grande que le LAI est lui-même plus élevé.

- D'autre part, la concordance entre les deux estimations R_s et $(R_V - R_p)$ impliquerait que l'évaporation du sol soit nulle ou en d'autres termes que l'ETR corresponde seulement à la transpiration. L'erreur ainsi introduite sera d'autant plus grande que le LAI est faible.

Néanmoins en procédant ainsi c'est-à-dire en supposant que ($R_V = R_s$) et en négligeant R_p et l'évaporation du sol, on s'attend à un certain décalage au cours du temps dans un sens ou dans un autre. En effet R_s sera d'après la relation (7) d'autant plus supérieure à R_V que l'évaporation du sol est grande par rapport à l'ETR et R_p petite ou négligeable.

C'est le cas par exemple lorsque le couvert est en début de croissance et le LAI faible. Par contre R_s sera d'autant plus inférieure à RV que l'évaporation du sol est négligeable et R_p grande ; c'est le cas par exemple lorsque le couvert est en pleine croissance et le LAI élevé.

4 - VERIFICATION EXPERIMENTALE DE LA RELATION ENTRE R_s ET RV

Sur la figure 72 est présentée la comparaison entre RV déduite de l'ETR et R_s calculée à partir des profils de r_s et de l'indice foliaire. Cette comparaison porte sur 400 profils de r_s obtenus au moyen de 16.000 mesures de r_s au cours des différents stades de croissance pendant 8 coupes de luzerne. En abscisses est portée RV et en ordonnées R_s . Les points expérimentaux de la figure sont séparés en deux catégories. Ceux obtenus en début de croissance ($LAI < 2,5$) et ceux obtenus lorsque la végétation est bien couvrante ($LAI > 2,5$).

Les résultats trouvés confirment les remarques du paragraphe précédent, à savoir que les valeurs de R_s obtenues dans des conditions de LAI faible sont nettement supérieures à celles de RV (les valeurs de R_s peuvent atteindre 3 fois celles de RV), par contre lorsque la végétation devient bien couvrante, on constate que les valeurs de RV et R_s se rapprochent. Toutefois les valeurs de R_s obtenues dans des conditions de LAI fort restent en général inférieures aux valeurs de RV obtenues dans les mêmes conditions. Ceci est expliqué par le fait (cf. paragraphe 3) que dans le calcul de R_s on ne tient pas compte de l'évaporation du sol, lorsque le LAI est faible d'où des valeurs de R_s supérieures à RV d'une part ; d'autre part on ne tient pas compte non plus de R_p dans le calcul de R_s lorsque le couvert est bien développé d'où des valeurs de R_s plus faibles que RV . Pour mettre en évidence cette relation entre RV , R_s et LAI, nous avons suivi parallèlement les valeurs moyennes journalières de $\overline{RV_j}$, $\overline{R_sj}$ et LAI pendant une coupe de luzerne (figure 73). On constate sur la figure précédente des résultats tout à fait comparables à ceux obtenus à l'échelle horaire, à savoir : lorsque le LAI de la luzerne est faible, $\overline{R_sj}$ est nettement supérieure à $\overline{RV_j}$. Puis au fur et à mesure que LAI augmente $\overline{R_sj}$ se rapproche bien entendu de $\overline{RV_j}$ puis lorsque le LAI dépasse 3 $\overline{R_sj}$ est généralement inférieur à $\overline{RV_j}$. SZEICZ et al. (1973) arrivent

dans leurs études sur la comparaison journalière entre Rs mesurée et Rs théorique de la formule de MONTEITH au même résultat.

En conclusion, la comparaison précédente permet de dégager un fait essentiel ; il est possible d'atteindre la résistance du couvert théorique à partir des mesures ponctuelles de rs à condition de prendre certaines précautions. Dans le cas d'une culture de luzerne les mesures doivent être obtenues sur une culture bien couvrante, ayant un LAI supérieur à 2,5. Dans ces dernières conditions la comparaison effectuée entre RV et Rs suggère que le fait de ne pas tenir compte dans le calcul de Rs de la résistance de structure Rp conduit à des valeurs de Rs généralement inférieure à celles de RV .

5 - VERIFICATION EXPERIMENTALE DE Rs. CALCUL DE L'ETR A PARTIR DES MESURES DE Rs

Il est possible de calculer l'ETR à partir des mesures de Rs par l'équation suivante :

$$ETR = \frac{Ep^*}{1 + \frac{\gamma}{P^* + \gamma} \frac{Rs}{ra}} \quad (8)$$

Cette ETR calculée peut être comparée avec l'ETR mesurée à partir de laquelle on a déduit la résistance du couvert RV .

Sur la figure 74 sont portées en ordonnées l'ETR ainsi calculée (formule 8) et en abscisses l'ETR directement mesurée par le système BEARN obtenue aux différents stades de croissance de la culture (LAI 1 à 5).

La comparaison montre une très bonne concordance, la relation linéaire entre les deux valeurs précédentes conduisant à un coefficient de corrélation de l'ordre de 0,91.

Si l'on fait la même comparaison en ne retenant que les périodes où le couvert est bien couvrant ($LAI > 2,5$), on constate que les valeurs d'ETR calculées sont sensiblement plus élevées que celles mesurées (5 %), ce qui est logique puisque Rs est plus faible que RV . Le coefficient de corrélation est sensiblement meilleur (0,93), ce qui est normal puisque

les valeurs de RV et Rs sont bien groupées sur la figure 72.

Remarquons enfin que tous les auteurs qui ont calculé l'ETR à partir de Rs ont trouvé que les valeurs calculées sont légèrement supérieures à celles mesurées (de l'ordre de 4,5 %) (BRUN 1972, GOLTZ 1971). Il est bien évident que l'introduction par PERRIER du rôle du couvert à travers la résistance de la structure Rp, paramètre qui n'entre pas dans le calcul de Rs permet de donner une explication à ces résultats.

6 - EVOLUTION DE LA RESISTANCE MOYENNE JOURNALIERE DU COUVERT AU COURS DE LA PERIODE DE CROISSANCE : GENERALISATION SUR PLUSIEURS COUPES DE LUZERNE

A titre d'illustration on a tracé sur la figure 76 l'évolution de la résistance moyenne journalière du couvert \bar{R}_{sj} obtenue pendant 3 coupes de luzerne au cours de l'année 1978, en marquant par une flèche la date à laquelle le couvert végétal devient pratiquement couvrant ($LAI = 2,5$).

On constate des résultats comparables à ceux observés sur la figure 73 à savoir qu'au fur et à mesure que le LAI augmente \bar{R}_{sj} diminue puis lorsque le couvert devient couvrant ($LAI > 2,5$) on observe alors une certaine fluctuation de valeurs de \bar{R}_{sj} autour d'une valeur moyenne de l'ordre de 28 s m^{-1} . Cette valeur moyenne paraît intéressante car elle est du même ordre de grandeur que celle calculée pour un blé en stade vert pendant l'année humide de 1975 (PERRIER et al. 1980) cela permet de suggérer cette valeur particulière pour les modèles (CHOINEL 1977) qui traitent de l'évapotranspiration journalière dans les régions comparables à la notre et qui exigent une connaissance assez précise de la résistance moyenne journalière des couverts végétaux.

Quant aux fluctuations observées dans les valeurs de \bar{R}_{sj} autour de la valeur moyenne elles ont pour origine comme on le verra au chapitre II les fluctuations des facteurs du milieu. Celles-ci seront analysées et étudiées dans le chapitre II.

7 - CONCLUSION GENERALE

L'étude précédente permet d'apporter certains éléments de réponse concernant la relation entre la résistance globale RV du couvert et celle obtenue avec des mesures ponctuelles de rs dans les différentes tranches de végétation soit Rs.

Il apparaît nettement que dans les conditions expérimentales bien définies, (culture bien couvrante, régime permanent, absence d'advection) une relation certaine est obtenue entre RV et Rs. Cette relation devient évidente lorsqu'il s'agit de comparer les valeurs de l'ETR calculées à partir de Rs avec celles directement mesurées. Une comparaison portant sur un grand nombre de valeurs horaires d'ETR calculées et mesurées a permis de constater la bonne concordance entre ces deux valeurs précédentes, les coefficients de corrélation étant meilleurs que ceux obtenus entre les ETR horaires mesurés par le BEARN et l'évapotranpiromètre (KATERJI 1977).

Ainsi, lorsque le but est la connaissance de la résistance du couvert RV ,paramètre d'entrée dans des modèles visant à la détermination de l'ETR à une échelle régionale (CHOINEL 1977), la facilité avec laquelle on détermine RV plaide en faveur de ce genre d'approche car si l'estimation de RV est grossière, elle conduit cependant à une estimation assez précise d'ETR.

Par contre, lorsqu'il s'agit de traduire à travers le terme RV la réaction de la plante à l'échelle fine, il n'est pas certain que le paramètre RV représente le meilleur outil d'exploration puisque RV n'est pas indépendant des facteurs climatiques. Dès lors, l'emploi de Rs adapté aux mesures locales de résistances stomatiques est préférable.

DEUXIEME CHAPITREETUDE ET INTERPRETATION DE LA RESISTANCE DU COUVERT RSROLE PARTICULIER DU RESERVOIR-PLANTE

Dans le milieu naturel un certain nombre de paramètres, de nature différente (physique, chimique, physiologique) semblent exercer une action sur l'appareil stomatique qui se traduit finalement par un effet mécanique d'ouverture ou de fermeture des stomates.

Un certain nombre de travaux ont été consacrés à l'analyse de la relation entre la résistance stomatique et ces paramètres, mais il n'y a guère que des données empiriques sur la façon dont les divers paramètres de l'environnement agissent sur l'ouverture des stomates, le ou les mécanismes déterminant cette ouverture n'étant pas connus avec certitude (HELLER 1969, LOUGUET 1974). Ces paramètres sont en groupe de deux :

1) Les paramètres de l'environnement extérieur de la feuille

- La lumière est probablement le facteur le plus important pour les mouvements stomatiques tout au moins celui dont l'action est la plus nette (cf. figure 77). Elle agit par son intensité énergétique, par sa durée, par sa qualité (le bleu (464 nm) pour un même niveau énergétique paraît beaucoup plus efficient que le vert (526 nm) ou le rouge (660 nm) pour l'ouverture stomatique (MOURAVIEFF 1958, HEATH et al. 1965).

- La sécheresse de l'air exprimée par des termes différents : l'humidité relative, déficit hydrique de l'air $T_a - T_r$ (RASCHKE 1970, LANGE et al. 1971, ASTON 1970, SCHULZE et al. 1972, SQUIRE 1979). Cette influence directe est encore controversée, du fait de l'interaction entre la lumière et le déficit hydrique de l'air ; néanmoins dans certaines expériences (ASTON 1970, SCHULZE et al. 1972, SQUIRE 1979) les résultats obtenus sont difficilement réfutables.

- L'humidité du sol. Lorsque l'humidité du sol atteint un

certain seuil (qui dépend du type du sol, de l'enracinement de la plante et de la demande climatique). Certains auteurs (LEMEE 1955, AHO 1976, VAN BAVEL 1967) signalent une évolution parallèle entre la résistance stomatique et le déficit hydrique du sol.

2) L'état hydrique interne de la feuille qu'on peut représenter par le potentiel hydrique ψ_F

Les recherches entreprises dans ce domaine (KANEMASU et TANNER 1969, BERGER 1971, SAUGIER 1974) font apparaître que la résistance stomatique ne dépend presque pas du potentiel hydrique ψ_F lorsque ψ_F est compris entre 0, sa valeur pour l'eau pure et une valeur seuil qui varie selon les espèces mais est généralement comprise entre 8 et 15 Bars pour les espèces cultivées. Passé ce seuil, rs augmente fortement de 20 à 30 fois pour une augmentation de ψ_F de moins de 5 Bars (HSIAO 1973).

A cette liste on pourrait ajouter plusieurs facteurs que l'on sait agir sur les stomates, mais leur rôle et leur importance dans les conditions naturelles ne sont pas clairs. Parmi ces facteurs on peut citer, la température de la feuille, la teneur en CO_2 de l'air inter-cellulaire, le manque d'oxygène, les chocs thermiques, sans compter plusieurs hormones végétales. Si on néglige ces facteurs ce n'est pas parce que leur action est moindre que celle des paramètres ci-dessus mentionnés ; c'est plutôt qu'il n'est pas possible d'en juger pour l'instant avec certitude notamment dans le milieu naturel.

Pour ce qui concerne la relation entre la résistance du couvert R et les facteurs du milieu, on dispose de très peu d'études dans les conditions naturelles. Ces études sont pratiquement inexistantes lorsqu'il s'agit de la résistance du couvert calculée avec des mesures ponctuelles de rs . La difficulté principale de ce genre d'étude est due au fait que dans le milieu naturel, règne un complexe climatique dont chaque composante a une influence différente sur la résistance stomatique. De plus toute variation d'un facteur climatique se répercute sur les autres, ce qui rend difficile l'interprétation des mesures de résistance obtenues.

Néanmoins nous allons essayer grâce à un certain nombre de mesures

de la résistance du couvert Rs , de dégager le rôle d'un certain nombre de facteurs sur cette résistance. Tout d'abord on traitera à l'échelle fine l'influence de certains facteurs externes et internes : la lumière, le déficit hydrique de l'air, le potentiel foliaire, mais l'accent sera mis notamment sur la relation entre le bilan hydrique de la plante et la résistance du couvert : c'est-à-dire entre les transferts en phase liquide et en phase gazeuse.

1 - ACTION DES PARAMETRES CLIMATIQUES SUR LA RESISTANCE DU COUVERT : ROLE PARTICULIER DE LA LUMIERE

La lumière, si toutes les autres conditions sont stables, provoque une ouverture de l'appareil stomatique et par conséquent une diminution de la résistance Rs . C'est un résultat classique que l'on trouve dans les travaux de KANEMASU et TANNER (1969 b), McPHERSON et SLATYER 1973, SHEEHY et al. 1979 . Pour expliquer le mécanisme d'action de la lumière sur la résistance stomatique, l'hypothèse la plus souvent admise (HELLER 1969) est que la lumière provoque selon un processus très complexe (HEATH 1949, HUMBLE et HSIAO 1970, ZELITCH 1963, LOUGUET 1974) des variations relatives de turgescence des cellules de garde et des cellules épidermiques avoisinantes entraînant des modifications de la forme des cellules de garde. Ces dernières en raison de l'inégalité d'épaisseur des parois ventrales et dorsales, soit plus probablement (AYLOR et al. 1973) de l'orientation des microfibrilles cellulaires des cellules de garde, ne sont pas uniformes : lors d'une augmentation de la turgescence, la face ventrale se courbe plus que l'autre, ouvrant ainsi l'ostiole.

Dans les conditions naturelles, les variations du rayonnement s'accompagnent de celles du déficit hydrique de l'air, paramètre qui joue d'après certains auteurs un rôle sur l'ouverture stomatique. Néanmoins les auteurs qui ont effectué des mesures de la résistance stomatique rs dans le champ (BERGER 1971, DJAVANCHIR 1971) constatent que dès la levée du soleil et au fur et à mesure que le rayonnement reçu augmente, rs diminue, mais n'atteint sa valeur minimale que lorsque

le rayonnement reçu est égal ou supérieur à 1/4 ou 1/3 du rayonnement maximal (pour la luzerne, figure 77), la valeur minimale est atteinte lorsque le rayonnement reçu dans la gamme 300-1100 nm est de l'ordre de 500 W m^{-2} ; ils concluent que le rayonnement joue pendant cette partie de la journée le rôle d'un facteur limitant.

Par contre ils signalent que, pour des éclairements identiques, rs n'a pas la même valeur le matin et l'après midi : pour les mêmes valeurs de l'éclairement, la résistance stomatique est plus élevée l'après midi que le matin. Ils attribuent cette différence à une régulation d'origine hydrique.

A titre d'exemple, nous avons tracé pour plusieurs journées parallèlement l'évolution horaire de Rs, Ta - Tr, ra (ce dernier paramètre accentue lorsqu'il est faible l'effet du déficit hydrique de l'air en facilitant l'échange avec le couvert) et Rn (en fait puisque c'est le rayonnement visible qui intervient, il semblerait préférable d'utiliser le rayonnement global Rg ou mieux encore la composante visible de Rg. Nous avons préféré porter Rn car c'est ce paramètre qui intervient dans l'évapotranspiration ; il faut par ailleurs noter que le rapport Rn/Rg est à peu près constant (MONTENY et al. 1981) sur la majeure partie de la phase diurne).

Sur la figure 78 on trouve le résultat classique mentionné plus haut : au fur et à mesure que le rayonnement augmente Rs diminue et atteint sa valeur minimale (20 s m^{-1}) à 10 h lorsque le rayonnement est égal à 250 W m^{-2} , par contre dans l'après midi et pour des éclairements égaux, Rs semble sensiblement plus élevée.

Pour certaines journées ensoleillées et caractérisées par un fort déficit hydrique notamment dans l'après midi (figures 79 et 80) on constate une nette augmentation de Rs alors que Rn est alors proche de son maximum, ainsi pour des valeurs identiques de Rn (figure 80) obtenues avant et après midi, Rs est nettement supérieure dans l'après midi ; la régulation photique ne pouvant être invoquée, nous devons probablement considérer une régulation hydrique signalée pendant cette partie de la journée par plusieurs auteurs.

Par contre la figure 81 présente un exemple frappant de

régulation stomatique observée dans l'après midi et qui correspond indiscutablement à une régulation photique. En effet pendant cette journée particulière le R_n diminue systématiquement depuis 9 h du matin au lieu d'augmenter comme c'est le cas normal, on constate alors que R_s augmente avec la diminution de R_n , notamment dans l'après midi ou à 14 h, R_s atteint des valeurs de même ordre de grandeur que celles observées le matin à R_n égal (cf figure 78). Le déficit hydrique étant pratiquement constant, ce comportement stomatique ne peut que refléter une régulation photique.

En conclusion, on peut noter d'après les figures précédentes, plusieurs faits importants :

- D'une manière générale, le rayonnement joue le rôle d'un facteur limitant jusqu'à un certain seuil de R_n de l'ordre de 250 W m^{-2} .
- Par beau temps (journée ensoleillée, déficit hydrique de l'air élevé), on observe une certaine régulation hydrique, notamment dans l'après midi, bien que cette régulation semble se réaliser lorsque le déficit hydrique de l'air est élevé ; néanmoins l'hypothèse la plus couramment admise (MEIDNER et MANSFIELD 1968, RASCHKE 1970, BERGER 1971, SAUGIER 1974) est que le déficit hydrique de l'air n'est pas lié directement à l'ouverture stomatique mais indirectement à travers son influence sur le potentiel hydrique. En effet lorsque le déficit hydrique de l'air augmente dans l'après midi, l'évapotranspiration potentielle E_p^* est plus forte et provoque une augmentation de ψ_F (cette relation entre ψ_F , E_p^* et $T_a - T_r$ a été vérifiée dans la deuxième partie chap.2) qui fait fermer les stomates. Une autre explication est avancée par HALL et al. 1976, ces auteurs suggèrent que lorsque la sécheresse de l'air augmente, une partie de l'eau contenue dans les cellules de garde participe à la transpiration d'où une fermeture stomatique. Nous examinons dans le paragraphe suivant toutes les hypothèses précédentes.

2 - QUELQUES HYPOTHESES CONCERNANT LA REGULATION HYDRIQUE

2 - 1 - Relation entre la résistance du couvert et le potentiel hydrique

Sur la figure 82 on a tracé à titre d'exemple, heure par heure au cours d'une journée complète (journée du 20/8), l'évolution de RV et pour certaines heures de Rs en fonction de ψF . On retrouve les résultats déjà obtenus (cf figure 84) par plusieurs chercheurs sur la relation entre ψF et rs, néanmoins si l'on observe l'évolution des différentes composantes du bilan hydrique dans la plante (figure 52 obtenue la même journée et la relation RV ou Rs = f (ψF) on peut tirer un certain nombre d'indications très intéressantes.

- Tout d'abord on constate jusqu'à 8 h une ouverture purement photique des stomates, tandis que la transpiration, le potentiel hydrique et l'absorption augmentent, ce qui souligne une évolution contraire à ce qui est prévu.

- A 8 h et pour une valeur de Rn de l'ordre de 250 W m^{-2} , RV atteint une valeur minimale et les stomates sont donc ouverts. Ceci coïncide au moment où le réservoir-plante intervient et où le flux intérieur q est mobilisé pour participer à la transpiration. Pour ce qui concerne ψF , on observe qu'il augmente entre 8 et 10 h, néanmoins cette augmentation n'a pas d'effet sur la résistance du couvert, celle-ci demeurant au voisinage de la valeur minimale atteinte vers 8 h.

A partir de la valeur particulière de ψF (12 Bars) atteinte à 10 h et pour une gamme très faible de ψF (12 - 13,5 Bars), RV ou Rs augmente considérablement ; toutefois cette augmentation paraît liée à l'importance du flux q, en effet jusqu'à 12 h, heure à laquelle le flux q atteint sa valeur maximale, on constate que RV ou Rs n'augmente que faiblement ($25 \text{ à } 37 \text{ s m}^{-1}$). Par contre lorsque le flux intérieur diminue ou devient nul (de 12 à 15 h), RV et Rs augmentent considérablement (à 15 h les valeurs observées de RV et de Rs sont de l'ordre de 70 s m^{-1}). Il y a donc une certaine liaison entre la diminution du flux intérieur et l'augmentation de la résistance stomatique.

- A partir de 15 h, ψ_F diminue tandis que RV continue à augmenter jusqu'au coucher du soleil et la fermeture complète des stomates. La régulation stomatique pendant cette partie de la journée ne peut pas être d'origine hydrique puisqu'elle apparaît au moment où la plante se réhumecte, on peut alors invoquer la régulation photique pour expliquer cette diminution puisqu'à 16 h le Rn est inférieur à 200 Wm^{-2} (cf fig 63).

La relation particulière entre ψ_F et R_s en l'absence d'une régulation photique (entre 8 et 15 h) a été observée pendant plusieurs journées au cours de la campagne de mesure, la figure 83 donne quelques exemples. On constate que R_s est indépendante de ψ_F lorsque ce dernier est inférieur à 12 Bars, par contre pour les valeurs supérieures de ψ_F , on observe toujours une augmentation brusque de R_s . Ces résultats rejoignent ceux obtenus sur plusieurs cultures déjà présentés sur la figure 84.

2 - 2 - Schéma général du transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère. Rôle particulier des réservoirs en eau de la plante

Nous allons proposer un schéma qui repose sur un certain nombre d'hypothèses dont plusieurs ont été suggérées par plusieurs auteurs. Ce modèle devrait expliquer les points particuliers suivants :

- La relation entre ψ_F et R_s ou RV
- Le rôle du réservoir-plante sur le transfert d'eau en phase gazeuse

Les hypothèses du modèle sont les suivantes :

Il est possible d'inclure dans le modèle très simplifié à deux compartiments proposés pour expliquer le transfert d'eau en phase liquide (cf 2ème partie, chapitre 2), la partie concernant le transfert en phase gazeuse. En effet si l'on applique la loi d'Ohm (VAN HONERT 1948) sur le trajet entre la feuille et l'air (à un point de référence 3 m au dessus de la végétation), on peut admettre alors que la transpiration T sera proportionnelle à la différence du potentiel entre la

feuille et l'air et inversement proportionnelle aux résistances rencontrées soit :

$$T = \frac{\psi_A - \psi_F}{R_s \text{ (ou } R_V \text{) } + r_a} \quad (1)$$

b) On admet aussi comme le suggère les travaux de WEATHERLEY (1963), BARRS (1971), DJAVANCHIR (1971), COWAN (1972) que dans les feuilles certaines cellules voisines des stomates (cellules de garde et quelques cellules de l'épiderme) dont la déshydratation commande la fermeture stomatique, se trouvent relativement isolées du point de vue hydrique du milieu extra cellulaire constitué par l'ensemble paroi cellulosique - vascularisation où l'on mesure généralement le potentiel hydrique. Cet ensemble de cellules qu'on peut appeler les cellules stomatiques peut être assimilé à un compartiment G relié au schéma général (figure 85) du transfert d'eau dans le système sol-plante-atmosphère par une résistance r_g .

c) Nous distinguerons la régulation hydrique qui est un phénomène hydroactif et la régulation photique qui est un phénomène photoactif (STALFELT 1932) :

La régulation photique traduit un échange local à l'intérieur du compartiment G entre cellules de garde et cellules avoisinantes. Lorsqu'il y a lumière le potentiel hydrique à l'intérieur des cellules de garde devient supérieur à celui des cellules avoisinantes, un flux d'eau se dirige alors des cellules avoisinantes vers les cellules de garde, en l'absence de lumière ou lorsqu'elle devient inférieure à une certaine valeur (ex. 250 W m^{-2} pour la luzerne), c'est l'inverse qui se produit (HELLER 1969, LOUGUET 1974, ALLAWAY et MILTHORPE 1976). L'analyse de cette régulation n'est pas envisagée dans le schéma proposé.

La régulation hydrique intervient lorsque le ψ_F est suffisamment élevé pour entraîner un flux g qui a pour origine la variation de la teneur en eau dans le compartiment G, (cellules avoisinantes et cellules de garde) HALL et al. 1976. Ce flux est très insignifiant pour augmenter la transpiration T , mais suffisant pour entraîner une fermeture stomatique .

- En l'absence d'une régulation hydrique $g = 0$

- En présence d'une régulation hydrique, le flux g s'écrit :

$$g = \frac{\psi_F - \psi_g}{r_g} \quad (2)$$

et par analogie avec le réservoir-plante on peut écrire :

$$g = (V\alpha)' \cdot \frac{\Delta\psi_g}{\Delta t} \quad (3)$$

V' étant le volume maximal contenu dans le réservoir G et α' la dérivée de la relation entre la teneur en eau et le potentiel ψ_g

d) On considère que la régulation hydrique se réalise lorsque la différence entre la valeur mesurée de r_s à l'instant (t), (ou R_s , R_V s'il s'agit d'un couvert végétal) et la valeur minimale de r_s obtenue en l'absence d'une régulation photique devient supérieure (compte tenu de l'erreur expérimentale sur la mesure) à zéro

en présence d'une régulation hydrique $\Delta r_s > 0$

en l'absence d'une régulation hydrique $\Delta r_s = 0$

e) Nous supposons compte tenu des hypothèses c et d, que les variations Δr_s sont proportionnelles au flux g

$$\text{soit } b \cdot \Delta r_s = g$$

b étant un coefficient que nous ne cherchons pas à expliciter.

On peut résumer ce qui précède :

$$\text{lorsque } \Delta r_s = 0$$

$$\text{on a } g = 0$$

et on obtient (relation 2) : $\psi_F = \psi_g$, ainsi lorsque ψ_F varie, ψ_g varie de même et pour que g reste voisin de zéro, il faut que α reste voisin de 0.

Par contre lorsque $\Delta r_s > 0$

on a g qui doit varier et par conséquent il faut que α soit > 0 pour que g quelles que soient les variations de $\Delta\psi_g$ varie de façon sensible.

Si l'on considère les figures 83 et 84, on constate que pour le cas particulier de la luzerne et lorsque $\psi_F < 12$ Bars

$$\Delta r_s, g = 0$$

$$\text{on déduit } (V\alpha)' \sim 0$$

Par contre lorsque $\psi_F > 12$ Bars

$$(V_a)' > 0$$

Dès lors on peut imaginer la relation entre les transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère de la manière suivante :

- Le matin, les stomates s'ouvrent pour des raisons photiques, la lumière provoquerait une variation relative de turgescence entre les cellules de gardes et les cellules avoisinantes dans le compartiment G, ce qui conduit à l'ouverture de l'ostiole. La transpiration est fonction de ce degré d'ouverture et dicte alors la valeur du potentiel dans la feuille, le phénomène d'absorption se déclenche.

- Entre 8 et 10 h., la demande climatique augmente, les stomates étant ouverts, la transpiration et le potentiel foliaire augmentent. Les cellules stomatiques dans le compartiment G se trouvent donc dans des conditions hydriques optimales tant que la valeur critique élevée de 12 Bars n'est pas atteinte. Ce qui expliquerait les résistances peu élevées le matin pour des potentiels foliaires inférieurs à 12 Bars.

- A partir de 11 h. et lorsque le ψ_F atteint une valeur supérieure à 12 Bars, la valeur de $(V_a)'$ devient très différente de zéro et le flux g n'est plus nul, il évolue rapidement avec $\Delta\psi_g$. On observe alors le début d'une fermeture stomatique qui devient nette lorsque ψ_F augmente en relation avec la diminution du rapport q/T .

- A 16 h. lorsque la plante commence à se réhydrater, ψ_F devient inférieur à ψ_P et ψ_g , le phénomène de réhydratation se déclenche. Néanmoins puisque R_n est inférieur à 250 W m^{-2} une régulation d'origine photoactive réapparaît, ce qui explique l'augmentation de R_V jusqu'au coucher du soleil. Si la lumière était encore suffisante à 16 h., on devrait s'attendre à une réouverture stomatique fin de l'après midi due à la réhumectation des cellules de garde. C'est ce que constatent certains auteurs (LEMEE et BOYER 1959, WALLIHAM 1964 et DJAVANCHIR 1971).

Le schéma précédent du transfert de l'eau apporte un certain nombre de constatations :

- L'hypothèse d'un réservoir stomaire ayant un $(V_a)' = 0$ pour

une gamme de $\psi_F < 12$ Bars permet d'expliquer la relation particulière entre R_s et ψ_F .

- La hiérarchie dans la mobilisation des deux réservoirs impliqués dans le transfert hydrique suggère que le réservoir-plante joue un rôle "tampon" entre les cellules stomatiques et le milieu extérieur. Pour comprendre ce rôle supposons maintenant que la plante ne dispose pas de réservoir-plante (cas d'une plante desséchée) et que par conséquent $q = 0$, on est obligé d'admettre alors que pour la même valeur de T , ψ_F sera nettement plus élevé. Dans ces conditions la valeur de ψ_F critique nécessaire pour déclencher le flux g et la régulation stomatique sera atteinte plus tôt et la résistance stomatique d'origine hydrique interviendra d'une façon précoce. C'est exactement ce que l'on observe (KATERJI 1977) lorsque l'on compare l'évolution au cours de la journée de RV avant et au cours de la période de maturation, ceci dans des conditions hydriques et climatiques similaires.

Ainsi on peut imaginer le rôle "tampon" du réservoir-plante de la façon suivante :

En cas d'une demande climatique importante, c'est l'eau du réservoir plante qui serait mobilisée d'abord, ce qui permet de préserver les cellules stomatiques pendant un certain temps d'une fermeture qui aurait pour conséquence le blocage d'autre processus comme la photosynthèse. En effet soulignons le fait que la photosynthèse pour la plupart des cultures devient très sensible au stress hydrique lorsque le potentiel foliaire atteint des valeurs de 10 à 12 Bars: FISCHER (1970), BOYER (1970 b), O'TOOLE (1975), REGEHR et al.(1972), KRIEDMANN et SMART (1971), BEADLE et al.(1973), BOYER (1976) montrent bien que le phénomène essentiel qui diminue la photosynthèse est la régulation du degré d'ouverture des stoma.

3 - LA RESISTANCE DU COUVERT EN RELATION AVEC LE DEFICIT HYDRIQUE DU SOL

Dans nos conditions expérimentales (sol profond, pluviosité importante), le couvert végétal dispose d'une réserve en eau très importante

pratiquement pendant toute la période de mesure. Néanmoins on a observé dans certaines périodes notamment en 1979, des phases de dessèchement (figure 30) quoique courtes, pendant lesquelles on a mesuré des valeurs sensiblement élevées du potentiel de l'eau dans le sol. Il était donc intéressant de suivre parallèlement l'évolution de la résistance du couvert avec l'évolution du potentiel hydrique du sol. Cette étude a été entreprise à l'échelle journalière (échelle de mesure de ψ_s). On a comparé les valeurs moyennes journalières de ψ_s avec celles de R_s (soit R_{sj}), obtenues sur une luzerne bien couvrante ($LAI > 2,5$). Les valeurs de \bar{R}_{sj} étaient calculées à partir des mesures horaires de R_s mesurées dans des conditions où la régulation photique n'influence pas les résultats obtenus, c'est-à-dire dans des conditions de R_n supérieur ou égal à 250 W m^{-2} . Dans ces conditions les variations de \bar{R}_{sj} ne peuvent que traduire le rôle soit du potentiel hydrique du sol, soit du déficit hydrique qui agit à travers le potentiel hydrique ψ_F .

Sur les figures 86, a,b,c et 87, a,b,c on a tracé parallèlement l'évolution du \bar{R}_{sj} , ψ_s , $(\bar{T}_a - \bar{T}_r)_j$ pendant deux coupes de luzerne en 1979. Les valeurs de \bar{R}_{sj} obtenues au cours de l'année 1979 ont la particularité d'être observées pendant deux périodes assez différentes du point de vue hydrique, la première correspond à une période "sèche" allant du 18 juin au 12 juillet et l'autre à une période "humide" allant du 8 au 23 août.

D'après les figures précédentes, il apparaît que dans la gamme de ψ_s mesurée (0-4 Bars), il ne semble pas y avoir une relation directe entre \bar{R}_{sj} et le potentiel hydrique ; on a l'impression que les fluctuations observées dans les valeurs de \bar{R}_{sj} suivent plutôt celles du déficit hydrique de l'air $(\bar{T}_a - \bar{T}_r)_j$. Pour vérifier cette hypothèse, nous avons étudié la régression linéaire entre \bar{R}_{sj} d'une part et ψ_{sj} d'autre part en tenant compte des résultats expérimentaux obtenus en 1979 et 1980 pendant les journées où de nombreuses mesures de R_s (au moins 6) ont été effectuées. Les résultats de cette étude sont présentés sur la (fig. 89).

On constate que l'hypothèse avancée est vérifiée puisqu'il n'y a pra-

pratiquement pas de relation entre \bar{R}_{sj} et ψ_s dans la gamme des ψ_s mesurée. Ceci rejoint les résultats d'autres auteurs qui ont effectué la même étude sur une culture de luzerne (VAN BAVEL et al. 1967) et qui ont montré qu'il n'y a de relation entre \bar{R}_{sj} et ψ_s qu'à partir des ψ_s supérieurs à 4 Bars.

En conclusion

En l'absence d'une relation entre le potentiel hydrique du sol et la résistance du couvert, celle-ci apparaît dans nos conditions de travail sous l'influence des facteurs climatiques qui sont notamment la lumière et le déficit hydrique de l'air, c'est à partir de ces facteurs qu'il faut chercher le "déterminisme" climatique qui permet d'atteindre la résistance stomatique.

4 - ESSAI D'INTERPRETATION DE LA REGULATION HYDRIQUE EN CONDITION DE STRESS HYDRIQUE EDAPHIQUE : ROLE PARTICULIER DU RESERVOIR-PLANTE

Dans nos conditions expérimentales, nous n'avons pas rencontré un stress hydrique permettant de montrer les liaisons déjà observées dans la littérature entre ψ_F , ψ_s et R_v (BERGER 1971, VAN BAVEL 1967, KATERJI 1977). Cependant si l'on remplace les paramètres du modèle déterminés en l'absence d'un stress hydrique édaphique avec ceux observés éventuellement lors de l'intallation de celui-ci, le modèle permet alors de prévoir le rôle d'un stress hydrique sur l'évolution de ψ_F , la mobilisation du réservoir-plante et l'apparition d'une régulation stomatique d'origine hydrique.

Lorsque la culture se trouve en période de stress hydrique édaphique le ψ_s moyen journalier augmente systématiquement, toutefois si ψ_s augmente ψ_F et ψ_P' augmentent également. En effet d'après le modèle, lorsque la plante atteint l'équilibre pendant la période de réhumectation (phase t^3-t^4) (cf. page 114) on a :

$$\psi_s = \psi_P = \psi_F$$

Ainsi une valeur plus grande de ψ_s conduit à une valeur élevée de ψ_F et ψ_P ; or si ψ_s et ψ_P augmentent, certains paramètres du modèle peuvent changer.

a) Lorsque ψ_s augmente, R croît, rappelons en effet que R englobe deux termes :

- La résistance à la circulation de l'eau du sol vers les racines r_1
- La résistance à la pénétration radiale de l'eau dans les racines r_2 , où r_1 s'écrit (cf. p

$$r_1 = \frac{L}{\lambda}$$

λ est une fonction décroissante de ψ_s , ainsi si L reste constant r_1 augmente lorsque ψ_s croît.

b) Lorsque ψ_P augmente, le volume d'eau dans le réservoir-plante diminue et la résistance r augmente probablement. Cependant si ψ_P reste inférieur à 8,5 Bars, le réservoir d'eau reste sensiblement le même parce que nous avons vu que $\alpha \sim 0$. Par contre il diminue nettement car $\alpha >> 0$ ($V_\alpha = -0,14$) lorsque ψ_P devient supérieur à 8,5 Bars. Ainsi si ψ_s reste égal ou inférieur à 8,5 Bars, nous supposons et en première approximation que seule R varie parmi les paramètres du modèle.

Sur la base des données expérimentales obtenues au cours de la journée du 20 août, nous avons calculé une résistance R de l'ordre de 26,5 Bars.h.mm⁻¹ lorsque le ψ_s est égal à 2,6 Bars, nous retenons compte tenu des résultats expérimentaux liant R à ψ_s (BERGER 1971) les valeurs suivantes :

$$R = 30 \text{ Bars.h.mm}^{-1} \text{ lorsque } \psi_s = 5 \text{ Bars}$$

$$R = 50 \text{ Bars.h.mm}^{-1} \text{ lorsque } \psi_s = 8,5 \text{ Bars}$$

Supposons maintenant que trois parcelles voisines (A, B, C) de ψ_s variable étaient soumises aux mêmes facteurs climatiques qui sont ceux de la journée du 20 août.

Parcelle A, avec $\psi_s = 2,6$ Bars et $R = 26,5$ Bars.h.mm⁻¹ (soit les résultats expérimentaux déjà présentés figure 51)

Parcelle B, avec $\psi_s = 5$ Bars et $R = 30$ Bars.h.mm⁻¹

Parcelle C, avec $\psi_s = 8,5 \text{ Bars}$ et $R = 50 \text{ Bars.h.mm}^{-1}$.

Pour chacune des parcelles précédentes (en tenant compte de la valeur particulière de R retenue pour la parcelle) les équations du modèle permettent de calculer q et ψ_F puisque l'évolution de RV horaire en fonction du temps sur les parcelles B et C est la même que celle obtenue expérimentalement sur la parcelle A (figure 82), à condition toutefois que le ψ_F horaire calculé par le modèle reste inférieur à 12 Bars (en effet comme on l'a montré figure 82 au dessous de cette valeur particulière, RV ne dépend pas de la régulation hydrique en relation avec ψ_F). Ce qui revient à dire que les cultures des parcelles B et C auraient la même transpiration T que celle de la parcelle A (puisque RV et les facteurs climatiques sont les mêmes) tant que ψ_F horaire calculé par le modèle reste inférieur à 12 Bars. Par contre lorsque le ψ_F dépasse 12 Bars les couverts B et C vont réagir de façon différente, et ne devraient pas atteindre la même transpiration que celle de la parcelle A.

Ce type de calcul permet de montrer le rôle de ψ_s sur la mobilisation du réservoir-plante, sur l'apparition d'une régulation stomatique d'origine hydrique et sur la transpiration végétale.

Les résultats de ces calculs sont présentés figure 89, elle apporte quelques indications :

a) Tout d'abord et pour des valeurs identiques de T, on constate une mobilisation plus rapide du réservoir-plante lorsque ψ_s augmente. Ainsi lorsque le ψ_s est de l'ordre de 2,6 Bars, le réservoir-plante ne participe à la transpiration qu'à partir de 8 h., par contre pour des valeurs de ψ_s élevées (8,5 Bars) le réservoir-plante est mobilisé dès le début de la transpiration (à 6 h.).

b) La mobilisation rapide du réservoir-plante conséquence d'un ψ_s élevé conduit en contre partie à une régulation d'origine hydrique précoce. Ainsi pour des valeurs de ψ_s faibles (2,6 Bars) la régulation hydrique apparaît avant 8 h. (figure 90). Remarquons toutefois que pour les trois parcelles précédentes, la valeur de 12 Bars à partir de laquelle la régulation hydrique apparaît, serait atteinte nettement plus tôt, si la relation $\psi_F = f(T)$ était linéaire et la culture ne disposait pas de réservoir.

c) Notons aussi que la somme de flux $\Sigma q.dT$ qui a participé à la transpiration depuis le début de celle-ci et jusqu'à l'apparition de la régulation hydrique est la même pour les trois cas étudiés (environ 0,28 mm). Cependant cette quantité a été épuisée en deux heures de transpiration seulement lorsque ψ_s est fort (8,5 Bars); par contre lorsque ψ_s est faible (2,6 Bars), cette même quantité a été épuisée en 6 h. de transpiration.

d) Si l'on admet que la transpiration obtenue sur la parcelle A entre 6 h. et 10 h. est la transpiration maximale, on constate que lorsque ψ_s est de l'ordre de 5 Bars, la culture assure une transpiration maximale pendant 4 h. et seulement pendant 2 h. lorsque ψ_F atteint 8,5 Bars.

e) Constatons aussi que les résultats précédents et notamment ceux de la figure 90 donnent une explication cohérente aux résultats expérimentaux déjà observés dans la littérature concernant l'évolution de ψ_s ou RV horaire en période de stress hydrique et notamment ceux obtenus par BERGER sur le tournesol (figure 9).

f) Enfin les résultats précédents permettent de suggérer les moyens qui aident le couvert végétal à se préserver d'une régulation hydrique précoce. A cet égard on peut notamment préconiser :

- La solution classique qui consiste à diminuer ψ_s par l'irrigation
- Une diminution de R à travers l'augmentation de la densité racinaire soit par des techniques agricoles (labour profond, retard d'irrigation au début de la croissance) soit par des sélections visant à doter une plante donnée d'un système racinaire puissant.
- ~~Enfin~~ une augmentation du volume d'eau dans le réservoir-plante, cette solution rejoint parfaitement la solution précédente puisqu'elle suppose notamment une augmentation de la masse racinaire.

QUATRIEME PARTIE

APPLICATION A LA MODELISATION DE L'EVAPOTRANSPIRATION
REELLE DE LA LUZERNE

MODELISATION DE L'EVAPOTRANSPIRATION REELLE DE LA LUZERNE

Il est certain que la recherche d'une expression caractérisant la résistance stomatique qui prendrait en compte les différents paramètres du climat (R_n , $T_a - T_r$, r_a) et leurs diverses actions, serait une des meilleures façons d'aborder le calcul de l'ETR qui est le plus souvent le but final des études sur R_s . Cette voie difficile, surtout au niveau de l'estimation de la résistance R_s qui est le paramètre le plus difficile à mesurer ou à prédire, reste cependant et très certainement la plus précise pour atteindre l'ETR.

Dans ce chapitre, nous allons essayer à travers l'analyse des formules de l'ETR de trouver une expression climatique capable de prédire avec une précision suffisante les valeurs mesurées de R_s , permettant ainsi le calcul de l'ETR à partir des mesures climatiques. Nous allons ensuite dans un esprit de simplification, en s'appuyant sur des approches semi-empiriques (physiologiques et climatiques), réduire l'expression globale de l'ETR à une formule simple permettant une précision suffisante pour les applications agronomiques.

I - ESTIMATION DE LA RESISTANCE R_s A PARTIR DES MESURES CLIMATIQUES

1 - FORMULE D'APPROCHE

Lorsque la luzerne est bien couvrante ($LAI > 2,5$), on peut remplacer le terme R_v dans l'expression déduite du modèle de PERRIER (1975) par la résistance R_s , on obtient alors :

$$\text{ETR} = \frac{P' (R_n + \phi_0) + \gamma EA}{P' + \gamma \left(\frac{r_a + R_s}{r_a} \right)} \quad (1)$$

Si l'on dérive l'expression (1) par rapport à r_a de façon à préciser

le sens de variation de l'ETR avec la vitesse du vent, on peut mettre en évidence une valeur particulière de R_s , appelée résistance critique r_c pour laquelle la valeur de ETR est indépendante de r_a (DAUDET et PERRIER 1966).

$$\frac{d\text{ETR}}{dra} = \frac{(R_n + \phi_o) P' \cdot \gamma \cdot R_s - \frac{LM}{RT} P' (T_a - T_r) (P' + \gamma) \gamma}{ra^2 \left(P' + \gamma + \gamma \cdot \frac{R_s}{ra} \right)^2}$$

Cette expression s'annule pour la valeur particulière de R_s

$$r_c = \frac{LM}{RT} \left(\frac{P' + \gamma}{R_n + \phi_o} \right) \cdot (T_a - T_r)$$

on notera que r_c dépend d'un certain nombre de facteurs climatiques, notamment du Rayonnement net et du déficit de saturation de l'air et varie par conséquent systématiquement au cours de la journée.

Si l'on introduit r_c dans l'expression (1) on peut écrire :

$$\text{ETR} = \frac{P'}{P' + \gamma} (R_n + \phi_o) \frac{\frac{1}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma}} \frac{r_c}{ra}}{\frac{1}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma}} \frac{R_s}{ra}} \quad (3)$$

DAUDET et PERRIER (1966) ont analysé l'interaction entre R_c et R_s sur les valeurs de l'ETR ; ils constatent que :

- Si un couvert végétal est caractérisé par une résistance R_s inférieure à la résistance critique r_c du moment, l'évapotranspiration croît avec la vitesse du vent aux dépens du flux de chaleur sensible. Si par contre, sa résistance R_s est inférieure à r_c c'est l'inverse qui se produit :

- Lorsque R_s est égale à r_c , on obtient une valeur critique de l'ETR dénotée par la formule :

$$\text{ETR}_c = \frac{P'}{P' + \gamma} \frac{(R_n + \phi_o)}{R_s} \quad (4)$$

On reconnaît ici le premier terme de l'équation de PENMAN, terme qui ne dépend que du flux de chaleur dans le sol, du rayonnement net

et de la température (par P') mais est indépendant de la vitesse du vent.

Suivant l'expression (3) nous avons :

$$ETR = f \left[Rn + \phi_0, \frac{Rs}{ra}, \frac{rc}{ra} \right]$$

Nous savons aussi d'après l'analyse de Rs qu'au cours de la journée (cf. troisième partie, chapitre 2) que Rs est une fonction notamment du rayonnement Rn (qui agit à travers la régulation photique) et du déficit hydrique de l'air dont les valeurs élevées coïncident avec celles de ψF et par conséquent plus ou moins liées à l'apparition d'une régulation hydrique.

Pour estimer le rapport Rs/ra il faut chercher une relation de type :

$$Rs/ra = f (Rn + \phi_0, Ta - Tr, vitesse du vent)$$

Remarquons qu'on peut regrouper tous les paramètres précédents en un seul terme global qui est le rapport rc/ra .

Si le rapport rc/ra se révèle suffisant pour prédire Rs/ra , on peut alors calculer l'ETR à partir des mesures purement climatiques et qui sont $Rn + \phi_0$, ra , $Ta - Tr$ comme on va le montrer ci-dessous.

2 - LA VARIATION DU RAPPORT Rs/ra EN FONCTION DE rc/ra

Bien que l'idée de traduire les variations de Rs/ra en fonction de rc/ra paraîsse très séduisante, néanmoins elle bute sur un problème de taille dû à la complexité de la relation entre Rs et les facteurs climatiques. Nous constatons en effet que lorsque Rn et $Ta - Tr$ sont faibles (conditions généralement observées le matin) on obtient des valeurs élevées de Rs dues à une régulation photique (cf. troisième partie, chapitre 2) alors que l'après midi, pour une même valeur de rc/ra lorsque Rn augmente ainsi que $Ta - Tr$, on observe une ouverture stomatique donc des valeurs de Rs faibles avant qu'éventuellement apparaisse une régulation hydrique qui fera réaugmenter Rs .

A titre d'exemple, nous présentons l'évolution des rapports rc/ra et Rs/ra (figure 92) au cours d'une journée déjà présentée dans le chapitre 2 de la troisième partie comme un exemple typique de la relation entre Rs et les différents facteurs du milieu (cf. figure 78)

D'après la figure 92 on constate que :

- rc/ra varie au cours de la journée ; il est minimal en milieu de journée, assez élevé le matin et l'après midi
- Rs/ra varie dans le même sens ; il est fort le matin prend des valeurs minimales au milieu de journée, augmente légèrement dans l'après midi. Pratiquement pour la même valeur de rc/ra , le rapport Rs/ra observé à 7-8 h. (condition de régulation photique) est trois fois supérieur à celui observé à 14 h. - 15 h. (condition de légère régulation hydrique). Il est donc nécessaire avant de suivre la variation horaire de Rs/ra en fonction de rc/ra de bien distinguer les valeurs obtenues en conditions de faible rayonnement ($Rn < 250 \text{ W m}^{-2}$) est celles obtenues dans des conditions de fort rayonnement ($Rn > 250 \text{ W m}^{-2}$).

Sur la figure 93 on a présenté la variation du rapport $\frac{Rs}{ra}$ en fonction de rc/ra pour toutes les valeurs horaires expérimentales obtenues dans des conditions de faible et fort rayonnement et sur la figure 94 on a analysé la relation entre Rs/ra et rc/ra en tenant compte seulement des valeurs obtenues dans des conditions de fort rayonnement ($Rn > 250 \text{ W m}^{-2}$).

On constate d'après les figures précédentes que les points expérimentaux obtenus dans des conditions de fort rayonnement sont mieux groupés autour de la droite de régression et que ceux obtenus dans des conditions de faible rayonnement conduisent à une dispersion plus grande.

Néanmoins et en première approximation Rs/ra peut être ajusté à la relation :

$$Rs/ra = 0.31 rc/ra + 0.32 \quad (5)$$

avec un coefficient de corrélation de 73 %.

Si l'on ne considère que les valeurs de Rs obtenues dans des conditions

de fort rayonnement ($R_n > 250 \text{ W m}^{-2}$), on a :

$$Rs/ra = 0.38 \frac{rc}{ra} + 0.13 \quad (6)$$

avec un coefficient de corrélation de 80 %.

Remarquons que les deux relations précédentes sont assez proches probablement parce que le nombre des valeurs de Rs obtenues dans les conditions de faible rayonnement sont assez faibles par rapport à celles obtenues dans des conditions de fort rayonnement. Ce qui provoquerait très peu d'influence sur les valeurs calculées de l'ETR. C'est une hypothèse que nous allons vérifier dans le paragraphe suivant :

3 - CALCUL DE L'ETR HORAIRE A PARTIR DES VALEURS ESTIMEES DE Rs

Si l'on tient compte de la relation générale ajustant Rs/ra en fonction de rc/ra l'expression (3) s'écrit :

$$ETR' = \frac{P'}{P' + \gamma} (R_n + \phi_0) \frac{\frac{1}{P'} + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{rc}{ra}}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \left(0.31 \frac{rc}{ra} + 0.32 \right)} \quad (7)$$

Par contre si l'on ne tient compte que de la relation particulière entre $\frac{Rs}{ra}$ et $\frac{rc}{ra}$ obtenue dans les conditions de fort rayonnement, on peut écrire :

$$ETR'' = \frac{P'}{P' + \gamma} (R_n + \phi_0) \frac{\frac{1}{P'} + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{rc}{ra}}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \left(0.38 \frac{rc}{ra} + 0.13 \right)} \quad (8)$$

Nous avons calculé les ETR' et ETR'' horaires à partir des relations précédentes pendant toutes les heures où des valeurs de Rs ont été obtenues. Les valeurs calculées ont été confrontées avec les valeurs horaires d'ETR obtenues par le système B.E.A.R.N. (figures 95 et 96).

On observe d'après les figures précédentes une très bonne relation entre les valeurs mesurées d'ETR et celles obtenues par les relations précédentes, relation aussi bonne que celle observée (figure 74) entre les valeurs mesurées d'ETR et celles calculées avec des mesures directes de Rs.

Il est donc possible en ajustant Rs/ra en fonction de rc/ra de prédire avec une précision suffisante l'ETR, ceci notamment lorsque Rs/ra ne dépend que des facteurs climatiques indépendants du déficit hydrique du sol.

Néanmoins il faut prendre une certaine précaution lorsqu'il s'agit de généraliser ce genre d'approche en distinguant bien dans ce type d'analyse les quelques facteurs du milieu ou de la plante qui peuvent perturber cette relation. A cet égard on peut citer les mesures de Rs obtenues en présence ou en l'absence de régulation photique, la maturation de la plante et le déficit hydrique du sol.

II - ESTIMATION DE L'ETR A PARTIR DE MESURES CLIMATIQUES SIMPLES :

La détermination de l'ETR à partir du modèle défini par les relations (7) et (8) nécessite d'une part la connaissance de $(Rn + \phi_0)$ et d'autre part de rc/ra . Or rc/ra est un paramètre difficile à obtenir car il exige en plus des mesures de $(Rn + \phi_0)$, des mesures de $Ta - Tr$ et une bonne connaissance de ra . Ce dernier paramètre est difficile à déterminer en pratique ; ainsi serait-il intéressant de pouvoir estimer l'ETR à partir de mesures climatiques plus simples.

La relation (3) peut s'écrire :

$$ETR = C(P' / (P' + \gamma)) (Rn + \phi_0) \quad (9)$$

avec $C = \frac{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{rc}{ra}}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{Rs}{ra}}$ (10)

Or on a montré d'après les relations (5) et (6) la liaison qui existe entre rc/ra et Rs/ra ainsi que l'accroissement proportionnel de ces deux rapports. On peut donc s'attendre à une certaine stabilité du coefficient C qui représenterait dans le cas d'une approche simplifiée un terme utile et dans une certaine mesure plus facile à estimer que rc/ra .

Ainsi nous avons étudié pendant toutes les heures où des mesures de Rs ont été obtenues la relation entre ETR et le terme $\frac{P'}{P'+\gamma} (Rn + \phi_0)$.

Le résultat de cette confrontation présenté sur la figure 97 conduit à une relation du type :

$$ETR = 1,44 \cdot \frac{P'}{P'+\gamma} (Rn + \phi_0)$$

avec un coefficient de corrélation de 0,93.

La bonne homogénéité des points expérimentaux autour de la droite de régression reflète donc bien la stabilité du coefficient C.

Une autre observation mérite d'être signalée. Elle se rapporte aux résultats présentés dans le tableau 18 concernant les valeurs du coefficient C obtenues pendant plusieurs années et sur plusieurs espèces cultivées sur la même parcelle expérimentale dans des conditions hydriques différentes. On constate en effet la stabilité remarquable du coefficient C obtenu sur blé (en stade vert) pendant 2 ans et sur luzerne pendant 3 ans. Cette bonne concordance ne suggère pas seulement comme on l'a vu la liaison certaine entre Rs/ra et rc/ra , mais aussi que les accroissements de ces deux termes restent proportionnels aussi bien pour une culture d'hiver de la famille des graminées que pour une culture d'été de la famille des légumineuses. Si l'on ajoute à l'observation précédente la stabilité du coefficient C observée à l'échelle de toute la période végétative entre blé et ~~maïs~~, on en peut déduire que ce coefficient représente une approche intéressante qui mérite d'être analysée.

1 - ANALYSE DU COEFFICIENT C A L'ECHELLE LOCALE

a) Le rôle des facteurs climatiques

Il est intéressant d'analyser la liaison entre le coefficient C et

TABLEAU 18

$$\text{Valeur de } C = C = \left[\frac{\text{ETR}}{\frac{P'}{P' + \gamma} (R_n + \phi_0)} \right] \text{ et coefficients de corrélation correspondant,}$$

pour toute la période végétative de plusieurs cultures à La Minière

	Maïs irrigué			Blé 1976 (année sèche)			Luzerne 1978 - 1980		
	valeur de C	Coef. corr.	valeur de C	Coef. corr.	valeur de C	Coef. corr.	valeur de C	Coef. corr.	
Pour toute la période végétative	1,13	0,96	1,16	0,90	1,16	0,91			
Tallage	X	-	1,26	0,96	1,39	0,98			
Montaison	X	-	1,47	0,97	1,43	0,94	1,44	0,93	
Epiaison	X	-	1,37	0,95	1,23	0,95			
Maturaison	X	-	0,94	0,94	0,93	0,95			

les facteurs climatiques dans la mesure où cette analyse permet d'affiner la valeur globale de C obtenue. Ainsi nous avons calculé heure par heure le coefficient C, puis étudié son évolution en fonction des facteurs climatiques regroupés dans le terme rc/ra (figure 98).

On constate une certaine évolution du coefficient C en fonction de rc/ra ; néanmoins si l'on tient compte du fait que la plupart des points expérimentaux du coefficient C se trouvent dans la gamme de 1,1 à 2 pour une variation de rc/ra comprise entre 0 et 10, on peut conclure que la variation du coefficient C en fonction des facteurs climatiques semble assez faible.

b) Le rôle du stade phénologique

Dans nos conditions expérimentales la culture se trouve toujours en stade vert, il n'était donc pas possible d'analyser le coefficient C en fonction de stade phénologique.

Toutefois, on peut présenter et à titre d'illustration l'évolution du coefficient C en fonction des stades phénologiques pour deux années du blé, (tableau 18) où l'analyse fine du coefficient C (KATERJI et al. 1977, GOSSE et al. 1977) a montré que celui-ci prend au cours de la période de maturation des valeurs statistiquement différentes de celles des autres stades aussi bien pendant l'année sèche que pendant l'année humide. Ces valeurs sont nettement inférieures à celles obtenues en stade vert.

c) Les conditions hydriques du sol

Au cours de l'année sèche de 1976 caractérisée par une période de sécheresse assez longue (KATERJI 1977), une analyse du coefficient C (GOSSE et al. 1977, KATERJI et al. 1977) obtenue en fonction des stades phénologiques à l'exclusion de la maturation (tallage, montaison, épiaison) a montré que le coefficient C obtenu au cours du stade d'épiaison (période au cours de laquelle le déficit hydrique du sol a pris des valeurs maximales) était significativement plus faible que les deux premiers stades (1,23 au lieu de 1,41). Ceci suppose que la liaison entre Rs/ra et rc/ra peut être affectée dans le cas d'un déficit hydrique du sol important.

2 - ETUDE GENERALE DU COEFFICIENT C

Depuis une vingtaine d'années plusieurs auteurs ont proposé des formules pour estimer l'évapotranspiration, semblables à la relation (9) utilisée.

- Tout d'abord MACKING (1957), PRIESTLEY et TAYLOR (1972) ont suggéré que l'évapotranspiration potentielle pourrait être obtenue à partir des formules du type suivant :

$$ETP = C \cdot (P' / (P' + \gamma)) (Rn + \phi_0)$$

avec un coefficient C variant entre 1,08 et 1,33.

Ces auteurs présentent la formule précédente en tant qu'estimation de l'ETP de grandes surfaces, en particulier pour de vastes étendues d'eau.

- SLATYER et Mc ILORY (1961) désignent une évaporation d'équilibre ou limite qui serait :

$$ET \text{ Equilibre} = C \cdot \frac{P'}{P' + \gamma} (Rn + \phi_0)$$

avec C = 1

Ces auteurs considèrent que cette valeur d'équilibre serait atteinte lorsque l'équilibre de la masse d'air avec les caractéristiques de surface est réalisé.

- DAUDET et PERRIER (1968) puis BOUCHET et PERRIER (1973) analysent la valeur critique de ce terme d'équilibre au niveau des échanges et la fonction d'estimation de l'ETR que peut jouer ce terme d'ET. avec C = 1 dans de nombreuses conditions réelles.

- Plusieurs auteurs ont observé, sur des parcelles de dimension réduite (2 - 4 ha) généralement bien alimentées en eau et dans des conditions où l'advection (l'apport latéral de l'énergie) est négligeable, (ROSENBERG 1974, SEGUIN 1977) une certaine forme de relation entre Rn et ETR semblable à celle exprimé par la relation (9).

Ces résultats étaient obtenus sur plusieurs cultures (blé, maïs, riz, luzerne, gazon, forêt) cultivées dans des conditions climatiques assez variables (climat humide, semi aride, continental) et dans des régions géographiques très différentes (Amérique, Afrique, Proche Orient, Australie, URSS, Europe). Dans tous ces travaux on peut trouver une certaine forme de relation entre ETR et Rn soit :

$$ETR = C \frac{P'}{P' + \gamma} (Rn + \phi_0)$$

ou

$$ETR = C_1 \frac{P'}{P' + \gamma} (Rn)$$

$$ETR = C_2 (Rn + \phi_0)$$

$$ETR = C_3 \cdot Rn$$

Une revue de tous ces travaux se trouve résumée dans le tableau 19.

Avant d'entreprendre l'analyse de ces résultats trouvés dans la littérature ainsi que la signification du coefficient C, on peut avancer plusieurs points nécessaires à la compréhension de ces résultats.

a) Tout d'abord, il est possible de faire la correspondance entre toutes les valeurs de C_1 , C_2 , C_3 du moment où l'on sait que :

- pour une culture bien développée, $\phi_0 = 0,05 Rn$
- $P'/P' + \gamma$ varie de 0,55 à 10°C à 0,74 à 25°C. En moyenne on peut considérer que $P'/P' + \gamma = 0,65$

b) Certaines valeurs des coefficients C présentées sur le tableau précédent correspondent à des valeurs obtenues à l'échelle de toute la période de végétation, c'est le cas par exemple des résultats obtenus : sur maïs (DECKER 1965, McGAUGHEY 1968, KATERJI et al. 1977), sur coton et sorgo (RITCHIE 1971), sur les prairies du Canada (RIPLEY et REDMAN 1976), sur blé (HANK et al. 1968, KATERJI et al. 1977), et sur gazon (ROSENBERG 1974). D'autres correspondent à des valeurs obtenues pendant une période de croissance ou sur une ou plusieurs journées seulement. Or tous les auteurs qui ont analysé les coefficients (C) au cours de la période de croissance (DECKER 1966, RITCHIE 1971, KATERJI et al. 1977) mettent en évidence la diminution des coefficients (C) obtenus au cours de la

Ces résultats étaient obtenus sur plusieurs cultures (blé, maïs, riz, luzerne, gazon, forêt) cultivées dans des conditions climatiques assez variables (climat humide, semi aride, continental) et dans des régions géographiques très différentes (Amérique, Afrique, Proche Orient, Australie, URSS, Europe). Dans tous ces travaux on peut trouver une certaine forme de relation entre ETR et Rn soit :

$$ETR = C \frac{P'}{P' + \gamma} (Rn + \phi_0)$$

ou

$$ETR = C_1 \frac{P'}{P' + \gamma} (Rn)$$

$$ETR = C_2 (Rn + \phi_0)$$

$$ETR = C_3 \cdot Rn$$

Une revue de tous ces travaux se trouve résumée dans le tableau 19.

Avant d'entreprendre l'analyse de ces résultats trouvés dans la littérature ainsi que la signification du coefficient C, on peut avancer plusieurs points nécessaires à la compréhension de ces résultats.

a) Tout d'abord, il est possible de faire la correspondance entre toutes les valeurs de C_1 , C_2 , C_3 du moment où l'on sait que :

- pour une culture bien développée, $\phi_0 = 0,05 Rn$
- $P'/(P' + \gamma)$ varie de 0,55 à 10°C à 0,74 à 25°C. En moyenne on peut considérer que $P'/(P' + \gamma) = 0,65$

b) Certaines valeurs des coefficients C présentées sur le tableau précédent correspondent à des valeurs obtenues à l'échelle de toute la période de végétation, c'est le cas par exemple des résultats obtenus : sur maïs (DECKER 1965, McGAUGHEY 1968, KATERJI et al. 1977), sur coton et sorgho (RITCHIE 1971), sur les prairies du Canada (RIPLEY et REDMAN 1976), sur blé (HANK et al. 1968, KATERJI et al. 1977), et sur gazon (ROSENBERG 1974). D'autres correspondent à des valeurs obtenues pendant une période de croissance ou sur une ou plusieurs journées seulement. Or tous les auteurs qui ont analysé les coefficients (C) au cours de la période de croissance (DECKER 1966, RITCHIE 1971, KATERJI et al. 1977) mettent en évidence la diminution des coefficients (C) obtenus au cours de la

Plante	Condition hydrique	C	C ₁	C ₂	C ₃	Le lieu de mesure	Auteurs	Observations
Riz	irrigué			0,82	Japon	KGE 1976		
B betterave	--		0,95		USA (Nebraska)	BROWN 1976		
Colza	irrigué		0,81		USA (Texas)	RITCHIE 1971	Valeurs calculées sur toute la période de végétation	
Sunflower	--		0,52		USA (Texas)	RITCHIE 1971	Valeurs calculées sur toute la période de végétation	
Pépin caducue	--		0,88		URSS (Plaine de Moscou)	RAUNER 1976		
Tomates	irrigué		0,81		France (Montpellier)	ECKARDT et al. 1975		
Prairie de Canada	--		0,8		Canada	RIPLEY et REDMAN 1976	Valeurs calculées sur toute la période de végétation d'après les résultats présentés par les auteurs	
Foin	--	1,1		0,72*	La région d'Ontario	DAVIES 1970		
Canne à sucre	non précisé			0,8-0,9	Hawaii	CHANG (1961) cité par McCaughey (1968)		
Pomme de terre	irrigué	1,28		0,83*	USA (Wisconsin)	JURY et TANNER (1975)		
Laiterie	irrigué	1,42		0,92*	USA (Wisconsin)	JURY et TANNER (1975)		
	irrigué			> 0,9	USA	TANNER et PELTON cité par McCaughey (1968)		
	non irrigué	1,44		0,94*	Versailles	KATERJI 1981	Valeurs horaires	
Blé	non irrigué	1,1-1,2		0,72-0,78*	Australie	DENMEAD et McILORY 1970	Valeurs calculées d'après les résultats présentés par les auteurs	
	"			0,76	Les plaines centrales d'USA	HANK et al. 1968	Valeurs journalières sur toute la période de végétation	
Blé	bonne alimentation hydrique	1,16		0,70	Versailles	KATERJI et al. (1977)	Valeurs horaires sur toute la période de végétation	
Blé	Année sèche	1,16		0,72	Versailles	KATERJI et al. (1977)	Valeurs horaires sur toute la période de végétation	
Mais	irrigué			0,71	USA (Missouri)	DECKER 1965	Valeurs journalières sur toute la période de végétation	
	"			0,76	Canada (Sud Ontario)	McCAUGHEY (1968)	Valeurs journalières sur toute la période de végétation	
	"	1,13		0,74	Versailles	KATERJI et al. (1977)	Valeurs horaires sur toute la période de végétation	
Coton	irrigué			0,76	Zone semi-aride Côte d'Ivoire	ROSENBERG 1974		
Safran	non précisé	1,1		0,72*	Hollande	GOSSE 1976	Valeurs horaires	
Coton	"			0,8-0,9		SCHOLTE-UBING 1959		
	"			0,8-0,9	Angleterre	cité par CHANG 1961 RIDER and TUGWELL 1960 cité par CHANG 1961		
Ananas	irrigué	0,95		0,62	Côte d'Ivoire	COMBRE et PERRIER 1976		

$$C = \frac{ETR}{P/(P' + \gamma)(Rn + \phi)}$$

$$C_1 = \frac{ETR}{P'/(P' + \gamma)(Rn)}$$

$$C_2 = \frac{ETR}{(Rn + \phi)}$$

$$C_3 = \frac{ETR}{Rn}$$

* Valeurs calculées à partir du coefficient C en supposant $P'/(P' + \gamma) = 0,65$

période de maturation. Les valeurs des coefficients C obtenues au cours de toute la période de végétation ou seulement sur une seule période ne doivent pas être considérées de la même façon.

c) Les valeurs présentées dans le tableau 19 sont généralement obtenues en l'absence de transfert advectif d'énergie (observé généralement au cours des journées caractérisées par une sécheresse atmosphérique élevée et un vent fort (ITIER et al. 1977). Or lorsque le transfert advectif est important, le coefficient C peut varier considérablement d'une journée à l'autre. (ROSENBERG 1974, THOMPSON et BOYCE 1967, SEGUIN 1977). A titre d'exemple THOMPSON et BOYCE 1967 ont trouvé en Afrique du Sud et sur une culture de canne à sucre un coefficient moyen de C_3 égal à 1,08 ce qui est nettement supérieur à la plupart des valeurs observées sur le tableau 19. Néanmoins si l'on considère jour par jour l'évolution du coefficient C_3 , on constate :

- 6 jours pendant la période pluvieuse avec un $C_3 = 0,72$
- 7 jours pendant la période sèche accompagnée d'un vent du nord avec un $C_3 = 1,04$
- 7 jours pendant la période sèche accompagnée d'un vent du sud avec un $C_3 = 1,56$

dont une journée au cours de la dernière période où les auteurs obtiennent un coefficient C_3 supérieur à 3. On voit bien d'après l'exemple précédent que la signification d'un coefficient C global est différente selon que l'on se trouve en présence ou non d'un apport de flux advectif.

3 - SIGNIFICATION DU COEFFICIENT C

Si l'on considère maintenant les valeurs de /C/ présentées dans le tableau 19 et obtenues sur les mêmes cultures (maïs, blé, gazon, luzerne), on est frappé par la quasi-invariance du coefficient C observé dans des climats différents allant de la zone semi-aride aux zones humides. Il est donc bien évident que lorsque les conditions hydriques sont satisfaisantes et quelle que soit la localité géographique, la culture réagit de la même manière aux facteurs climatiques du milieu à travers

un ajustement entre R_s et r_c si bien que l'on obtient toujours le même coefficient C.

Si l'on observe les coefficients C_2 et C_3 obtenus sur toutes les cultures, on constate que dans la majorité des cas les variations de C sont comprises entre 0,7 et 0,9 ; ces variations sont très faibles si l'on considère les facteurs qui peuvent perturber ces coefficients (prise en considération ou non du stade de maturation, valeurs de $P'/P' + \gamma$ considéré comme constant mais qui peut changer selon la température, erreur expérimentale due à la sensibilité des appareils de mesure). Tout semble donc indiquer que l'hypothèse selon laquelle l'accroissement proportionnel entre r_c et R_s conduisant au coefficient C stable déjà vérifié sur luzerne, est valable pour toutes les cultures. Il est probablement encore prématué de se prononcer pour une formulation universelle d'ETR s'appuyant sur un coefficient C constant valable quelle que soit la culture considérée dans les conditions de bonne alimentation hydrique. Néanmoins l'accès à ce genre d'approche ne peut que passer par l'étude du coefficient C.

4 - CONCLUSION GENERALE

L'aspect le plus important présenté dans cette partie est de montrer expérimentalement la liaison entre le terme de la régulation biologique du couvert R_s et le terme de la résistance critique r_c caractérisant les principaux paramètres du climat. Dès lors il est possible de justifier l'emploi d'une formule approchée dont le coefficient C apparaît comme un véritable paramètre cultural. L'analyse de ce coefficient dans nos conditions du travail a permis de constater qu'il devient généralement faible lorsque la plante se trouve en phase de maturation, ainsi que lorsque le déficit hydrique du sol atteint une certaine valeur.

La confrontation expérimentale entre les coefficients C obtenus dans la région parisienne et ceux trouvés par différents chercheurs et dans diverses régions du monde, a permis de constater que C semble assez constant lorsque les conditions du sol sont satisfaisantes et lorsque les

mesures effectuées ne sont pas perturbées par des apports d'énergies d'origine advective.

La stabilité du coefficient C assure des voies intéressantes pour l'estimation de l'ETR.

Dès lors il suffit de mesurer la fraction de l'énergie disponible pour un couvert donné ($R_n + \phi_0$) et de connaître le rapport $P'/P' + \gamma$ donné par des tables à partir de la température de l'air sous abri météorologique pour obtenir un des paramètres les plus difficiles à mesurer qui est l'ETR.

RESUME DE LA TROISIEME ET LA QUATRIEME PARTIE

La troisième partie de cette thèse consacrée à l'étude du transfert hydrique en phase gazeuse englobe deux chapitres. Le premier vise à une meilleure connaissance de la résistance du couvert, le deuxième a pour objet l'analyse de la résistance globale du couvert.

- Dans le premier chapitre, nous avons comparé la résistance du couvert théorique R_v et la résistance du couvert R_s obtenue à partir des mesures ponctuelles de r_s . Il ressort de cette étude une certaine différence dans la signification de cette résistance puisque R_v théorique est déduite de l'ETR et tient compte de la résistance due à la géométrie de la plante R_p , tandis que la résistance stomatique globale R_s est déduite de la transpiration et néglige R_p et l'évaporation du sol. Néanmoins lorsque le couvert végétal est bien développé, les deux résistances deviennent assez proches et conduisent à des valeurs très voisines de l'ETR.

- Dans le deuxième chapitre, nous avons analysé la variation des mesures obtenues de R_s en relation avec certains facteurs du milieu. D'après cette étude il apparaît que la régulation stomatique à une double origine :

a) photique, cette régulation apparaît lorsque le rayonnement est inférieur à une certaine valeur "seuil" de l'ordre de 250 W m^{-2} .

b) hydrique, cette régulation intervient lorsque le ψ_F atteint une certaine valeur généralement de l'ordre de 12 Bars.

Grâce au schéma fonctionnel proposé pour expliquer la liaison entre le transfert d'eau en phase hydrique et en phase gazeuse, nous avons pu expliquer l'hystérésis dans la relation $R_s - \psi_F$ et décrire le rôle "tampon" que joue le réservoir de la plante lorsque la sécheresse atmosphérique est élevée. Ce rôle consiste à retarder la fermeture stomatique et préserver ainsi les autres fonctions physiologiques liées aux mouvements stomatiques.

Les conditions hydriques édaphiques très satisfaisantes que nous avons observées au cours de cette étude n'ont pas permis d'analyser le rôle d'un déficit hydrique édaphique sur le mécanisme du transfert d'eau dans le végétal et sur l'apparition d'une régulation hydrique. Cependant en remplaçant les paramètres du modèle par ceux observés éventuellement lors de l'installation d'un déficit hydrique, nous avons cherché à prévoir le rôle d'un stress hydrique sur l'évolution de ψ_F , la mobilisation du réservoir-plante et l'apparition d'une régulation stomatique d'origine hydrique.

Les résultats de cette étude montrent qu'au fur et à mesure que le déficit hydrique du sol augmente (ψ_s de plus en plus élevé), le réservoir-plante se mobilise plus tôt conduisant à une régulation d'origine hydrique précoce. Cependant et quelles que soient les valeurs de ψ_s , on a montré que la régulation hydrique serait atteinte nettement plus tôt, si la relation $\psi_F = f(T.)$ était linéaire et si la culture ne disposait pas de réservoir.

- Enfin dans la quatrième partie consacrée à l'étude analytique de l'ETR, nous avons proposé une formulation climatique, qui dépend essentiellement de la résistance critique r_c et de la résistance aérodynamique r_a , formulation capable de prédire R_s avec une précision suffisante pour obtenir une bonne estimation de l'ETR.

Néanmoins l'aspect le plus intéressant dans cette partie est l'introduction du coefficient C qui lie l'ETR à la fraction de l'énergie disponible de la formule de PENMAN, car l'étude bibliographique entreprise sur un très grand nombre de travaux concernant la relation entre ETR et R_n obtenue par différents chercheurs dans des conditions climatiques très différentes suggère que ce coefficient C est constant, pour un grand nombre de cultures lorsque les conditions d'alimentation hydrique sont satisfaisantes.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES DE RECHERCHES

La circulation d'eau dans le système sol-plante-atmosphère représente un élément vital pour les plantes et tient une place importante dans les échanges de masse et d'énergie entre le sol, la végétation et l'atmosphère. Ce processus a été abordé ici au niveau d'un couvert végétal dans les conditions naturelles du champ.

EN ANALYSANT EN PREMIER LIEU LE TRANSFERT D'EAU EN PHASE LIQUIDE, on n'a pu montrer grâce à un modèle simple que l'hypothèse selon laquelle la circulation de l'eau dans le système sol-plante est un processus en chaîne, et qu'il est possible d'appliquer la formulation simple de VAN HONERT pour chacun des maillons de la chaîne, n'est toujours pas valable dans toutes les conditions climatiques. Dès lors il faut envisager en marge d'un circuit principal qui assure l'absorption de l'eau, l'hypothèse d'un flux d'eau latéral qui s'ajoute à l'absorption. Ce flux cédé au cours de la journée par la masse végétale de la plante et récupéré au cours de la nuit représente environ 15 % de la transpiration journalière dans les conditions de l'étude.

La comparaison entre le flux assuré par le réservoir-plante et la variation de la teneur en eau dans la partie aérienne de la plante obtenue par la méthode des hyperfréquences suggère que les racines ne sont pas seulement des organes de conduction mais aussi des lieux possibles de réserve importante.

Les conclusions précédentes remettent en question la façon d'aborder le facteur eau et ainsi se révèlent utiles pour les recherches sur :

- La caractérisation de l'état hydrique d'une plante par son potentiel hydrique
- La relation entre le potentiel hydrique et la photosynthèse, la croissance et les phénomènes de développement
- Les problèmes de sélection des variétés résistantes à la sécheresse

- Le souci de favoriser la croissance de tel ou tel organe du végétal afin d'arriver à une meilleure gestion de l'eau

Le travail présenté ici constitue une des voies d'approche de ces problèmes.

Cependant il serait intéressant de prolonger le travail présenté à travers quelques perspectives de recherches susceptibles d'être développées dans l'avenir :

Sur le plan méthodologique

Le modèle proposé repose sur la définition de trois paramètres caractéristiques du couvert, il s'agit, rappelons le, des paramètres R , V_a , r .

Dans nos conditions expérimentales (conditions hydriques favorables, culture dotée d'un système racinaire puissant depuis la levée jusqu'à la fauche), ces paramètres semblent (notamment R et V_a) constants au cours des vérifications expérimentales. Cependant il serait intéressant pour l'avenir de vérifier :

- La relation teneur en eau-potentiel
- Pour un certain nombre de cultures la variation de V_a avec la croissance des masses aériennes et racinaires des cultures
- La variation de la résistance R dans des conditions hydriques du sol très défavorables
- L'effet éventuel de la sécheresse atmosphérique sur la résistance r .

Sur le plan des techniques expérimentales

- Développer les techniques permettant de suivre la variation de l'état hydrique dans les racines.
- Mesurer des débits instantanés au niveau de diverses sections de la plante (collet, tige, racine, feuille)

Sur le plan de l'analyse

Il serait donc intéressant d'analyser le rôle d'un stress hydrique, édaphique sur le mécanisme de transfert en phase liquide. En effet plusieurs questions se posent :

- Comment la plante gère-t-elle ses réserves hydriques dans les conditions d'un stress édaphique, c'est-à-dire dans des conditions où la plante n'est pas en mesure de récupérer l'eau perdue pendant le dessèchement.
- Quel type de relation peut-on observer entre la transpiration et le potentiel hydrique foliaire, lorsque ψ_F prend des valeurs élevées.
- Enfin il serait intéressant d'aborder une question qui n'a pas été traitée dans ce mémoire et qui est la liaison entre ψ_F et photosynthésé, d'abord dans les conditions de bonne alimentation hydrique puis dans des conditions de stress édaphique et atmosphérique.

DANS LA PARTIE CONSACREE A L'ETUDE DE LA RESISTANCE EN PHASE VAPEUR, l'étude à l'échelle de la feuille d'une tranche de végétation et d'un couvert végétal apporte une information intéressante au niveau des significations des mesures obtenues de r_s , R_s , R_V , mais aussi sur le plan méthodologique. Néanmoins les points les plus intéressants dans cette partie du mémoire ont été abordés au chapitre 2.

- Dans le chapitre 2, grâce au schéma simplifié proposé pour expliquer la relation particulière entre potentiel hydrique et résistance du couvert, on a pu mettre en évidence le rôle "tampon" que joue le réservoir-plante sur l'accroissement de R_s . Le rôle (que nous avons analysé en présence et en l'absence d'une sécheresse édaphique) consiste à retarder la régulation stomatique d'origine hydrique préservant ainsi la fonction photosynthétique par suite d'une fermeture stomatique précoce.

- Dans la quatrième partie, grâce à l'introduction de la résistance r_c , on a pu montrer la liaison entre r_c/r_a et R_s/r_a , ce qui a permis

d'introduire un coefficient C traduisant cette liaison dans l'expression générale de l'ETR. On a pu montrer aussi, grâce à une revue bibliographique, que ce coefficient est constant pour un grand nombre de cultures bien alimentées en eau et cultivées dans des conditions climatiques différentes. Les résultats obtenus dans cette partie du mémoire permettent de développer plusieurs voies de recherches :

Sur le plan de l'analyse

- Mettre en évidence le rôle "tampon" du réservoir-plante pour une plante ou culture donnée aux différentes périodes de croissance de la plante c'est-à-dire lorsque le volume d'eau dans le réservoir-plante est susceptible de varier.
- Vérifier pour une culture donnée et sous des conditions climatiques stables la relation entre ψ_F et R_s pour des conditions hydriques de moins en moins favorables, ce qui sous-entend un réservoir-plante de plus en plus réduit.
- Coupler toutes les vérifications précédentes avec des mesures d'échange de CO_2 , le but étant de mettre en évidence les liaisons entre ψ_F , r_s d'une part et photosynthèse d'autre part.
- Analyser le coefficient C dans des conditions hydriques différentes et montrer la liaison éventuelle entre coefficient C et ψ_s .

Enfin pour ce qui concerne les applications directes à l'échelle agronomique, nous avons proposé au cours de cette étude quatre formules pour estimer l'ETR d'une culture de luzerne :

- La première est déduite de l'étude du transfert d'eau en phase liquide

$$\text{soit : } ETR = H (R_n) (\psi_F - \psi_s)$$

- La deuxième est obtenue en introduisant dans la formule générale de l'ETR la valeur de R_s mesurée

$$\text{soit : } ETR = \frac{P'}{P' + \gamma} (R_n + \phi_o) \frac{\frac{\gamma}{P + \gamma} \frac{r_c}{r_a}}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{R_s}{r_a}}$$

- La troisième correspond à la même équation mais la valeur de R_s est déduite de rc/ra compte tenu des relations trouvées.

- La quatrième obtenue grâce à l'introduction du coefficient C qui remplace dans l'expression précédente les termes de rc/ra et R_s/ra (cf. relation 10. Page 159) :

$$\text{soit } ETR = C \frac{P'}{P' + \gamma} (R_n + \phi_o)$$

On constate d'après les formules précédentes que le facteur climatique le plus lié à l'ETR est le rayonnement net puisqu'il apparaît chaque fois que l'on envisage d'estimer l'ETR et quelle que soit la phase considérée (hydrique ou gazeuse). Les résultats obtenus à partir des formules précédentes comparées à l'ETR mesuré paraissent très satisfaisants, ce qui nous permet de les considérer comme des perspectives intéressantes dans le domaine de l'irrigation et de l'économie de l'eau des cultures.

B I B L I O G R A P H I E

AHO N. - 1976 - Contribution à l'étude expérimentale de l'évolution de la réserve facilement utilisable d'eau du sol en relation avec différents facteurs écologiques.

Thèse 3ème cycle, Université de Paris-Sud (Orsay).

ALVIM P. de T. - 1962 - A new type of porometer for measuring stomatal opening and its use in irrigation studies.

In : "Methodologie de l'ecophysiologie végétale" actes du colloque de Montpellier, U.N.E.S.C.O. 1965.

ALLAWAY W.G., MILTHORPE F.L. - 1976 - Structure and functioning of stomata.

In : "Water deficits and plant growth" Kozlowski T.T. éd., Academic Press, London.

ASTON M.Y. - 1970 - Changes in internal water status and the gas exchange in response to ambient evaporative demand.

In : "Réponse des plantes aux facteurs climatiques", Actes du colloque d'Uppsala, U.N.E.S.C.O. 1973.

AYLOR D.E., PARLANGE J.Y., KRIKORIAN A.D. - 1973 - Stomatal mechanics. Amer. J. Bot. 2, 163-171.

BANGE G.G.J. - 1953 - On the quantitative explanation of stomatal transpiration.

Act. Bot. Neerl. 2, 255-297.

BARRS H.D., FREEMAN B., BLACKWELL J., CECCATO R.D. - 1970 - Comparison of leaf water potential and xylem water potential in tomato plants. Aust. J. Biol. Sci. 23, 485-487.

BARRS H.D. - 1970 - Controlled environment studies of the effects of variable atmospheric water stress on photosynthesis, transpiration and water status of Zea Mays and other species.

In : "Réponse des plantes aux facteurs climatiques" actes du colloque d'Uppsala, U.N.E.S.C.O., 1973.

BARRS H.D. - 1971 - Cyclic variations in a stomatal aperture, transpiration and leaf water potential under constant environmental conditions.

Ann. Rev. Pl. Physiol. 22, 223-236.

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 Doc. d'état, Université de Montpellier.

BERGER A. - 1978 - La circulation de l'eau à travers la plante. La Houille Blanche 3/4, 227-233.

BERNARD E.A. - 1956 - La détermination de l'évaporation dans la nature. Pub. I.N.E.A.C. n° 68.

BERNSTEIN L., NEIMAN R.M. - 1960 - Apparent free space of plant roots. Plant Physiol. 35, 589-598.

BEADLE C.L., STEVENSON K.R., NEUMAN H.H., TURTELL G.W., KING K.M. - 1973 - Diffusive resistance, transpiration and photosynthesis in single leaves of corn and sorghum in relation to leaf water potential.
Can. J. Plant. Sci. 53, 537-544.

BLACK C.R. - 1979 - A quantitative study of the resistances to transpirational water movement in sunflower.
J. Exp. Bot. 30, 947-953.

BLONDON F., GUY P. - 1969 - Action de la température et de la durée d'éclairement sur la croissance de deux types extrêmes de luzerne cultivée.
C.R. Acad. Agric., 55, 1194-1200.

BOUCHET R.J. - 1966 - Evapotranspiration réelle, évapotranspiration potentielle et production végétale.
In : "L'eau et la production végétale", INRA Paris.

BOUCHET R.J., PERRIER A. - 1973 - Bilan d'énergie et évapotranspiration à différentes échelles.
Comm. au congrès "Le soleil au service de l'homme", U.N.E.S.C.O. Paris.

BOX J.S. - 1965 - Measurement of water stress in cotton plant leaf discs with a thermocouple psychrometer.
Agron. J. 57, 367-370.

BOYER J.S. - 1966 - Isopiestic technique : measurement of accurate leaf water potential.
Science 154, 1459-1460.

BOYER J.S. - 1967a - Leaf water potentials measured with a pressure chamber.
Plant. Physiol. 42, 133-137.

BOYER J.S. - 1970b - Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean.
Plant Physiol. 46, 236-239.

BOYER J.S., GHORASKY S.R. - 1971 - Rapid field measurement of leaf water potential in soybean.
Agron. J. 63, 344-345.

BOYER J.S. - 1971 - Resistance to water transport in soybean, bean and sunflower.
Crop Sci. 11, 403-407.

BOYER J.S. - 1976 - Water deficits and photosynthesis.
In : "Water déficits and plant growth" vol. IV, Kozlowski T.T. éd.

BOYER Y. - 1972 - Variations journalières du contenu en eau au cours du cycle végétatif d'un peuplement végétal homogène.
Oecol. Plant. 7, 259-278.

BRIGGS G.E. - 1967 - Movement of water in plants .
Botanical monographs. Blackwell Scientific Publ. Oxford.

BROUWER R. - 1953 - Water absorption by the roots of Vicia Fabu at various transpiration strengths.

I - Analysis of the uptake and the factors determining it.

II - Crucial relation between suction tension resistance and uptake.

III - Changes in water conductivity artificially obtained.

Proc. K. Ned. Akad. Wet. Sci. 56, 107-115, 129-136, et 57, 68-80.

BROWN H.T., ROSENBERG N.J. - 1970 - Influence of leaf age illumination and upper and lower surface differences on stomatal resistance of sugar beet leaves.

Agron. J. 62, 20-24.

BROWN K.W. - 1976 - Sugar beet and potatoes.

In : "Vegetation and the atmosphere", Vol. II, Monteith éd. Academic Press London.

BRUN L. - 1972 - Evaluation of Monteith's evapotranspiration model in soybean.

Ph. D. Kansas State University

CARR D.J., GAFF D.F. - 1961 - The quantity of water in the cell-wall and its significance.

Aust. J. Biol. sci. 14, 299-311.

CATSKY J., CHARTIER Ph., DJAVANCHIR A. - 1973 - Evolution diurne de la résistance stomatique et du déficit de saturation des feuilles. Conséquences sur la fixation de CO₂.

Ann. Agron. 3, 287-305.

CHARTIER Ph., CHARTIER M., CATSKY J. - 1970 - Resistances for carbon dioxide diffusion and for carboxylation as factors in bean leaf photosynthesis.

Photosynthetica 4, 48-57.

CHOISNEL E. - 1977 - Le bilan d'énergie et le bilan hydrique du sol. La Météorologie, VIème série, 11, 103-133.

COWAN I.R. - 1965 - Transport of water in the soil-plant-atmosphere system. J. Appl. Ecol. 2, 221-239.

COWAN I.R. - 1972 - Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance : observation and a model.

Planta, 106, 185-219.

COWAN I.R. - 1977 - Stomatal behaviour and environment. Adv. Bot. Res. 4, 117-225.

COX E. - 1968 - Resistance to water flow through the plant. Ph. D. thesis University of Nottingham.

CRUIZIAT P. - 1972 - Contribution à l'étude des réserves en eau de la plante.

Thèse 3ème cycle, Université Paris VI.

CRUIZIAT P., BODET C. - 1974 - Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement.
Ann. Agron. 25, 539-554.

CRUIZIAT P., STEIMER J.M., KOBILINSKY A., MALET A., BODET C. - 1977. Etude d'un modèle de la résistance stomatique de feuille de Tournesol. C.R. fin d'étude, Station Bioclimatologie, Versailles.

CRUIZIAT P. - 1978 - La circulation de l'eau dans la plante en flux non conservatif : quelques faits et problèmes.
La Houille Blanche 3/4, 243-253.

CRUIZIAT P., TYREE M.T., BODET C., LOGULLO M.A. - 1980 - The kinetics of rehydration of detached sunflower leaves following substantial water loss. New Phytol. 84, 293-306.

DAUDET F.A., PERRIER A. - 1968 - Etude de l'évaporation ou de la condensation à la surface d'un corps à partir du bilan énergétique. Rev. Gén. Therm. 76, 353-364.

DAUDET F.A. - 1970 - Méthodes et techniques d'étude de l'état de liaison et de la teneur en eau dans le sol et la plante.
In : "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère"
INRA Paris.

DAVIES J.A. - 1972 - Actual potential and equilibrium evapotranspiration for a bean field in Southern Ontario.
Agric. Meteor. 10, 331-348.

DECKER W.L. - 1965 - The energy balance of a plant cover under high levels of productivity.
In : "Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire", actes du colloque de Copenhague, UNESCO, 1968.

DEMARLY Y. - 1957 - Biologie et exploitation de la luzerne.
Ann. Amélior. Plantes, 3, 247-272.

DENMEAD O.T., SHAW R.H. - 1962 - Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions.
Agron. J. 60, 249-253.

DENMEAD O.T., McILROY - 1970 - Measurements of non-potential evaporation from wheat.
Agric. Meteor. 7, 285-302.

~~DENMEAD O.T., MILLAR B.D. - 1976 - Water transport in wheat plants in the field.~~
Agron. J. 68, 297-303.

DEROO H.L. - 1969b - Leaf water potentials of sorghum and corn estimated with the pressure bomb.
Agron. J. 61, 969-970.

DEROO H.L. - 1970 - Leaf water potentials of tobacco estimated with the pressure bomb.
Tobacco Sci. 14, 105-106.

DETLING J.K., KLIKOFF L.G. - 1971 - Comparison of two field techniques for determination of water potential in two halophytes.
Am. Midl. Nat. 85, 235-238.

DIMOND A.E. - 1966 - Pressure and flow relations in vascular bundles of the tomato plant.
Plant Physiol. 41, 119-131.

DJAVANCHIR A. - 1971 - Mise au point d'une chambre de transpiration et son application à l'étude de la régulation stomatique.
Thèse Doc. Ing. Université d'Orsay.

DOOGE J. - 1972 - The water balance of bogs and fens.
Inter. Symp. MurshriddenAreas Minsk.

DURAND R. - 1974 - Estimation du rayonnement global à partir de la durée d'insolation.
Ann. Agron. 25, 779-795.

ECKARDT F.R., BERGER A., METHY M., HEIM G., SAUVIZON R. - 1975 -
Interception de l'énergie rayonnante, échange de CO₂, régime hydrique et production chez différents types de végétation sous climat méditerranéen.
In : "Les processus de la production végétale primaire", Moyse A. éd.

EHLER W.L., Van BAVEL C.H.M., NAKAYAMA F.S. - 1966 - Transpiration, water absorption and internal water balance of cotton plants as affected by light and changes in saturation deficit.
Plant Physiol. 41, 71-74.

FISCHER R.A. - 1970 - The effect of water stress at various stages of development on yield processes in wheat.
In : "Réponse des plantes aux facteurs climatiques" Actes du colloque d'Uppsala, UNESCO, 1973.

FISCUS E.L. - 1975 - The interaction between osmotic and pressure induced water flow in plant roots.
Plant Physiol. 55, 917-922.

FRANK A.B., HARRIS D.G. - 1973 - Measurement of leaf water potential in wheat with a pressure chamber.
Agron. J. 65, 334-335.

GAASTRA D.M. - 1959 - Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance.
Meded. Landbouwhogesch. Wageningen, 59, 1-68.

GARDNER W.R. - 1960 - Dynamic aspects of water availability to plants.
Soil Sci. 89, 63-73.

GARDNER W.R., EHLYI C. - 1962b - Impedance to water movement in soil and plant.
Science, 138, 522-523.

GARDNER W.R., NEIMAN R.H. - 1964 - Lower limit of water availability to plants.
Science, 143, 1460-1462.

GINGRICH J.R., RUSSEL N.B. - 1957 - A comparison of effects of soil moisture tension and osmotic stress on root growth.
Soil Sci. 84, 185-194.

GONZALEZ F., OLLACURIZQUETA M.A., GONZALEZ C. - 1965 - Relation entre le potentiel hydrique du sol et celui des feuilles chez le Maïs.
Oecol. Plant. 1, 63-78.

GOSSE G., PARCEVAUX S. de - 1970 - Application de l'absorption des ondes centrimétriques à la mesure de l'humidité des végétaux.
In : "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère"
INRA Paris.

GOSSE G. - 1976 - Evapotranspiration et caractéristique d'un gazon en climat équatorial humide.
Ann. Agron. 27, 141-163.

GOSSE G., PERRIER A., ITIER B. - 1977 - Etude de l'évapotranspiration réelle d'une culture de blé dans la bassin parisien.
Ann. Agron. 28, 521-541.

GUY P., BLONDON F., DURAND J. - 1971 - Action de la température et de la durée de l'éclairement sur la croissance et la floraison de deux types éloignés de luzerne cultivée. *Medicago sativa*.
Ann. Amélior. Plantes, 21, 409-422.

HAILEY J.L., EDWARD A.H., WAYNE R.J., Van BAEL C.H.M. - 1973 - Resistance to water flow in *Vigna Sinensis L.* at high rates of transpiration.
Crop Sci. 13, 264-267.

HALL A.E., SCHULZE E.D., LANGE O.L. - 1976 - Current perspectives of steady state stomatal responses to environment.
In : "Water and plant life" Ecological studies n° 19, Lange & al éd.

HALLAIRE M., BALDY Ch. - 1964 - Potentiel matriciel de l'eau dans le sol et tension superficielle.
In : "L'eau et la production végétale" INRA Paris.

HALLAIRE M. - 1964 - Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement.
In : "L'eau et la production végétale" INRA Paris.

HANK R.J., GARDNER H.R., CURY E.E. - 1968 - Evapotranspiration climate relation for several crops in the Central Great plains.
Agron. J. 5, 538-542.

HAY R.K.M., ANDERSON W.P. - 1972 - Characterization of exudation from excised roots of onion *Allium cepa*.
J. Exp. Bot. 23, 577-584.

HEATH O.V.S. - 1949 - The role of starch in the light response of stomata.
New Phytol. 48, 186-211.

- HEATH O.V.S., RUSSEL - 1951 - The Wheatston bridge porometer.
J. Exp. Bot. 2, 111-116.
- HEATH O.V.S. - 1959 - The water relations of stomatal cells and the mechanisms of stomatal movement.
In : "Plant physiology" Steward F.C. éd., Academic press N.Y.
- HEATH O.V.S., MANSFIELD T.A., MAIDNER H. - 1965 - Light induced stomatal opening and the postulated role of glycollic acid.
Nature, 207, 960-962.
- HELLER R. - 1969 - Biologie végétale. II - Nutrition et métabolisme.
Masson éd. Paris.
- HENIN S., FEODOROFF A., GRAS R., MONRIER G. - 1960 - Le profil cultural. Principes de physiques du sol. S.I.A. éd. Paris.
- HIRON R.W., WRIGHT S.T.C. - 1973 - The role of endogenous abscisic acid in the response of plants to stress.
J. Exp. Bot. 24, 769-781.
- HONERT T.H. Van den - 1948 - Water transport in plants as catenary process.
Disc. Faraday. Soc. 3, 146-153.
- HOUSE C.R., FINDLEY N. - 1966 - Water transport in isolated Maize roots.
J. Exp. Bot. 17, 627-640.
- HSIAO T.C. - 1973 - Plant responses to water stress.
Ann. Rev. Plant Physiol. 24, 519-570.
- HUCK M.G., KLEPPER B., TAYLOR M.M. - 1970 - Diurnal variations in root diameter.
Plant Physiol. 45, 529-530.
- HUMBLE G.D., HSIAO T.C. - 1970 - Light dependant influx of potassium of guard cells during stomatal opening and closing.
Plant Physiol. 46, 483-487.
- IBRAHIM M.M. - 1979 - Recherche sur la dynamique et le bilan d'eau d'un écosystème. A pin pignon sur sable dumaire.
Thèse d'état, Université de Montpellier.
- IDS0 S.B., REGINATO R.J., JACKSON R.D., PINTER J.P. - 1981 - Measuring yield-reducing plant water potential. Depression in wheat by infrared thermometry.
Irrig. Sci. 2, 205-212.
- IMPENS I.I., STEWART D.W., ALLEN L.H., LEMON E.R. - 1967 - Diffusive resistances at and transpiration rates from leaves in situ within the vegetative canopy of a corn crop.
Plant Physiol. 42, 99-104.

INOUE E. - 1963 - On the turbulent structure of air flow within crop canopy.

J. Meteor. Soc. Japan, 41, 317-326.

ITIER B., PERRIER A., GOSSE G. - 1978 - présentation d'une étude analytique de l'advection. III - Vérification expérimentale du modèle. Ann. Agron. 29, 209-222.

ITIER B. - 1980 - Une méthode simplifiée pour la mesure du flux de chaleur sensible.

J. Rech. Atmos. 14, 17-34.

ITIER B. - 1982 - Une méthode simple pour la mesure de l'évapotranspiration réelle à l'échelle de la parcelle (sous presse).

ITIER B., KATERJI N.B. - 1982 - Une nouvelle méthode de calcul de la résistance aérodynamique Application sur les mesures de masse et d'énergie (en préparation).

JANES B.E. - 1970 - Effects of carbon dioxide, osmotic potential of nutrient solution and light intensity on transpiration and resistance to flow of water in pepper plants.

Plant Physiol. 45, 95-103.

JARVIS P.G. - 1975 - Water transfer in plants.

In : "Heat and mass transfer in the biosphere" de Vries & Afgan éd. J. Wiley & sons, N.Y.

JENSEN R.D., TAYLOR S.A., WIEBE H.H. - 1961 - Negative transport and resistance to water flow through plants.

Plant Physiol. 36, 633-638.

JONGERIUS A. - 1954 - Exemple d'étude pédologique à grande échelle. Les sols du domaine de la Minière.

Ann. Agron. 6, 961-981.

JORDAN W.R., RITCHIE J. - 1971 - Influence of soil water stress on evaporation, root absorption and internal water status of cotton. Plant Physiol. 48, 783-788.

JURY W.A., TUNNER C.B. - 1975 - Advection modification of the Priestley and Taylor evapotranspiration formula. Agron. J. 67 (6), 840-842.

KANEMASU E.T., TANNER C.B. - 1969 - Stomatal diffusion resistance of snap beans.

a - effect of light

b - the influence of leaf water potential.

Plant Physiol. 44, 1542-1546, 1547-1552.

KATERJI N.B., GOSSE G., PERRIER A., DAUDET F.A. - 1977 - Etude suivie de l'évapotranspiration réelle d'un couvert de blé et de maïs au moyen d'un dispositif automatique B.E.A.R.N.

La météorologie, VIème série, n° 11, 47-53.

KATERJI N.B. - 1977 - Contribution à l'étude de l'évapotranspiration réelle du blé tendre d'hiver. Application à la résistance du couvert en relation avec certains facteurs du milieu.
Thèse Doc. Ing. Université Paris VII.

KATERJI N.B. - 1979 - Etude comparative de la résistance du couvert végétal au transfert de la vapeur d'eau avec le potentiel hydrique des feuilles chez le blé.
Oecol. Plant. 14, 55-60.

KATERJI N., DURAND R., HALLAIRE M., PERRIER A. - 1981 - Modèle de transfert de l'eau dans la plante. Vérification en conditions naturelles.
Note Acad. Sci. série D (sous presse).

KAUFMAN M.R. - 1968 - Evaluation of the pressure chamber technique for estimating plant water potential of forest tree species.
Forest Sci. 14, 369-374.

KORVIN H.C., TAYLOR S.A. - 1969 - The Peltier effect and its use for determining activity of soil water.
Canad. J. Soil Sci. 39, 78-85.

KOSMIN P.L., FILLIPPOU P.L. - 1968 - Use of radar frequencies in non-contact determination of leaf and stem moisture content.
Sov. Pl. Physiol. 15, 152-156.

KOZLOWSKI T.T. - 1964 - Water metabolism in plants.
Biological monographs, Mayer N.Y.

KOZLOWSKI T.T. - Water deficits and plant growth.
Vol. I - Development, control and measurement. 1968.
Vol. II - Plant water consumption and response. 1968.
Vol. III - Plant response and control of water balance. 1968.
Vol. IV - Soil water measurement, plant responses and breeding for drought resistance. 1972.
Vol. V - Water and plant disease. 1976.
Academic press, London.

KRAMER P.J. - 1937 - The relation between rate of transpiration and rate of water absorption in plants.
Am. J. Bot. 24, 10-15.

KRAMER P.J. - 1938 - Root resistance as the cause of the absorption lag.
Am. J. Bot. 25, 110-113.

KRAMER P.J., BULLOCK H.C. - 1966 - Seasonal variations in the proportions of suberized and insubericized roots of trees in relation to the absorption of water.
Am. J. Bot. 53, 200-204.

KRAMER P.J., BIDULPH O., NAKAYAMA F.S. - 1967 - Water absorption, conduction and transpiration.
Agronomy 11, Am. Soc. Agron. 320-336.

KRAMER P.J. - 1969 - Plant and soil water relationships. A modern synthesis.
Ed. McGraw Hill Book company N.Y.

KRAMASELSKY-MAXIMONTA - 1917 - Daily variations in water content of leaves.
Tran. Jard. Bot. Tiflis 19, 1-22 (Russe)

KRIEDEMANN P.E., SMART R.E. - 1971 - Effects of irradiance, temperature and water potential on photosynthesis of vine leaves.
Photosynthetica 5, 6-15.

KÜHN W., SCHÄTZLER P. - 1976 - Non-destructive determination of the biomass of a plot of cereals by gamma radiation.
Z. Pflanzenzachtg 76, 240-249.

LADLOW M.M., WILSON G.L. - 1971a - Photosynthesis of tropical pasture plants. I - Illuminance, carbon dioxide concentration, leaf temperature and leaf air vapour pressure difference.
Aust. J. Biol. Sci. 24, 449-470.

LANG A.R.G., BARRS H.D. - 1965 - An apparatus for measuring water potentials in the xylem of intact plants.
Aust. J. Biol. Sci. 18, 487-497.

LANGE O.L., LÖSCH R., SCHULZE E.D., KAPPEN L. - 1971 - Responses of stomata to changes in humidity.
Planta 100, 78-86.

LEMEE G. - 1955 - Influence de l'alimentation sur l'économie hydrique et la photosynthèse du Cacaoyer.
Agron. Trop. 10, 592-603.

LEMEE G., BOYER J. - 1959 - Regulation comparée du régime hydrique chez deux variétés de Coffea canephara inégalement résistantes à la sécheresse.
Bull. Soc. Fr. Physiol. Vég. 5, 141-142.

LEMEE G., GONZALEZ P. - 1965 - Comparaison des méthodes de mesure du potentiel hydrique dans les feuilles par équilibre osmotique et par équilibre de pression de vapeur d'eau.
In : "Méthodologie de l'écophysiologie végétale" Actes du colloque de Montpellier, UNESCO.

LEMON E.R. - 1965 - The measurement of light distribution of plant community activity using the energy and momentum balance approaches.
In : "Fonctionnement des écosystèmes terrestres au niveau de la production primaire" Actes du colloque de Copenhague, 1968. UNESCO.

LIVINGSTON B.E., BROWN W.H. - 1912 - Relation of the daily march of transpiration to variations in the water content of foliage leaves.
Bot. Gaz. 53, 309-330.

LOFTFIELD J.V.G. - 1921 - The behavior of stomata.
Carnegie Inst. Washington Pub. n° 314.

LOUGUET Ph. - 1974 - Les mécanismes du mouvement des stomates : étude critique des principales théories classiques et modernes et analyse des effets du gaz carbonique sur le mouvement des stomates du Pelargonium X Horton à l'obscurité.
Physiol. Vég. 12, 52-81.

MACKLON A.E.S., WEATHERLEY P.E. - 1965 - Controlled environment studies of the nature and origins of water deficits in plants.
New Phytol. 64, 414-427.

MAKKING R. - 1957 - Examens de la formule Penman.
Neth. J. Agric. Sci. 5, 290-305.

MALDAN H. - 1969 - Stomatal resistance in situ.
In : "Problems of efficiency of photosynthesis".
Int. Phys. Ast. Tartu (Estonie).

MASSIN B. - 1968 - Essai sur l'écologie du lin.
Rapport interne du stage - station de bioclimatologie. INRA.

MAXIMOV N.A. - 1929 - The plant in relation to water. A study of the physiological basis of drought resistance.
Transl. by R.H. Yapp, George Allen and Unwiss. LLd London.

McCAUGHEY J.H. - 1968 - A test of the Penman combination model for potential evapotranspiration.
M.S. Université McMaster, Canada.

McPHERSON H.G., SLATYER R.O. - 1973 - Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum Typhaides*.
Aust. J. Biol. Sci. 26. 329-339.

MEARTENS Cl. 1970 - Influence des conditions du milieu sur l'absorption de l'eau et des éléments minéraux par les systèmes radiculaires de quelques graminées cultivées.
Thèse Doc. Ing. Université Toulouse.

MEARTENS Cl., CABELGUENNE M. - 1974 - Intensité et limite du dessèchement du sol en relation avec l'enracinement de quelques espèces végétales.
C.R. Acad. Sci. série D. 279, 2039-2043.

MEIDNER H., MANSFIELD T.A. - 1968 - Physiology of stomata.
McGraw Hill Ld.

MERIAUX S. - 1964 - Essai d'interprétation des mesures de pression de succion des feuilles.
In : "L'eau et la production végétale" INRA.

MERILL S.D., RAWLINS S.L. - 1972 - Field measurement of soil water potential with thermocouple psychrometers.
Soil Sci. 113, 102-109.

MILBRUN J.A. - 1979 - Water flow in plants.
Longmann éd. London.

MILLAR A.A., HANSEN - 1975 - Exclusion errors in pressure chamber estimates of leaf water potential.
Ann. Bot. 39, 915-920.

MILLER E.C. - 1917 - Daily variation of water and dry matter in the leaves of corn and the sorghums.
J. Agric. Res. 10, 11-46.

MILTHORPE F.L., PENMAN H.L. - 1967 - The diffusive conductivity of the stomata of wheat leaves.
J. Exp. Bot. 18, 422-457.

MONTEITH J.L., OWEN P.C. - 1958 - A thermocouple method for measuring relative humidity in the range 95-100 %.
J. Exp. Bot. 11, 145-168.

MONTEITH J.L. - 1963 - Gas exchange in plant communities.
In : "Environmental control of plant growth", Evans éd. Academix Press N.Y.

MONTEITH J.L. - 1965 - Evaporation and environment. In: "The state and movement of water in living organisms"
Symp. of the soc. for exp. Biol. XIX, 205-234. University Press Cambridge.

MONTEITH J.L. - 1973 - Principles of environmental physics.
Arnold Ed. London.

MORIZET J. - 1978 - Quelques aspects de l'absorption de l'eau par les racines.
La Houille Blanche 3/4, 235-242.

MOURAVIEFF I. - 1958 - Action de la lumière sur la cellule végétale.
Bull. Soc. Bot. Fr. 105, 467-475.

NEUMANN H.H., THURTELL G.W., STEVENSON K.R. - 1974 - In situ measurements of leaf water potential and resistance to water flow in corn, soybean, and sunflower at several transpiration rates.
Can. J. Plant Sci. 54, 175-184.

NEWMAN E.I. - 1969 - Resistance to water flow in soil and plant.
I - Soil resistance in relation to amounts of root. Theoretical estimates.
II - A review of experimental evidence on the rhizosphere resistance.
J. Appl. Ecol. 6, 1-12, 261-272.

NEWMAN E.I. - 1973 - Permeability to water of the roots of fine herba-ceous species.
New Phytol. 72, 547-555.

OGATA B., RICHARD L.A., GARDNER W.R. - 1960 - Transpiration of alfalfa determined from soil water content changes.
Soil Sci. 89, 179-182.

O'TOOLE J.C. - 1975 - Photosynthetic response to water stress in Phaseolus Vulgaris.
Ph. D. Cornell University, N.Y. State.

PARCEVAUX S. de - 1963 - Transpiration végétale et production de matière sèche. Essai d'interprétation en fonction des facteurs du milieu.
Ann. Agron. 5, 655-742.

PARCEVAUX S. de, CATSKY J. - 1970 - Méthodes et techniques de mesure des surfaces foliaires.
In "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère" INRA

PARCEVAUX S. de - 1972 - Contribution à l'étude des échanges gazeux au niveau des feuilles. Rôle des résistances ou longueurs de diffusion en écophysiologie.
Thèse Doc. d'état, Université d'Orsay.

PARKASH O. - 1976 - Water potential gradients and resistance in a soil plant system as affected by soil water potentials.
Ph. D. University of Illinois.

PASSIOURA J.B. - 1980 - The transport of water from soil to shoot in wheat seedlings.
J. Exp. Bot. 31, 333-345.

PEEL A.J. - 1965 - On the conductivity of the xylem in trees.
Ann. Bot. 29, 119-130.

PENMAN H.L. - 1948 - Natural evaporation from open water base soil and grass.
Proc. Roy. Soc. London, 193, 120-145.

PENMAN H.L., SCHOFIELD R.K. - 1951 - Some physical aspects of assimilation and transpiration.
Symp. Soc. Exp. Biol. 5, 115-129.

PENMAN H.L. - 1963 - Vegetation and hydrology.
Tech. Com. 53, Commonwealth bureau of soils Harpenden, England.

PERRIER A., SEGUIN B. - 1970 - Méthodes et techniques de détermination des coefficients de transfert et des flux dans l'air.
In : "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère" INRA Paris

PERRIER A. - 1975 - Etude de l'évapotranspiration dans les conditions naturelles.

I - Evaporation et bilan d'énergie des surfaces naturelles.
II - Expression et paramètres donnant l'évapotranspiration réelle d'une surface mince.
III - Evapotranspiration réelle et potentielle des couverts végétaux.
Ann. Agron. 26, 1-18, 105-123, 229-243.

PERRIER A., ITIER B., BERTOLINI J.M., BLANCO DE PABLOS A. - 1975 - Mesure automatique du bilan d'énergie d'une culture - exemple d'application.
Ann. Agron. 26, 19-40.

PERRIER A., ITIER B., BERTOLINI J.M., KATERJI N.B. - 1976 - A new device for continuous recording of the energy balance of natural surfaces.
Agric. Meteorol. 16, 71-84.

PERRIER A. - 1976 - Etude et modélisation des échanges de masse et d'énergie au niveau des couverts végétaux.
Thèse d'état, Université de Paris VI.

PERRIER A., KATERJI N., GOSSE G., ITIER B. - 1980 - Etude in situ de l'évapotranspiration réelle d'une culture de blé.
Agric. Meteorol. 21, 295-311.

PRIESTLEY C.H.B. - 1959 - Turbulent transfer in the lower atmosphere.
University Chicago press

PRIESTLEY C.H.B., TAYLOR R.J. - 1972 - On the assessment of surface heat flux and evaporation using large scale parameters.
Monthly Weather Review 100, 81-92.

RASCHKE K. - 1965 - Suitability and construction of recording porometers of studies in stomatal physiology.
Planta 66, 113-120, 67, 225-241.

RASCHKE K. - 1970 - Stomatal response to pressure changes and interruptions in the water supply of detached leaves of Zea Mays.
Plant. Physiol. 45, 515-523.

RAUNER J.V.L. - 1976 - in : "Vegetation and the atmosphere" Vol. II : Deciduous forests. Monteith éd. Academic press London.

RAWLINS S.L. - 1963 - Resistance to water flow in the transpiration stream.
Com. Agric. Exp. St. Bull. 664, 69-85.

REGEHR D.L., BAZZAZ F.A., BOGESS W.R. - 1975 - Photosynthesis, transpiration and leaf conductance of Populus Deltardes in relation to flooding and drought.
Photosynthetica 9. 52-61.

R.G.E. - 1967b - Evapotranspiration from a paddy field.
J. Agric. Meteorol. Tokyo, 22. 149-158.

RHAÏEM H. - 1969 - Contribution méthodologique à la mesure du potentiel hydrique dans les organes végétaux et dans le sol.
Thèse 3ème cycle, Université Orsay.

RIJTEMA P.E. - 1965 - An analysis of actual evapotranspiration.
Agr. Res. Rapp. 659, Center of agric. Public. Wageningen.

RIPLEY G.A., REDMANN R.E - 1976 - Grassland.
in : "Vegetation and the atmosphere" vol. II. Monteith éd.
Academic press London.

RITCHIE J.T. - 1971 - Dryland evaporative flux in a subhumid climate.
Agron. J. 63, 51-55.

RITCHIE G.A., HINCKLEY T.H. - 1975 - The pressure chamber as an instrument for ecological research.
Adv. in ecol. res. 9, 165-254.

ROSE C.W. - 1966 - Agricultural physics.
Pergamon press, Oxford.

ROSENBERG N.J. - 1974 - Microclimate. The biological environment.
Ed. John Wiley sons, N.Y.

ROY J. - 1980 - Comportement photosynthétique et hydrique de la feuille chez *Dactylis glomerata*. Adaptation phénotypique et génotypique à la sécheresse.
Thèse 3ème cycle, Université Montpellier.

ROWSE H.R., GOODMAN D. - 1981 - Axial resistance to water movement in broad bean (*Vicia Fuba*) roots.
J. Exp. Bot. 128, 591-598.

SAITO T. - 1962 - On estimation of transpiration and eddy transfer coefficient within plant communities by energy balance method.
J. Agric. Meteorol. 17, 101-105.

SAUGIER B. - 1974 - Transports de CO₂ et de vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère interaction du microclimat avec le comportement physiologique de plantes prairiales.
Thèse Doc. Etat. Université Montpellier.

SCHOCH P.G. - 1972 - Variation de la densité stomatique du *Cupsicum annum* L. en fonction du rayonnement global.
C.R. Acad. Sci. série D, 274, 2496-2498.

SCHOLANDER P.F., HAMMEL H.T., BRADSTREET E.D., HEMMINGSEN E.A. - 1965 - A - Sap pressure in vascular plants.
Sci. N.Y. 148, 339-346.
B - Sap pressure in plants.
Sci. N.Y. 149, 920-922.

SCHOLANDER P.F., BRADSTREET E.D., HAMMEL H.T., HEMMINGSEN E.A. - 1966 - Sap concentration in halophytes and some other plants.
Plant. physiol. 41, 529-532.

SCHULZE E.D., LANGE O.L., BUSCHOHOM U., KAPPEN L., EVENARI M. - 1972 - Stomatal responses to changes in humidity in plants growing in the desert.
Planta 108, 259-270.

SECK M., PERRIER A. - 1970 - Description d'un psychromètre à thermocouples, son application à la mesure des gradients d'humidité.
In : "Techniques d'étude des facteurs physiques de la biosphère"
INRA Paris.

SEGUIN B. - 1977 - Estimation de l'E.T.P. en climat méditerranéen du Sud-Est de la France.
La Météorologie VIème série. 11, 33-40.

SHARDAKOV V.S. - 1953 - Régime hydrique du cotonnier et détermination du moment optimal d'irrigation. (en russe).
Mém. Acad. Sci. Républic. Uzbekistan Taschkant.

SHEEHY J.E., WOODWARD F.I., JONES M.B., WINDRAM A. - 1979 - Microclimate photosynthesis and growth of Lucerne.
I - Microclimate and photosynthesis.
Ann. Bot. 44, 693-707.

SLATYER R.O., McILROY I.C. - 1961 - Evaporation and the principle of its measurement.
In : "Practical micrometeorology" C.S.I.R.O. (Australia) U.N.E.S.C.O.

SLATYER R.O. - 1967 - Plant water relationships.
Academic Press N.Y.

SLAVIK B. - 1974 - Methods of studying plant water relations.
Ecological studies 9, Academy of science Prague.

SPANNER D.S. - 1951 - The Peltier effect and its use in the measurement of suction pressure.
J. Exp. Bot. 11, 145-168.

SQUIRE G.R. - 1979 - The response of stomata of Pearl Millet to atmospheric humidity.
J. Exp. Bot. 30, 925-933.

STALFELT M.G. - 1932 - Der Stomatäre regalatar in der pflanzlichen Transpiration.
Planta. 17, 22-85.

STOCKER O. - 1959 - Les effets morphologiques et physiologiques du manque d'eau sur les plantes.
In : "Echanges hydriques en milieu aride ou semi-aride" Actes du colloque de Madrid. UNESCO, 1961.

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 Phytol. 70, 547-554.

SZEICZ G., Van BAVEL C.H.M., TAKAMI S. - 1973 - Stomatal factor in the water use and dry matter production by sorghum.
Agric. Meteor. 12, 361-389.

- TANTON T.W., CROWDY S.H. - 1972 - Water pathways in higher plants.
 II - Water pathways in roots.
J. exp. Bot. 23, 600-618.
- TANNER C.B., PELTON W.L. - 1960 - Potential evapotranspiration estimates by the approximate energy balance method of Penman.
J. Geophys. Res. 65, 3391-3413.
- TANNER C.B. - 1960 - Energy balance approach to evapotranspiration from crops.
Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 24, 1-9.
- TANNER C.B. - 1963 - Energy relation in plant communities.
 In : "Environmental control of plant growth" Academic press N.Y.
- TAYLOR R.J. - 1956 - Some measurements of heat flux at large negative Richardson numbers.
Quart. J. Roy. Meteorol. Soc. 82, 89-91.
- THOM A.S. - 1971 - Momentum absorption by vegetation.
Quart. J. Roy. Meteorol. Soc. 414-428.
- TINKLIN R., WEATHERLEY P.E. - 1960 - On the relationship between transpiration rate and leaf water potential.
New Phytol. 65, 509-517.
- TURNER N.C. - 1969 - Stomatal resistance to transpiration in three controlling canopies.
Crop Sci. 9, 303-307.
- TURNER N.C. - 1970 - Illumination and stomatal resistance to transpiration in three field crops.
 In : "Réponse des plantes aux facteurs climatiques" Actes du colloque d'Uppsala, UNESCO.
- TYREE M.T. - 1969 - The thermodynamics of short-distance translocation in plants.
J. Exp. Bot. 20, 341-349.
- TYREE M.T., CRUIZIAT P., BENIS M., LOGULLO M.A., SALLEO S. - 1981 - The kinetics of rehydration of detached sunflower leaves from different initial water deficits.
Plant, Cell and environment 4, 309-317.
- UCHIJIMA Z. - 1962 - Studies of the microclimate within the plant communities.
J. Agric. Meteorol. 18, 1-10, 58-65.
- VALANCOGNE Ch. DAUDET F.A. - 1974 - Adaptation de la technique micro-psychrométrique à l'enregistrement du potentiel hydrique dans le sol en place : problèmes posés par la température.
Ann. Agron. 25, 733-751.

VALANCOGNE Ch., DAUDET F.A. - 1977 - Etude in situ du potentiel hydrique sous une culture de Maïs à l'aide d'un système automatique de mesure à micropsychromètre à effet Peltier.

Ann. Agron. 28, 137-157.

Van BAVEL C.H.M. - 1967 - Changes in canopy resistance to water loss from Alfalfa induced by soil water depletion.
Agric. Meteorol. 4, 165-176.

Van BAVEL C.H.M. - 1974 - Soil water potential and plant behaviour : a case modeling study with sunflowers.
Oecol. Plant. 9, 89-109.

VARTANIAN N., VIEIRA DA SILVA J.B. - 1968 - Evolution du potentiel hydrique dans la plante en relation avec le potentiel du sol et l'humidité atmosphérique.
C.R. Acad. Sci. série D, 266, 2341-2344.

VERNET A., CHAUSSAT R. - 1961 - Dynamique radiculaire et alimentaire en eau des végétations.
Ann. Agron. 12, 157-168.

WALLIHAM E.F. - 1964 - Modification and use of an electric hygrometer for estimating relative stomatal aperture.
Plant Physiol. 39, 86-90.

WATSON D.J. - 1952 - The physiological basis of variation in yield.
Adv. Agron. 4, 101-145.

WEATHERLEY P.E. - 1963 - The pathway of water movement across the root cortex and leaf mesophyll of transpiring plants.
in : "The water relation of plants" Rutter and Whitehead éd. London.

WEATHERLEY P.E. - 1965 - A porometer for use in the field.
The new phytol. 66, 376-387.

WEEB E.R. - 1965 - Aerial microclimate.
Meteorological monographs Amer. Soc. 6, 27-38.

WEST D.W., GUFF D.F. - 1971 - An error in the calibration of xylem water potential against leaf water potential.
J. Exp. Bot. 22, 342-346.

WILSON C., BOGGERS W.R., KRAMER P.J. - 1953 (Cité par Cruiziat 1972)
Diurnal fluctuations in the moisture content of some herbaceous plants.
Am. J. Bot. 40.

ZELITCH I. - 1963 - The control and mechanism of stomatal movement.
In : "Stomata and water relation in plants", Comm. Agr. exper. Stat.
New Haven Bull 664, 18-42.

ANNEXE 1

La résistance aérodynamique ra

A l'échelle d'un couvert végétal, cette résistance représente l'obstacle rencontré par les flux convectifs ϕ_1 , ϕ_s (INOUE 1963, LEMON 1965) au cours de leurs transferts entre la hauteur du couvert Z_h et la hauteur de référence Z_r choisie, pour mesurer les grandeurs climatiques. PERRIER 1976 suggère que Z_r doit être entre 3 et 5 m au dessus de la végétation.

La résistance ra peut être obtenue à partir de l'hypothèse du profil logarithmique du vent, valable pour une surface rugueuse plongée dans un écoulement turbulent :

$$UZ = \frac{U^*}{k} \cdot \log \frac{Z}{Z_o} \quad (1)$$

avec :

U = Vitesse du vent au niveau Z

U^* = vitesse de frottement

k = constante de VON KARMAN (0,4)

z_o = paramètre de rugosité

Lorsque le sol est couvert d'une végétation dense, tout se passe comme si le niveau du sol était déplacé d'une hauteur appelée hauteur de déplacement "d" (UCHIJIMA 1962, TANNER 1963, MONTEITH 1963). Ainsi l'expression précédente devient alors :

$$UZ = \frac{U^*}{k} \cdot \log \frac{Z_d}{Z_o} \quad (2)$$

Compte tenu des hypothèses précédentes, il est possible de calculer ra (MONTEITH 1963, PERRIER 1975) entre les niveaux Z_h et Z_r en intégrant entre ces deux niveaux l'inverse de la diffusivité soit :

$$ra = \log \frac{Z_r-d}{Z_h-d} / kU^* \quad (3)$$

d est donné numériquement à partir des formules empiriques en

fonction de Zh

$$\text{d'après THOM (1971)} \quad d = 0,75 \text{ Zh} \quad (4)$$

La relation (3) montre bien la grande variation de cette résistance qui devient très faible pour des cultures de haute taille.

Il faut noter que les relations précédentes sont uniquement valables dans le cas de conditions adiabatiques de l'atmosphère, c'est-à-dire lorsqu'il n'y a pas de stratification thermique entraînant des mouvements d'air dus à des différences de densité, et donc pas d'échanges de chaleur entre couches voisines (SAUGIER 1974). En réalité ces conditions ne se réalisent que rarement seulement au moment du lever et du coucher du soleil. Généralement pendant la journée on observe un gradient vertical de température qui introduit des différences de densité de l'air entraînant des convections thermiques qui renforcent la turbulence. Il est donc nécessaire d'introduire des corrections dues à cette stratification thermique (TAYLOR 1956, PRIESTLEY 1959).

ITIER (1980) à partir d'une étude sur le flux de chaleur sensible en régime d'instabilité thermique trouve une formulation qui tient compte des conditions particulières de ce régime et dans laquelle ra est exprimée par la relation suivante (ITIER et KATERJI 1982)

$$ra^{-1} = \frac{K^2}{\log^2 \left[\frac{Zr-d}{Zh-d} \right]} \left[\Delta U + 6,5 \left(\frac{g}{To} \sqrt{(Zr-d)(Zh-d)} \cdot \log \left[\frac{Zr-d}{Zh-d} \right] \right)^{3/4} \frac{(\Delta \theta)^{3/4}}{\sqrt{\Delta U}} \right] \quad (5)$$

avec ΔT , ΔU = Gradients de température et de vent entre Zr , Zh

g = Accélérateur de pesanteur

To = Température de l'air en K°

Si l'on fait maintenant l'approximation que :

$$Zr - d = 3m$$

et en remplaçant $Zh - d$ par sa valeur tirée de la relation (4) soit :

$$h - d = \frac{h}{4}$$

on peut alors déduire ra de la relation suivante :

$$ra^{-1} = \frac{0.16}{\log^2 \left[\frac{12}{h} \right]} \left[\Delta U + 6,5 \left(\frac{g}{To} \cdot \sqrt{\frac{3}{4} h} \cdot \log \frac{12}{h} \right)^{3/4} \cdot \frac{(\Delta \theta)^{3/4}}{\sqrt{\Delta U}} \right]$$

1 - Pratique de la mesure

Du point de vue pratique, il est difficile de mesurer ΔT entre h et 3 m, la mesure réelle se fait entre $h + 10$ cm et 3 m. Ainsi la relation (5) doit être corrigée pour tenir compte de cette modification. La correction se fait si l'on considère le profil de température au dessus de la végétation comme quasi logarithmique on peut écrire par analogie avec la relation (1)

$$\frac{\{\Delta\theta\}_h^3}{\{\Delta\theta\}_{h+10\text{ cm}}^3} = \frac{\log 3/(h/4)}{\log 3/(\frac{h}{4} + 0.1)}$$

Si l'on prend le cas moyen d'une luzerne ($h = 40$ cm), on obtient :

$$\{\Delta\theta\}_h^3 = 1,25 \{\Delta\theta\}_{h+10\text{ cm}}^3$$

Or plus il est possible du point de vue pratique, de simplifier la relation précédente, en remplaçant le gradient ΔU par une mesure simple de vitesse du vent à 3 m au dessus de la végétation ; ceci est possible si l'on considère le profil du vent au dessus de la végétation comme quasi logarithmique puisque l'on peut alors écrire :

$$\frac{\Delta U}{U(3\text{m})} = \frac{\log 12/h}{\log 3/Z_0}$$

Z_0 étant le paramètre de rugosité de la luzerne

Si l'on prend le cas moyen d'une luzerne

$$h = 40 \text{ cm}, Z_0 = 0,04 \text{ m (ITIER 1978)}$$

on obtient :

$$\Delta U = 0,8 U(3\text{m})$$

Compte tenu de ces corrections, la relation finale pour calculer ~~ra dépend~~ :

$$ra^{-1} = \frac{0,16}{\log^2 \left(\frac{12}{h} \right)} \left[0,8 U(3\text{m}) + 6,5 \left(\frac{g}{T_0} \sqrt{\frac{3h}{4}} \log \frac{12}{h} \right)^{3/4} \frac{\left[\frac{-5}{4} \Delta\theta \right]^{3/4}}{\sqrt{0,8 U(3\text{m})}} \right] \quad (6)$$

relation qui ne dépend que de la hauteur h , de la vitesse du vent à 3 m, et du gradient $\Delta\theta$ entre $h + 10$ cm et 3 m.

Sur le tableau (20) on a présenté les valeurs obtenues de ra en fonction du vent et du gradient de température pour trois stades de croissance de la luzerne.

On constate que ra diminue en général en fonction de la croissance du couvert. Néanmoins et pour un stade de croissance donné elle dépend :

- De la vitesse du vent, en effet plus la vitesse du vent augmente plus ra prend des valeurs faibles
- Du gradient $\Delta\theta$, plus le gradient $\Delta\theta$ est grand plus ra est faible.

Toutefois et lorsque la vitesse du vent est supérieure à 3m/s, la variation de ra en fonction des gradients thermiques devient assez faible.

2 - Dispositif expérimental utilisé pour mesurer les paramètres climatiques

Plusieurs capteurs ont été installés sur la parcelle expérimentale pour collecter les mesures nécessaires au calcul des paramètres climatiques. Il s'agit notamment :

- d'un anémomètre (Type Casella) placé sur un mât à 3 m au dessus de la végétation assurant ainsi la mesure de la vitesse du vent.
- d'un montage de thermocouples permettant d'obtenir le gradient $\Delta\theta$ entre les niveaux $h + 10$ cm et 3 m au dessus de la végétation. Le montage permet aussi d'obtenir directement la valeur absolue de la température T_a à 3 m grâce à un thermomètre à résistance enterré à 1 m dans le sol.
- d'un psychromètre d'un modèle décrit par (SEEK et PERRIER 1970) fixé sur un mât à 3 m au dessus de la végétation et dont le montage permet d'obtenir le gradient $T_a - T_h$. Ce gradient, en utilisant la formule psychrométrique, permet de calculer le déficit hydrique de l'air $T_a - T_r$.

Tous les capteurs précédents étaient branchés sur une acquisition de données qui gère l'ensemble des capteurs, effectue les mesures toutes les deux minutes, et imprime les résultats chaque quart d'heure.

TABLEAU 20

Evolution du ra en fonction de la vitesse du vent mesurée à 3 m au dessus de la végétation et du gradient thermique ($\Delta\theta$) entre $h + 10$ cm et 3 m pour trois hauteurs différentes (h) de la luzerne.

h (hauteur végétation)	20 cm				40 cm				60 cm			
	U (3m)	$\Delta\theta$			0	0.5	1°	2°C	0	0.5°	1°	2°C
1	131	77	60	44	90	50	39	28	70	38	29	21
2	65	52	46	38	45	35	31	25	35	27	23	19
3	44	38	36	32	30	26	24	21	23	20	18	16
4	33	30	29	26	23	21	19	18	18	16	15	14
5	26	25	24	22	18	17	16	15	14	13	12	12
6	22	21	20	19	15	14	14	13	12	11	11	10

R E S U M E

Le mémoire présenté analyse le transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère à l'échelle d'un couvert de luzerne en milieu naturel. Les principaux thèmes de recherche qui découlent de cette analyse se trouvent souvent traités en quatre parties.

- Dans la première partie, après une description du milieu étudié, nous présentons le dispositif expérimental utilisé pour contrôler les paramètres nécessaires à l'étude.

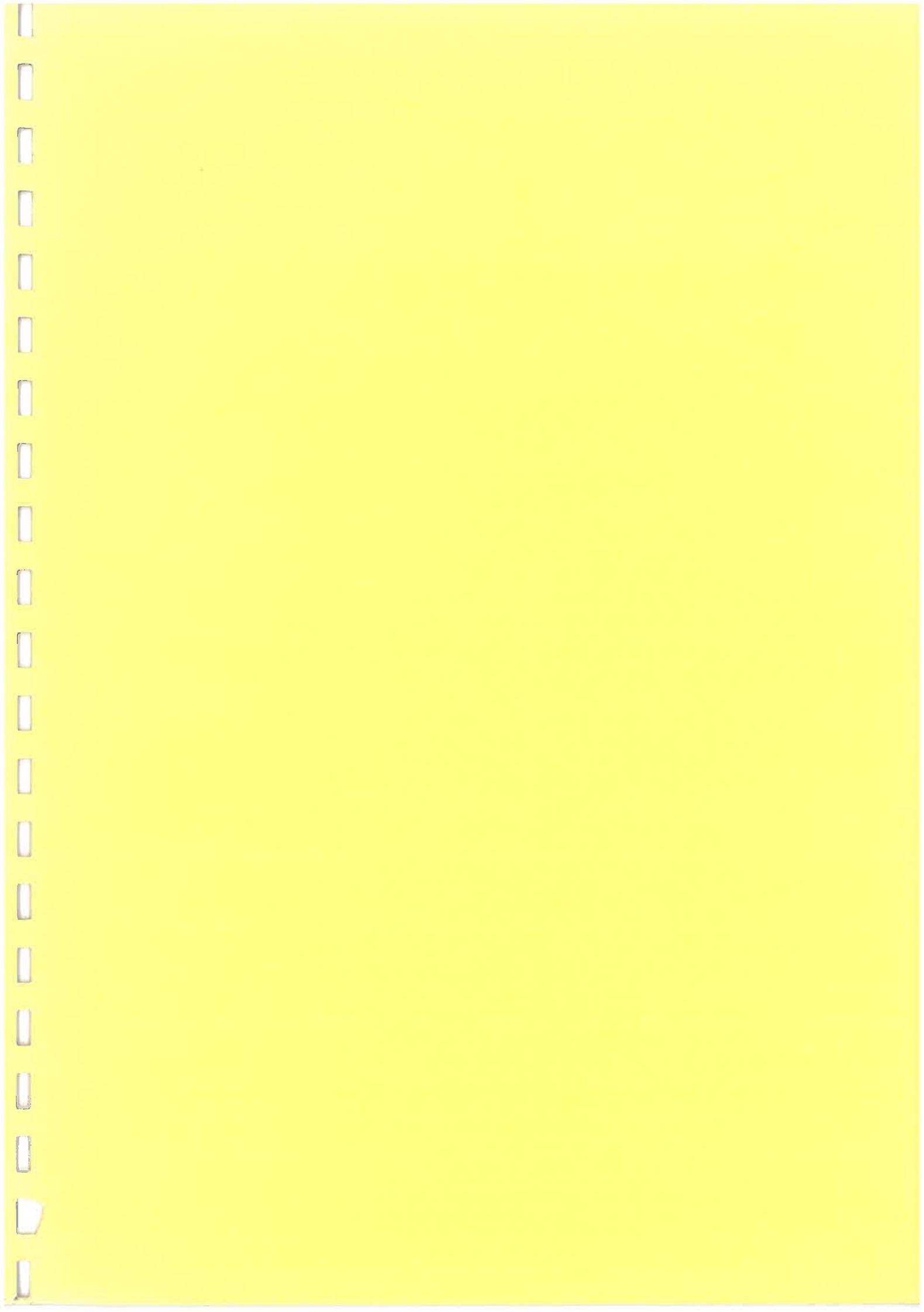
- La deuxième partie est consacrée à l'analyse du transfert d'eau à travers la plante. Tout d'abord, nous envisageons une analyse simple en flux conservatif et nous soulignons grâce à la vérification expérimentale les limites d'application de cette approche, puis nous abordons le transfert hydrique en flux non conservatif à travers la description et la vérification d'un modèle dynamique qui prend en considération le rôle des compartiments de stockage de l'eau dans la plante et la façon dont cette eau est libérée et récupérée au cours de la journée.

- La troisième partie est consacrée à l'étude du transfert hydrique en phase vapeur, nous décrivons d'abord les méthodes qui permettent d'obtenir la résistance stomatique globale du couvert, puis nous analysons et interprétons cette résistance en tenant compte des liaisons possibles entre le transfert d'eau en phase liquide et le transfert d'eau en phase gazeuse. Ceci nous amène à proposer un schéma général du transfert d'eau dans le système sol-plante-atmosphère qui permet d'interpréter le rôle particulier des réserves en eau de la plante sur la résistance globale du couvert) en présence et en l'absence d'un stress hydrique.

- Dans la quatrième partie, à travers une étude analytique de l'évapotranspiration qui s'appuie sur les relations trouvées dans les études précédentes, nous essayons de dégager des approches pratiques au niveau de l'estimation de l'évapotranspiration.

Enfin dans une conclusion générale, nous insistons sur les perspectives de recherches qui découlent de nos résultats ainsi que les applications possibles dans le domaine agronomique.

Les mots clés: Bilan de l'eau - Conductance hydrique - Couvert végétal -
Evapotranspiration réelle - Luzerne - Potentiel hydrique -
Réservoir plante - Résistance du couvert - Résistance
stomatique - Teneur en eau - Transfert de l'eau -



MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

I. M. R. A.

Station de Bioclimatologie

I.R. 21 - Dammarie-Saint-Paul

77300 VILLENTRE - FRANCE

.22666

.B/M/U

.Katerji, N.B.

.Universite Paris-7 (FRA)

.These (Doctorat es sciences naturelles)

.Etude et modelisation des transferts hydriques dans le systeme
.sol-plante-atmosphere. (2 vol.).

.1982/06/15

.Universite Paris-7:Paris (FRA)

.198 p.

.FRB

.BC LUS-F/15ab

.BILAN HYDRIQUE; COUVERT VEGETAL; EVAPOTRANSPIRATION; LUZERNE; RESISTANCE

.STOMATIQUE; RELATION SOL PLANT ATMOSPHERE; MODELISATION; MEDICAGO SATIVA;

.LEGUMINEUSE; PLANTE FOURRAGERE;

4ÈME PARTIE : FIGURES

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Station de Bioclimatologie
B.P. 91 - Domaine Saint-Paul
84140 MONTFAVET - FRANCE

THESE

de

DOCTORAT D'ETAT ES SCIENCES NATURELLES

PRESENTEE A L'UNIVERSITE PARIS VII

par

NADER BASSIL KATERJI

pour obtenir le grade de DOCTEUR ES SCIENCES

ETUDE ET MODELISATION DES TRANSFERTS HYDRIQUES DANS LE SYSTEME

SOL- PLANTE-ATMOSPHERE

(FIGURES)

soutenue le 15 juin 1982 devant la commission d'examen :

M M. HELLER

LOUGUET

PERRIER

SAUGIER

VIEIRA DA SILVA

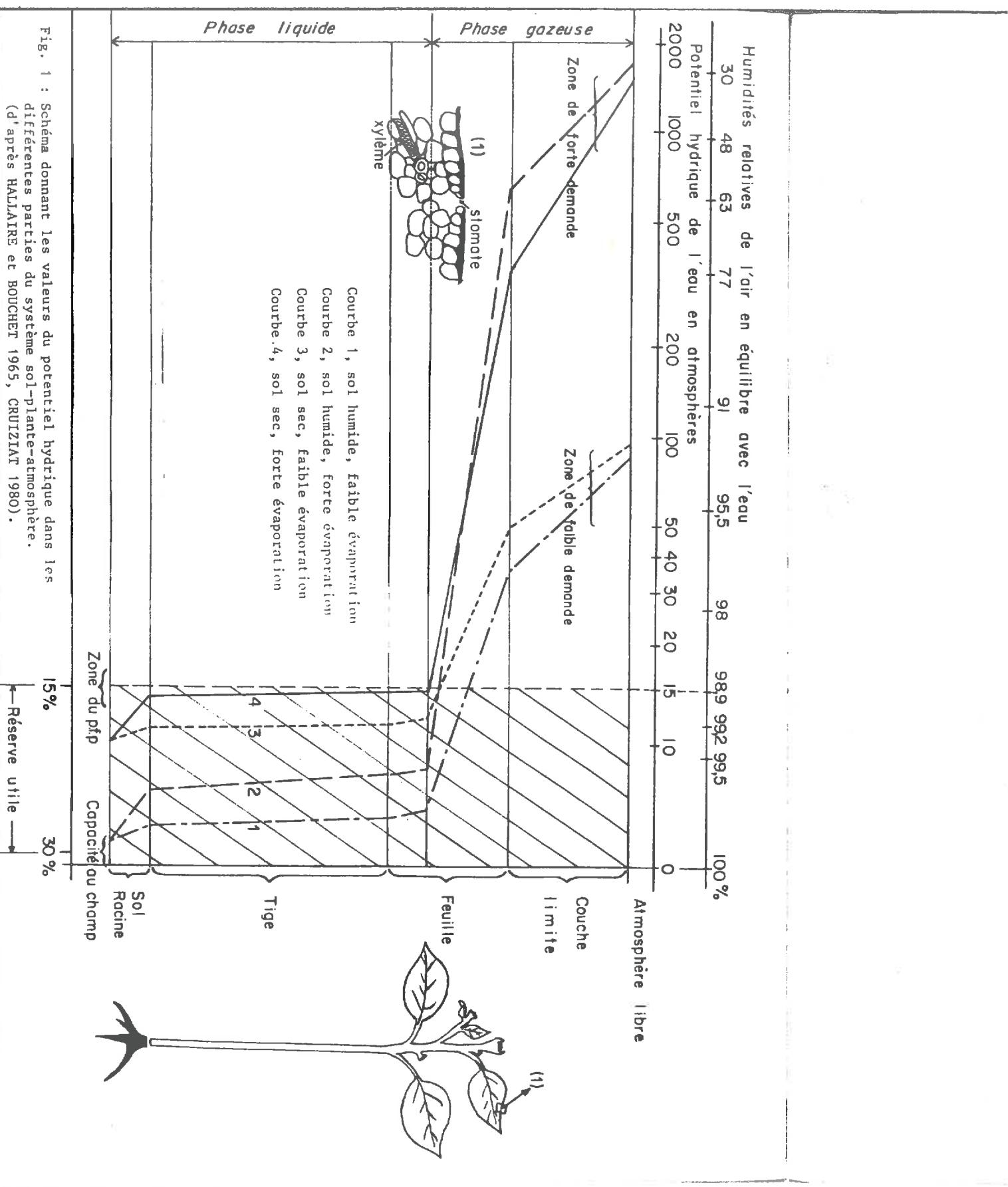


Fig. 1 : Schéma donnant les valeurs du potentiel hydrique dans les différentes parties du système sol-plante-atmosphère.
(d'après HALLAIRE et BOUCHET 1965, CRUZIAT 1980).

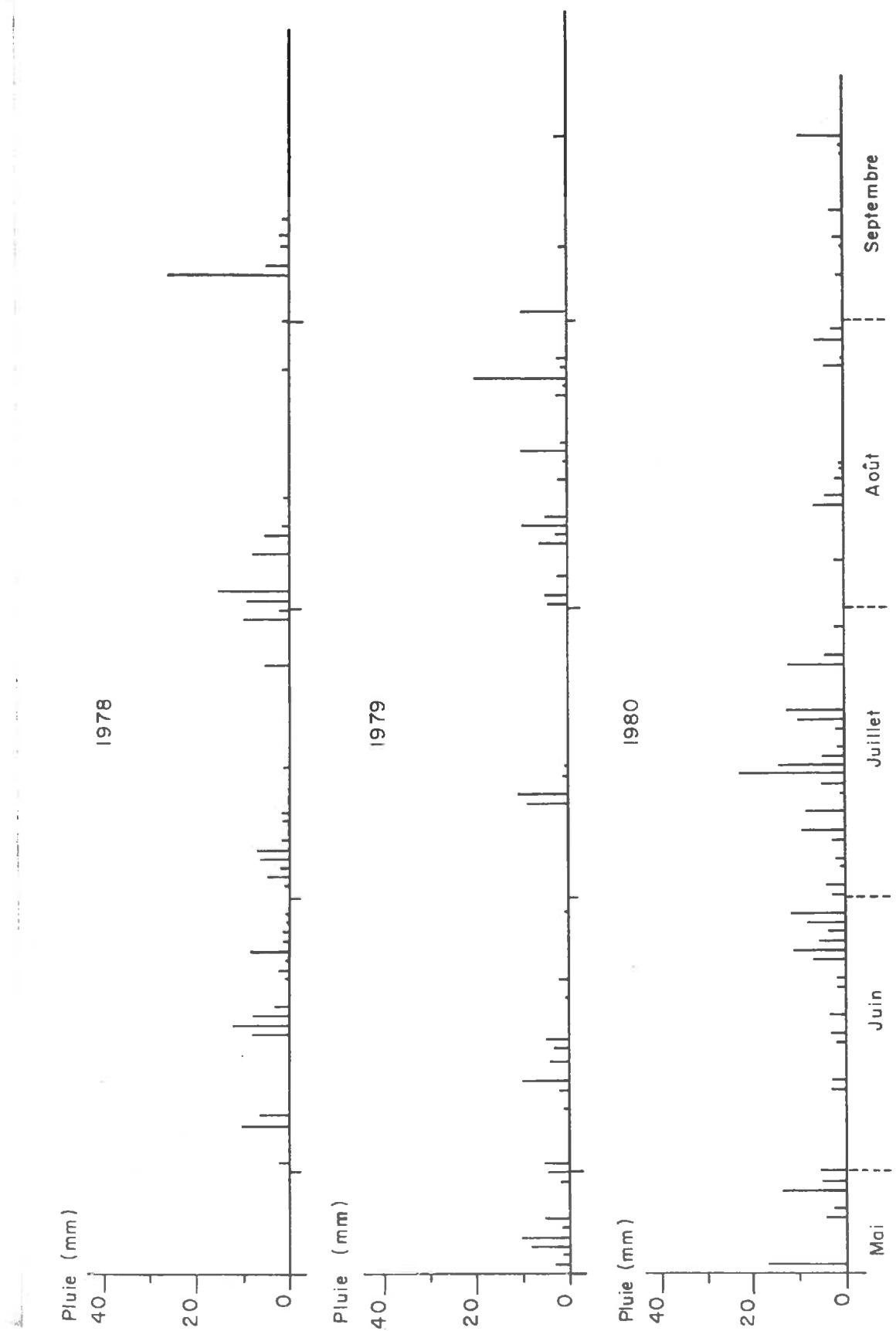


Fig. 2 : Régime des précipitations à La Minière en 1978, 1979, et 1980.

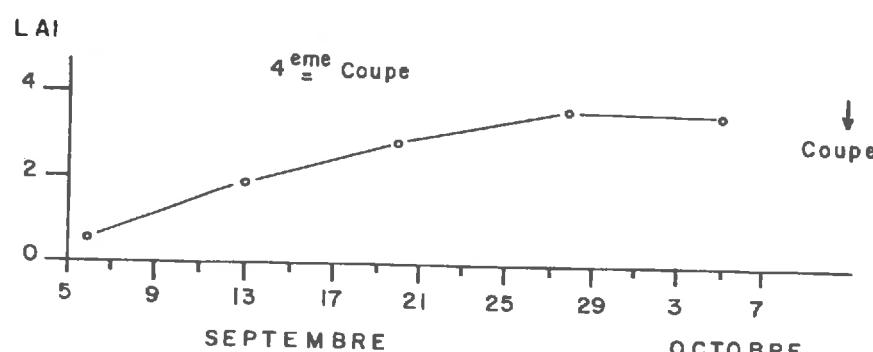
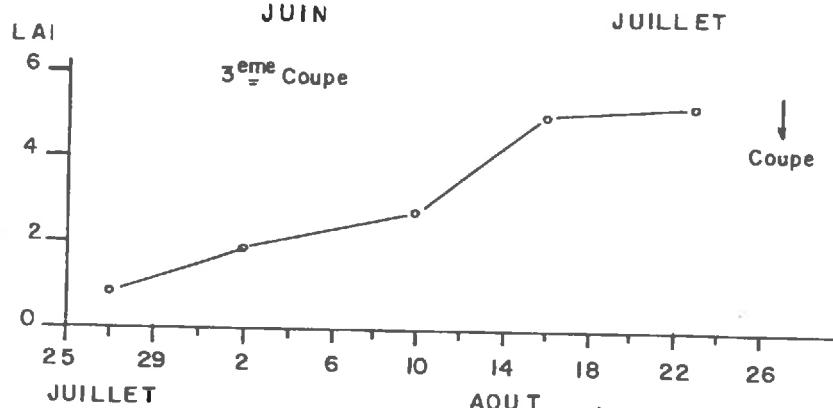
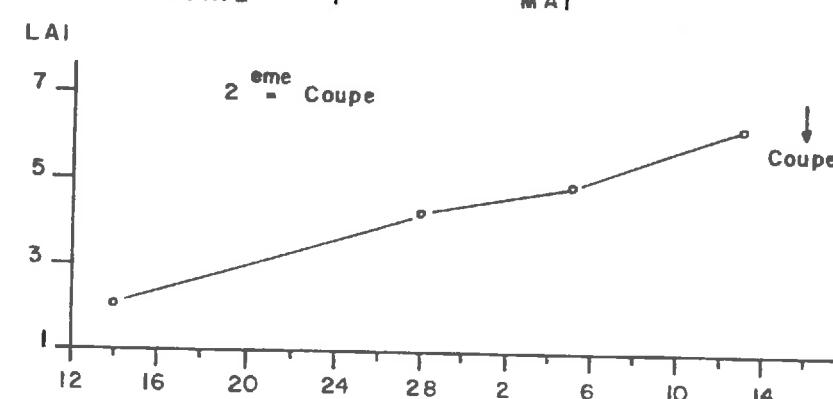
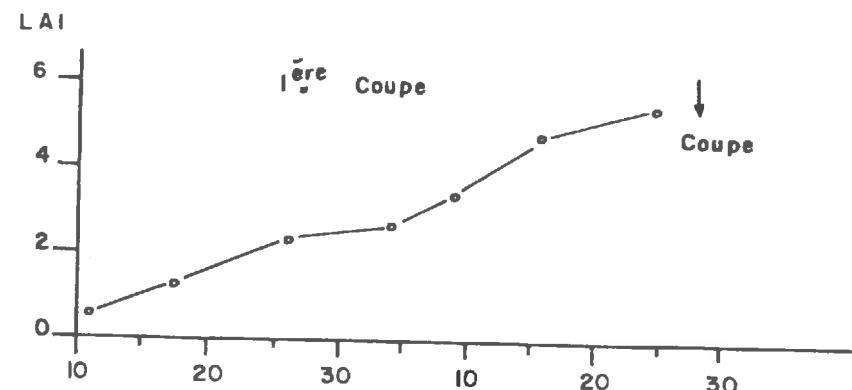


Fig. 3 : Evolution de l'indice foliaire (LAI) mesuré sur différentes coupes de Luzerne au cours de l'année 1979.

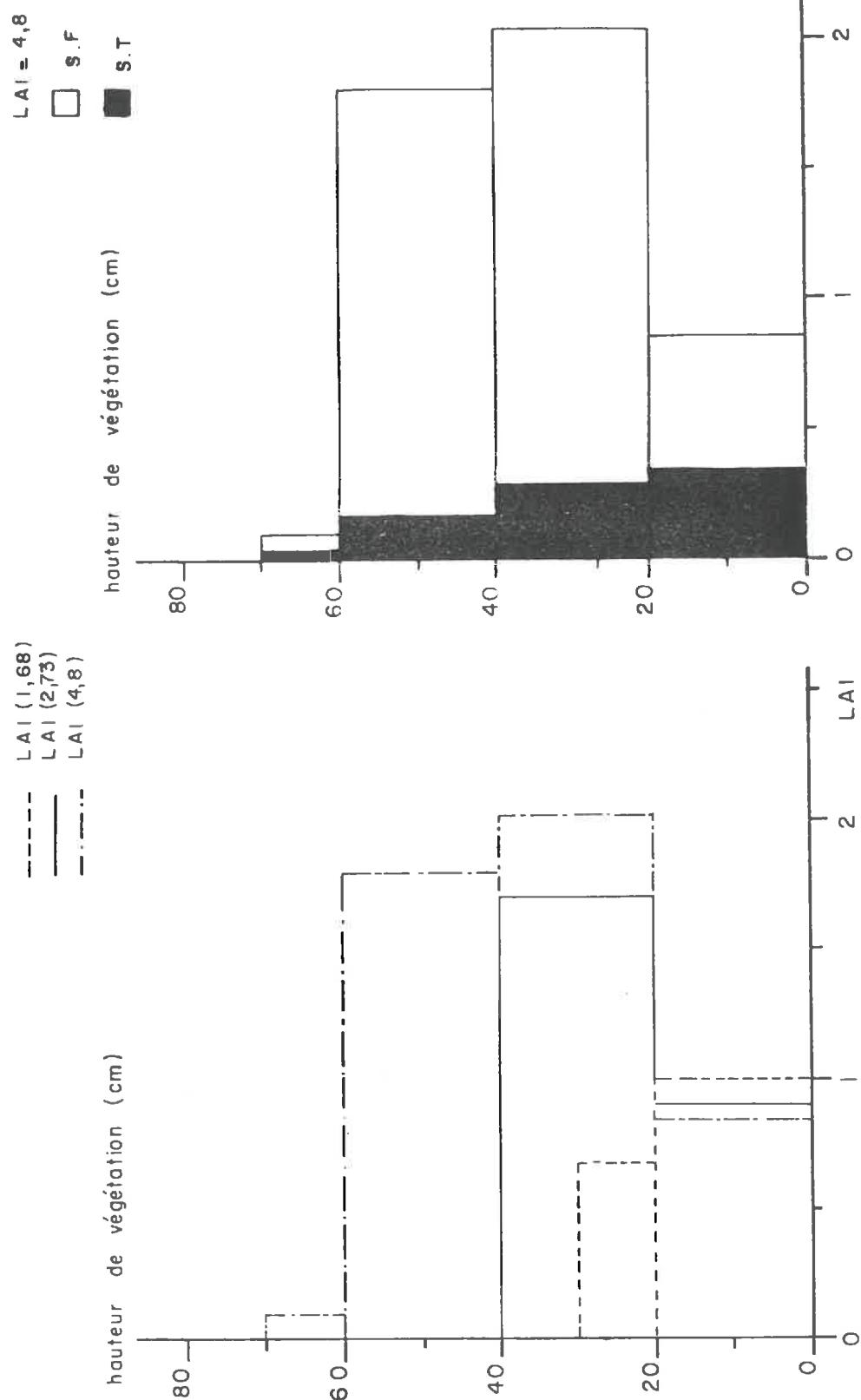
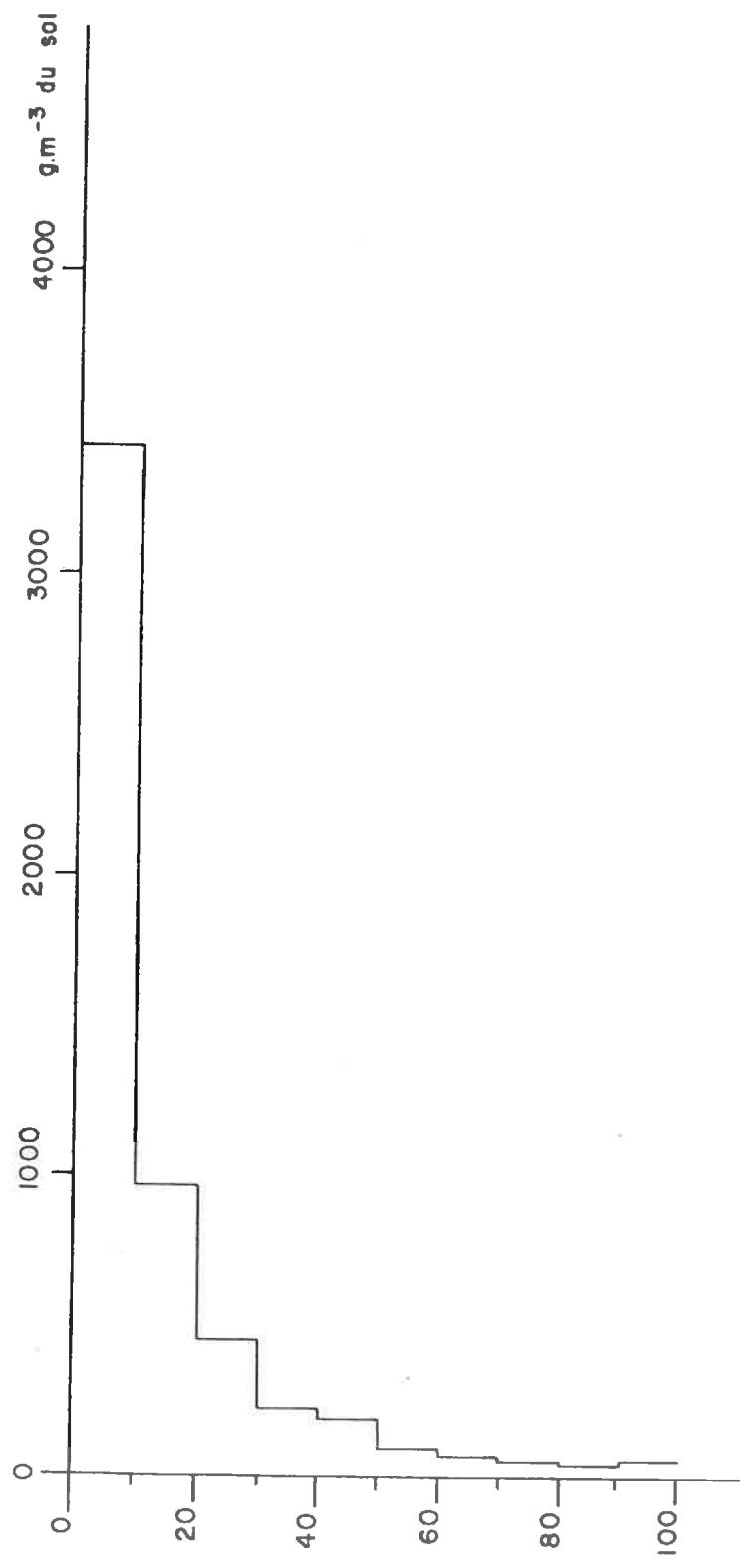


Fig. 4,a : Répartition en fonction de la hauteur de l'indice foliaire d'une culture de Luzerne pour différentes valeurs du LAI total.

Fig. 4,b : Répartition de la surface des tiges (S.T) et des feuilles (S.F) d'un couvert de Luzerne bien développé (LAI = 4,8).

Fig. 4,b : Répartition de la surface des tiges (S.T) et des feuilles (S.F) d'un couvert de Luzerne bien développé (LAI = 4,8).

cm de profondeur



Luzerne

Fig. 5 : Répartition de la masse racinaire en fonction de la profondeur du sol d'une culture de Luzerne (d'après VARLET-GRANCHER 1978).

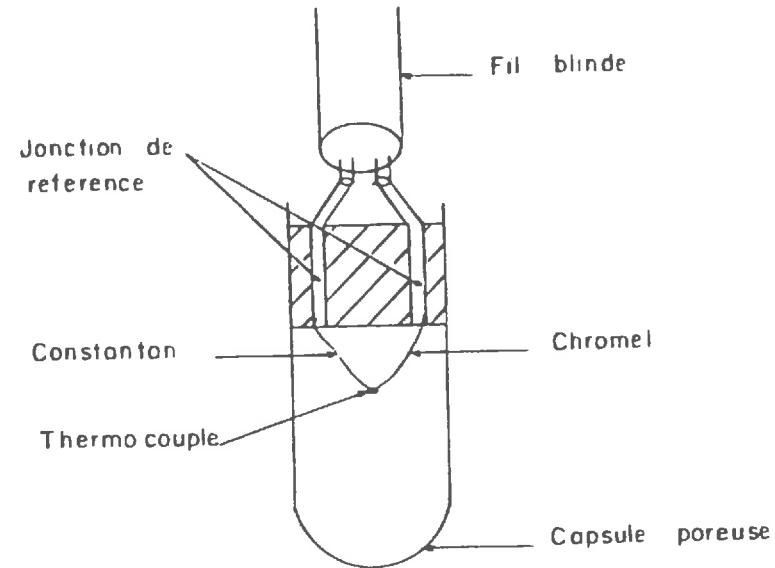


Fig. 6 : Schéma d'un micropsychromètre à effet Peltier.
(d'après VALANCOGNE et DAUDET (1974)).

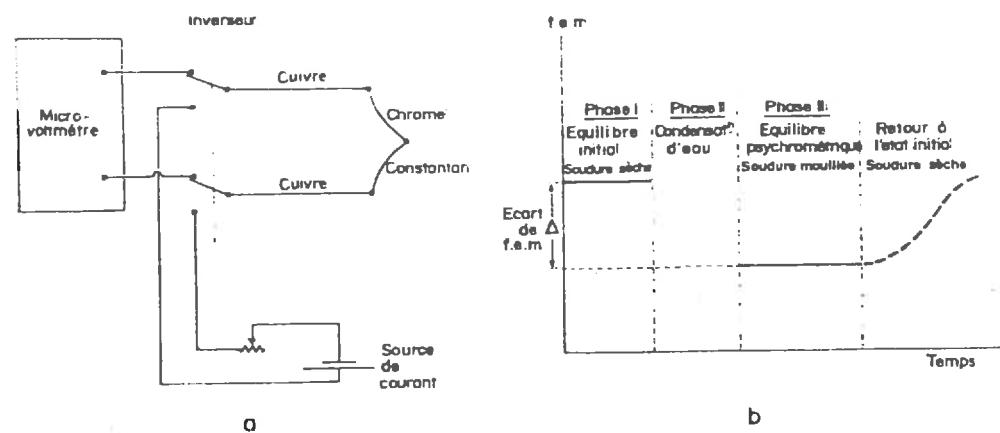


Fig. 7 :
a - schéma du dispositif de mesure psychrométrique du potentiel hydrique.
b - différentes phases de fonctionnement.
(d'après VALANCOGNE et DAUDET 1974).

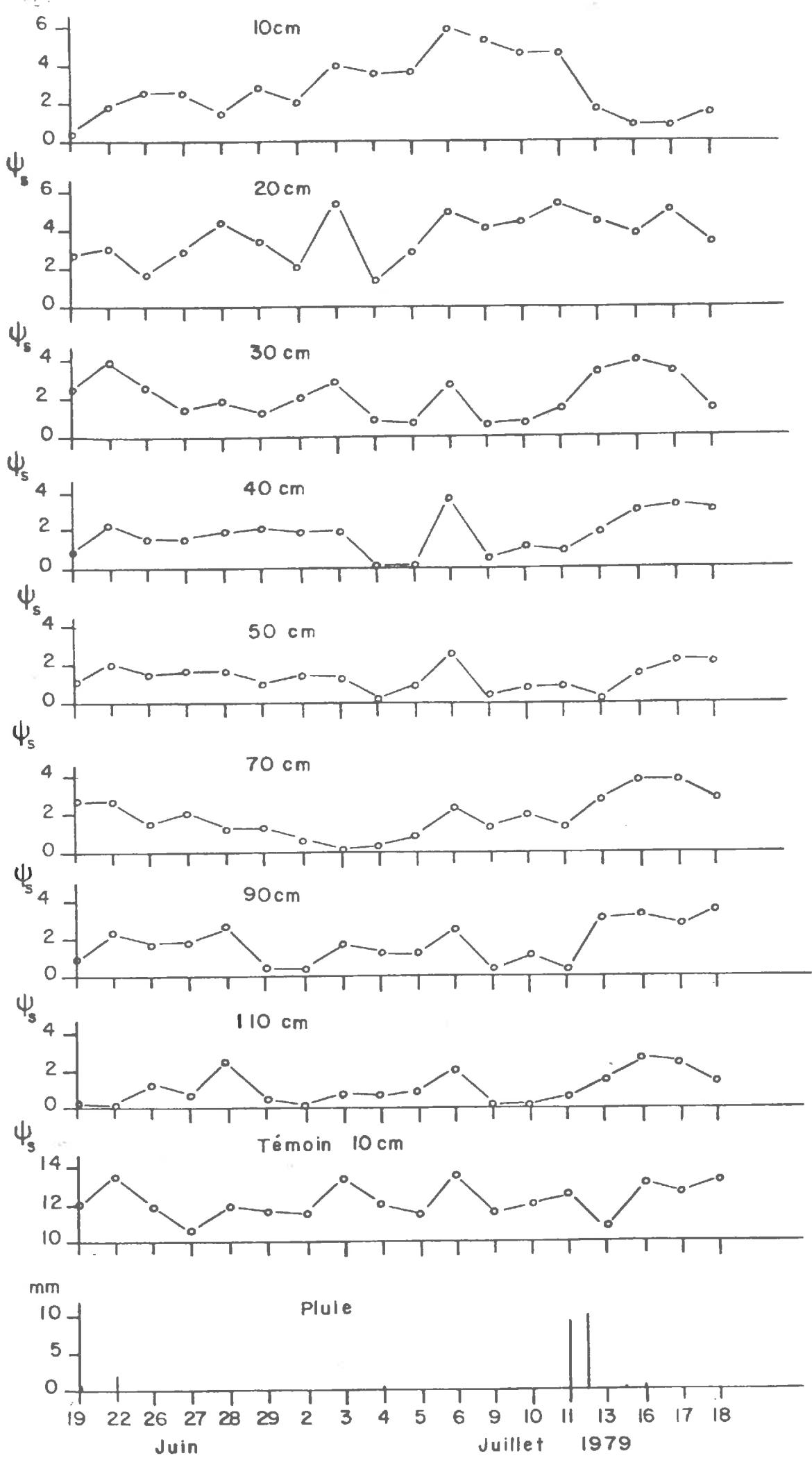


Fig. 8 : Variation du potentiel de l'eau dans le sol ψ_s mesuré à différentes profondeurs au cours d'une coupe de Luzerne.

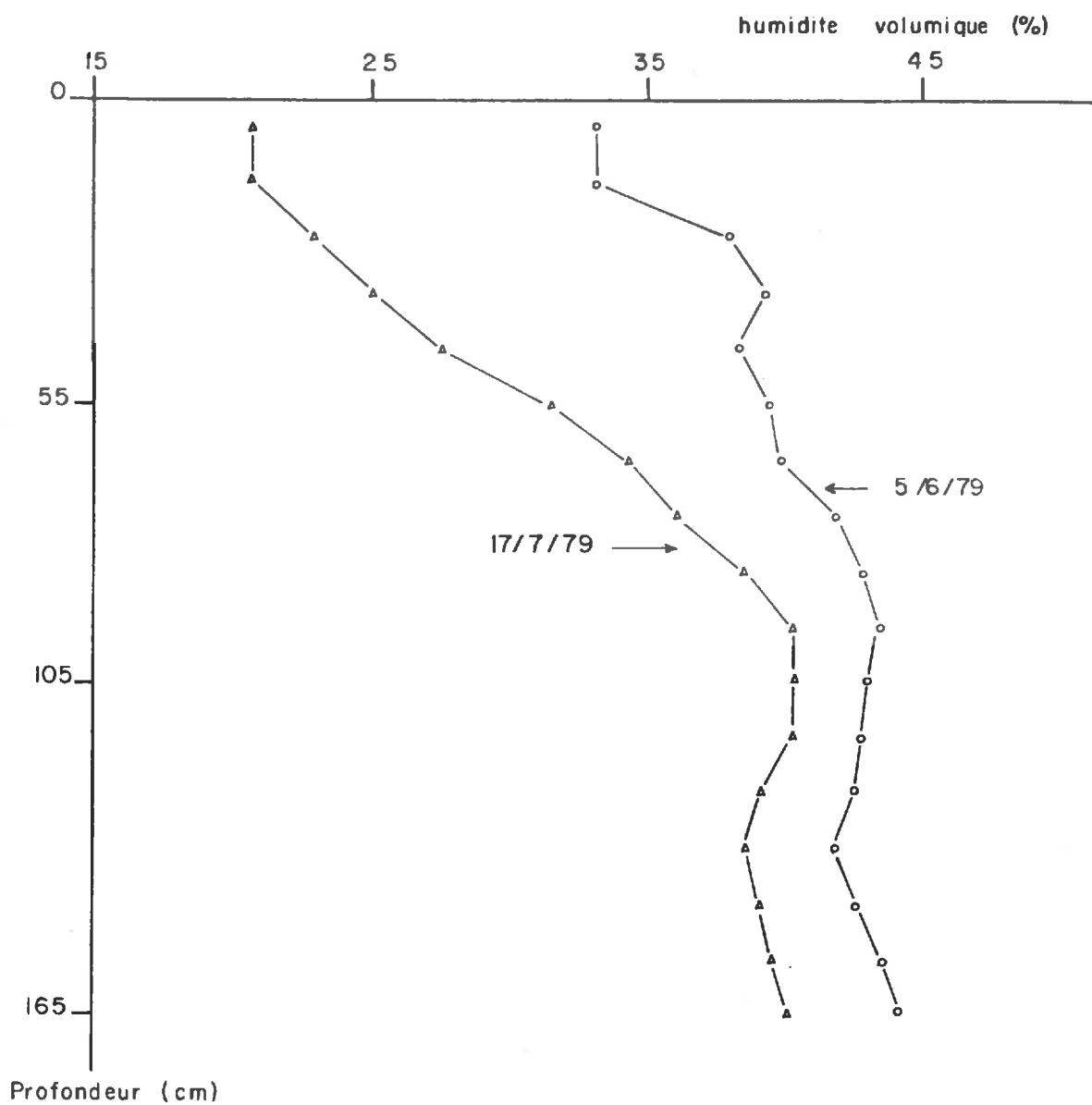


Fig. 9 : Evolution du profil hydrique sous Luzerne au cours de la deuxième coupe de Luzerne de l'année 1979.

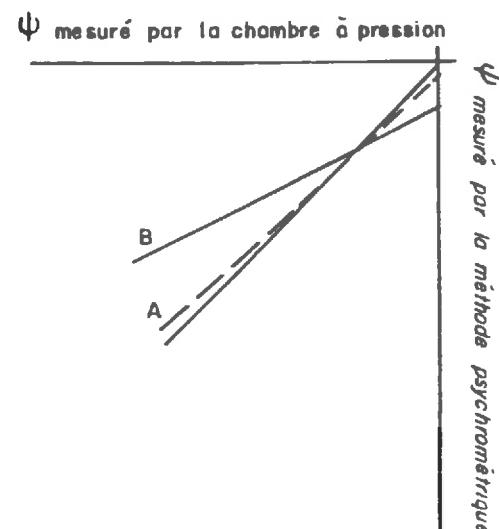


Fig. 11 : Exemples des droites de régression entre les valeurs de ψ_F mesurées par la chambre à pression et la méthode psychrométrique.

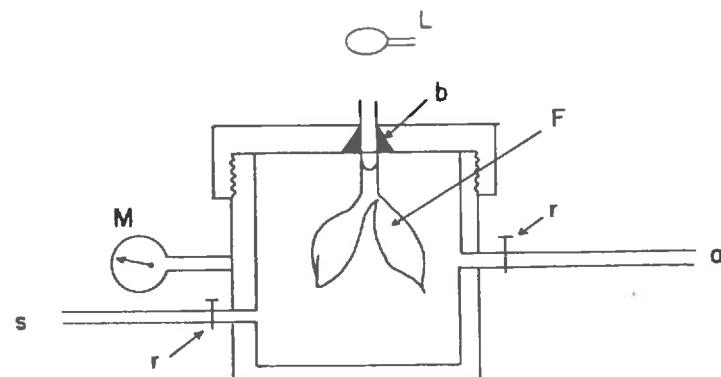


Fig. 10 : Schéma d'une chambre à pression.
 a - arrivée de gaz, b- bouchon, F- feuille, L- loupe
 M - manomètre, r- robinet, s- sortie de gaz.

Fig. 12,a :
Plaque d'étalonnage
du poromètre.

Air Pompe

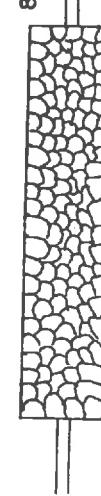
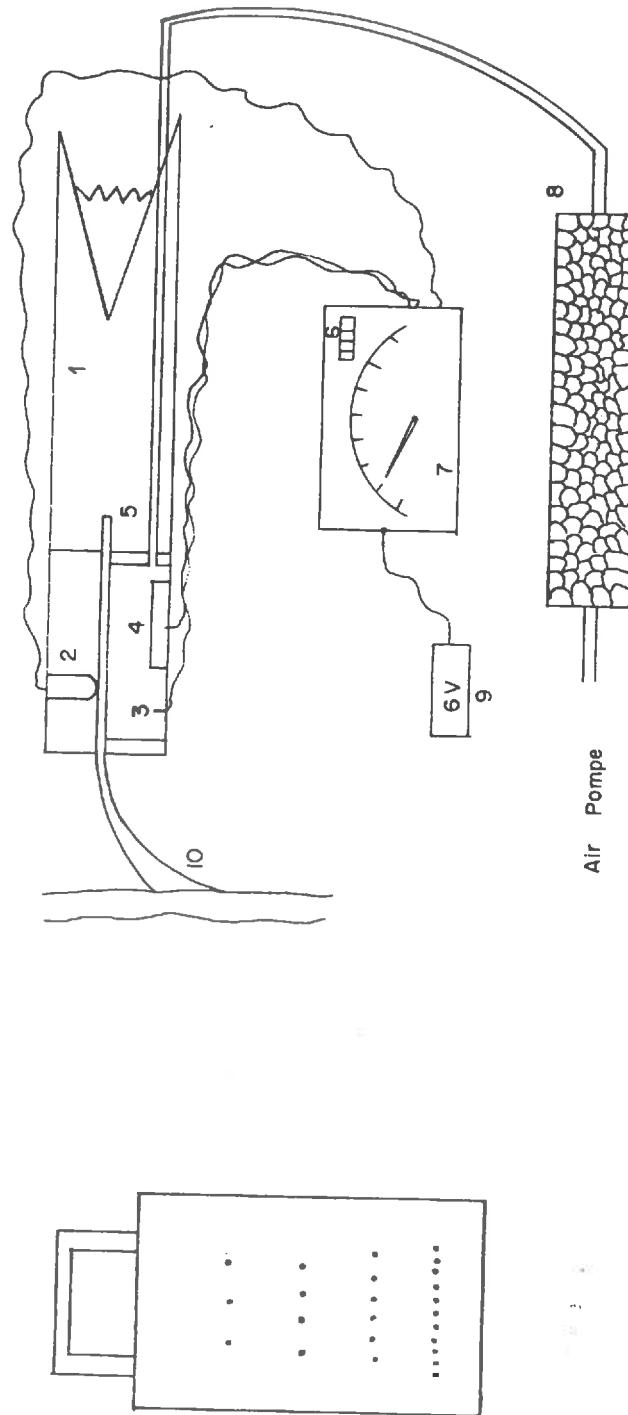


Fig. 12,b : Schéma général d'un poromètre à diffusion.
1- une pince, 2- thermocouple pour mesurer T_f , 3- thermocouple pour mesurer T_c ,
4- élément hygroscopique, 5- chambre de transpiration, 6- compteur, 7- écran
de lecture de température, 8- Sicagel, 9- batterie d'alimentation du dispositif
de mesure, 10- la feuille mesurée.



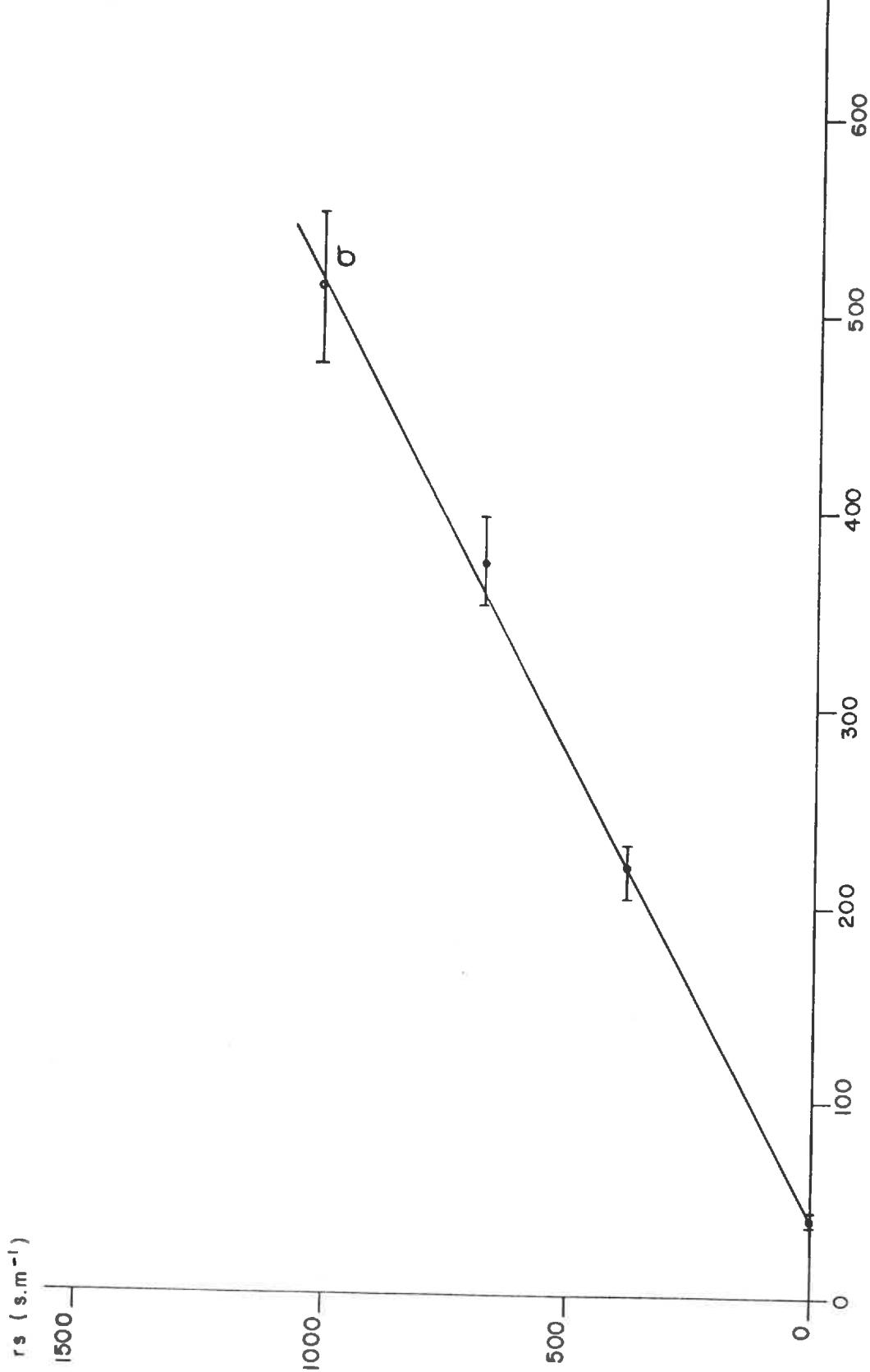


Fig. 13 : Courbe d'étalonnage entre le nombre de coups et la résistance stomatique établie à température constante ($20^\circ C$). L'écart type est calculé sur 26 répétitions.

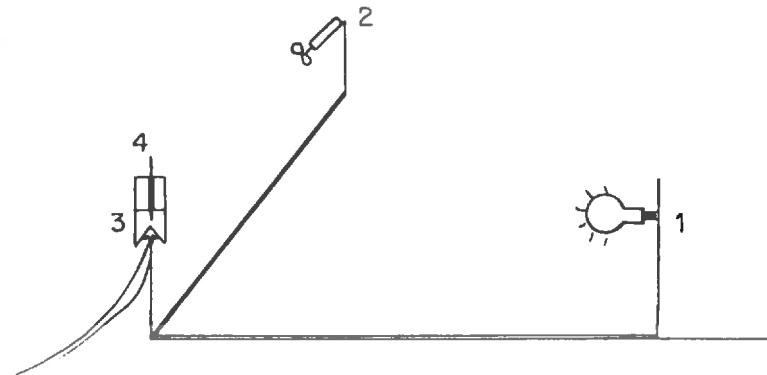
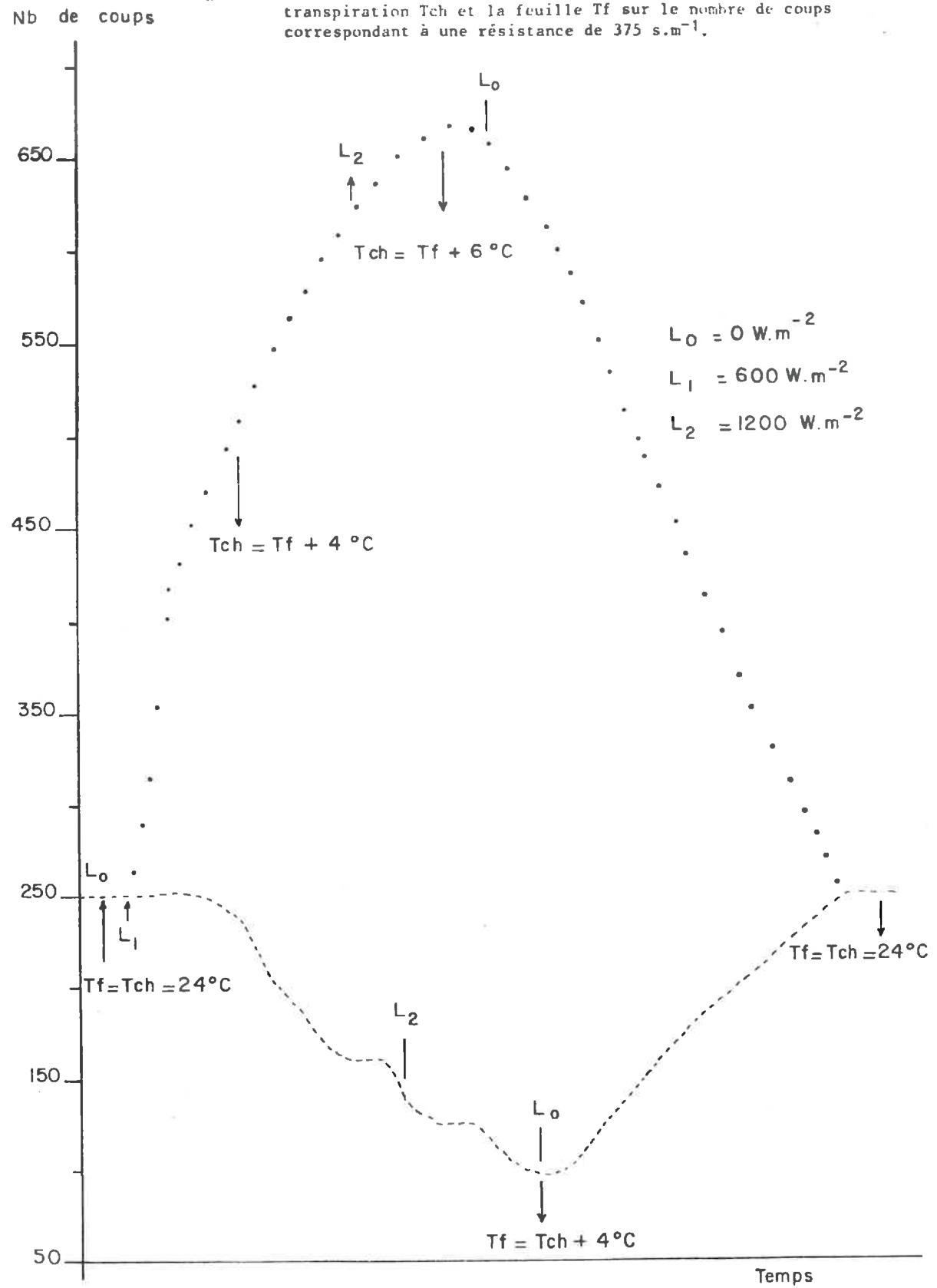


Fig. 14 : Schéma du dispositif utilisé pour étudier l'influence de la température et du vent sur les mesures de r_s faites par le poromètre.
1- une lampe à distance variable,
2- un ventilateur à 4 vitesses,
3- la pince du poromètre,
4- plaque d'étalonnage du poromètre.

Fig. 15 : Influence de l'écart de température entre la chambre de transpiration T_{ch} et la feuille T_f sur le nombre de coups correspondant à une résistance de 375 s.m^{-1} .



N° de coups

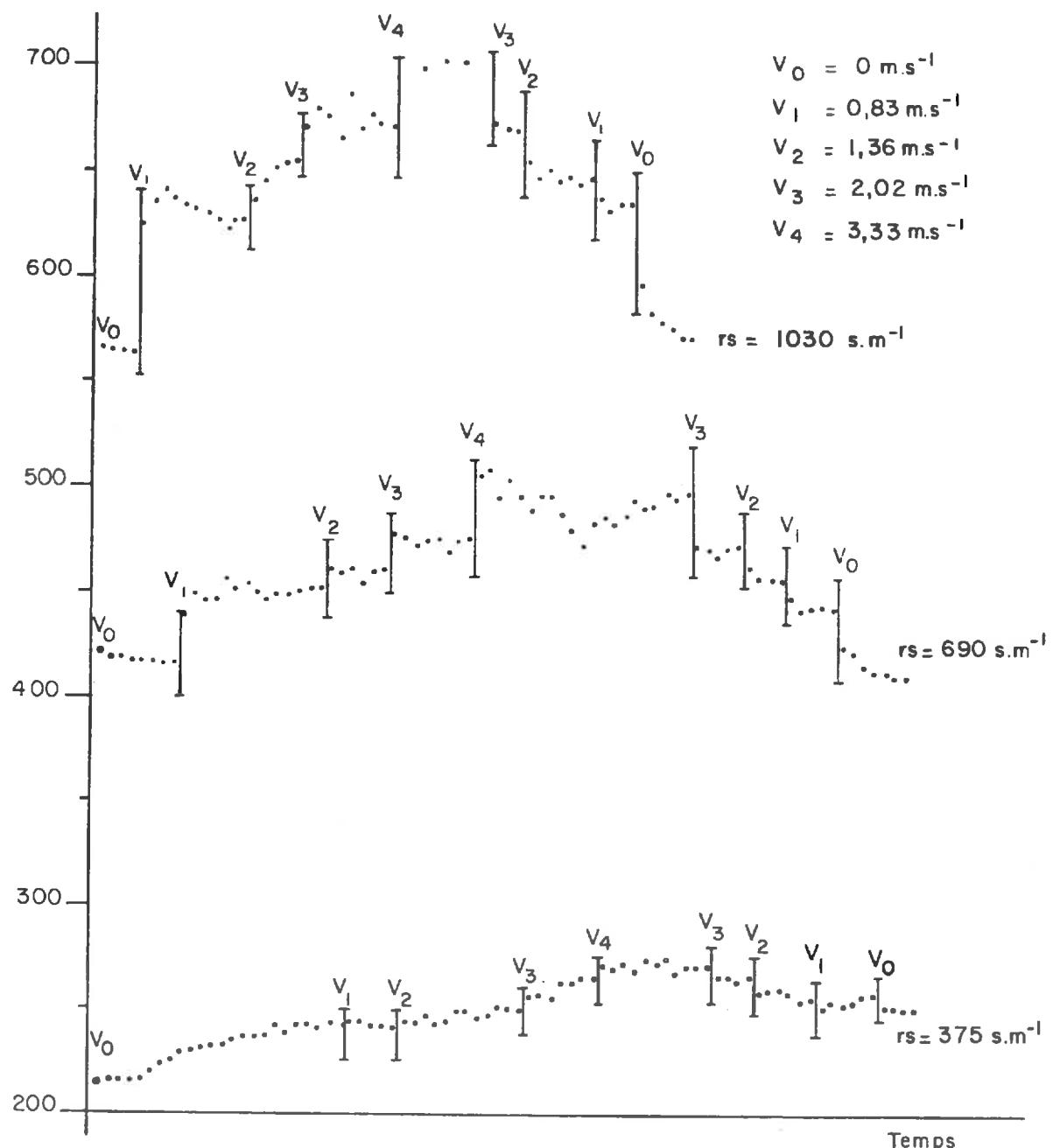


Fig. 16 : Influence de la vitesse du vent sur le nombre de coups correspondant aux différentes valeurs de résistance r_s

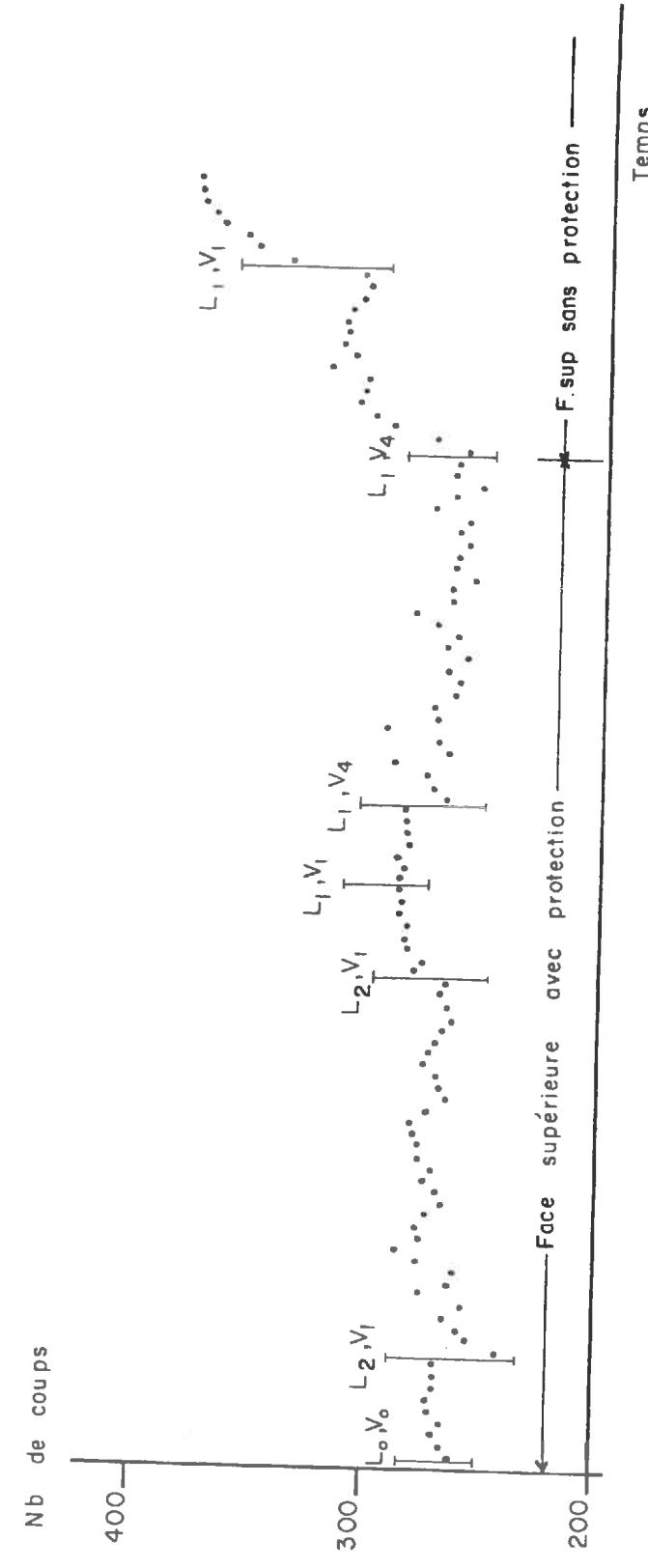


Fig. 17 : Influence de la vitesse du vent et la lumière sur le nombre de coups correspondant à une résistance stomatique de 375 s.m^{-1} en présence et en l'absence d'une protection de la pince.

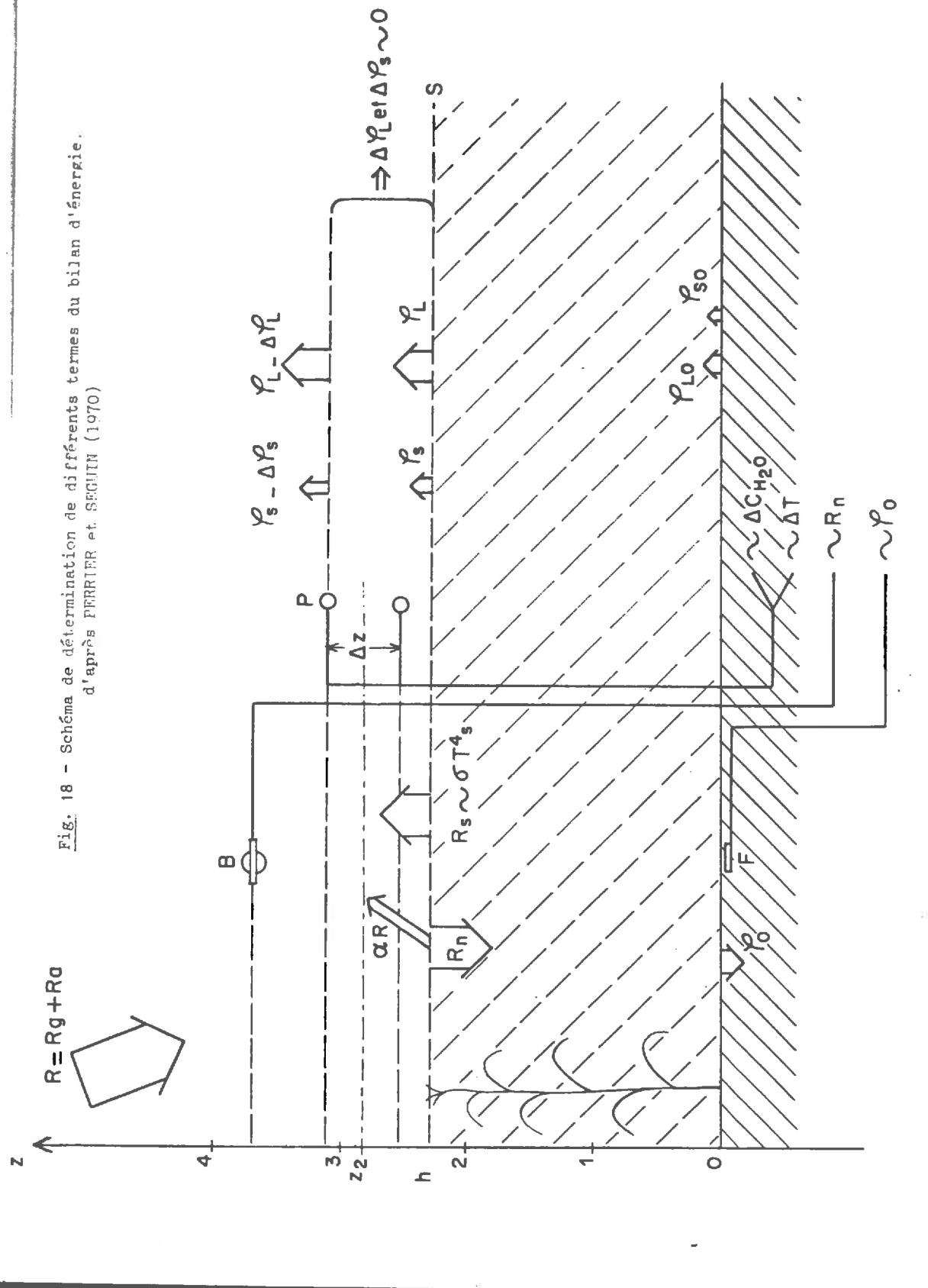


Fig. 18 - Schéma de détermination de différents termes du bilan d'énergie.
d'après PIERRER et SEGUN (1970)

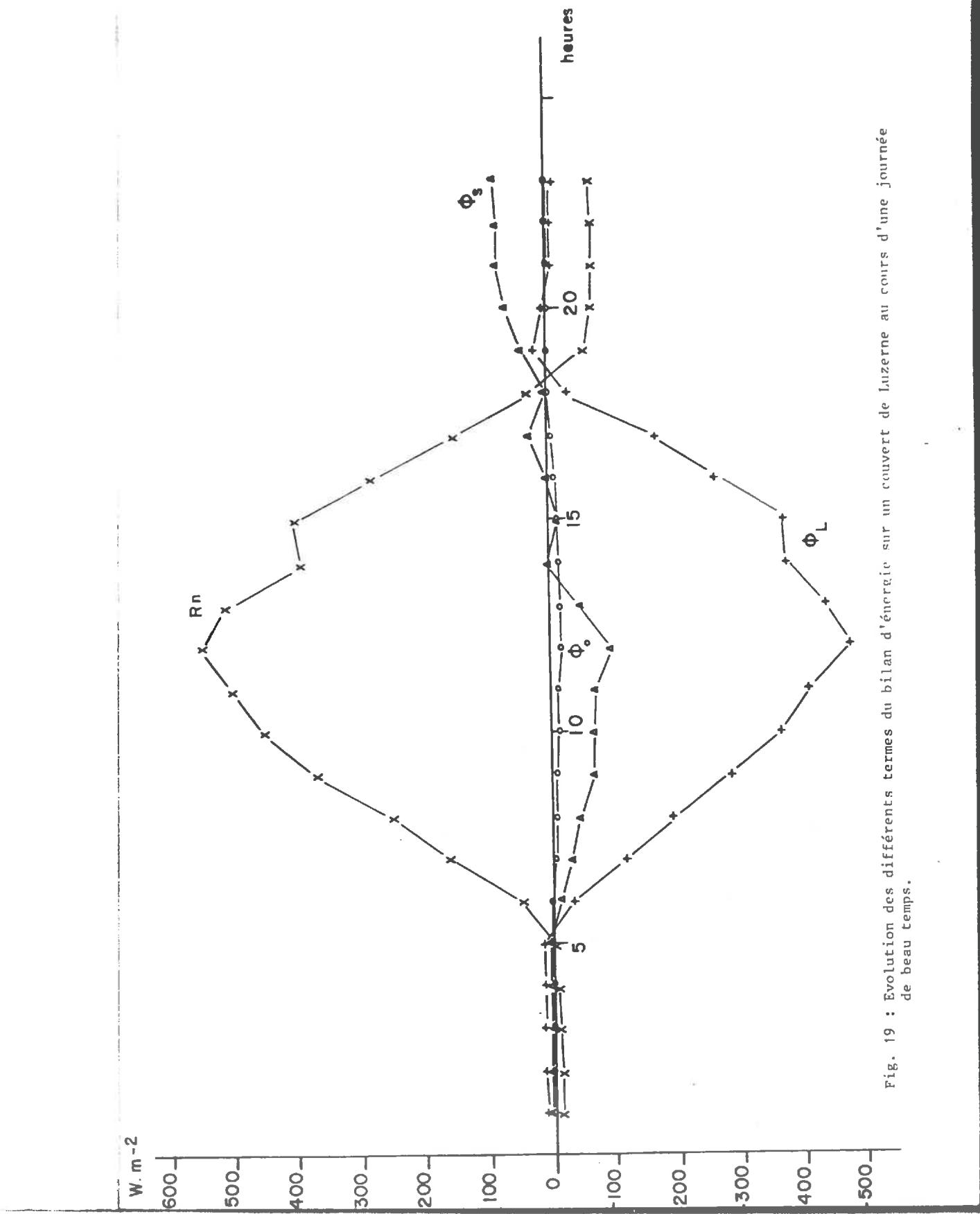


Fig. 19 : Evolution des différents termes du bilan d'énergie sur un couvert de Luzerne au cours d'une journée de beau temps.

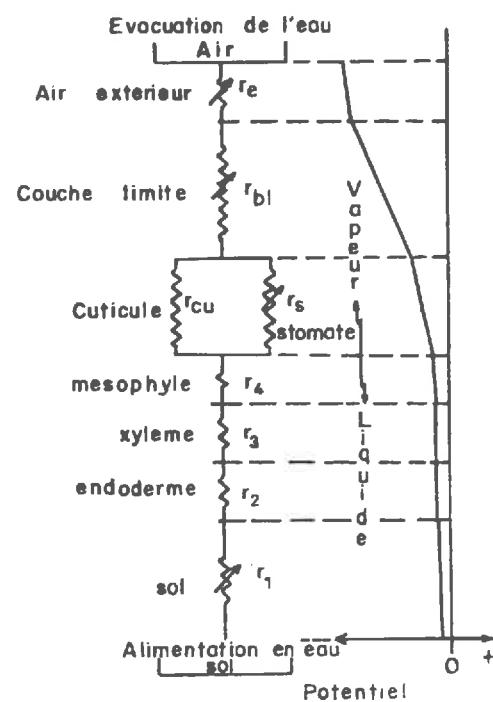


Fig. 20 : Un analogue électrique représentant les résistances à la circulation de l'eau dans le système sol-plante-atmosphère (d'après ROSE 1966, modifié).

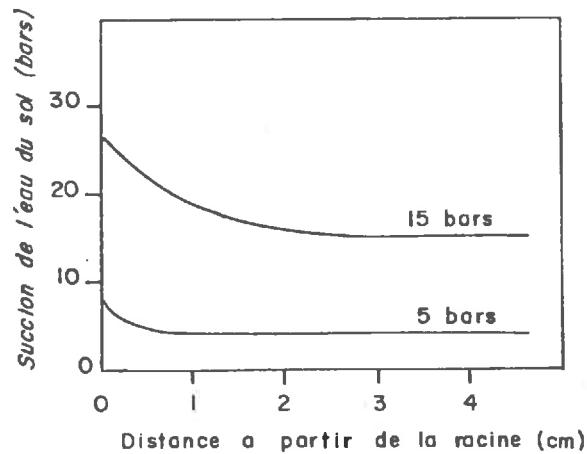


Fig. 21 : Relation entre la succion de l'eau du sol et la distance à partir de l'axe de la racine dans un sol sableux et pour un régime d'extraction de $0,1 \text{ cm}^3$ par centimètre de racine et par jour. (d'après GARDNER 1960, HILLEL 1974).

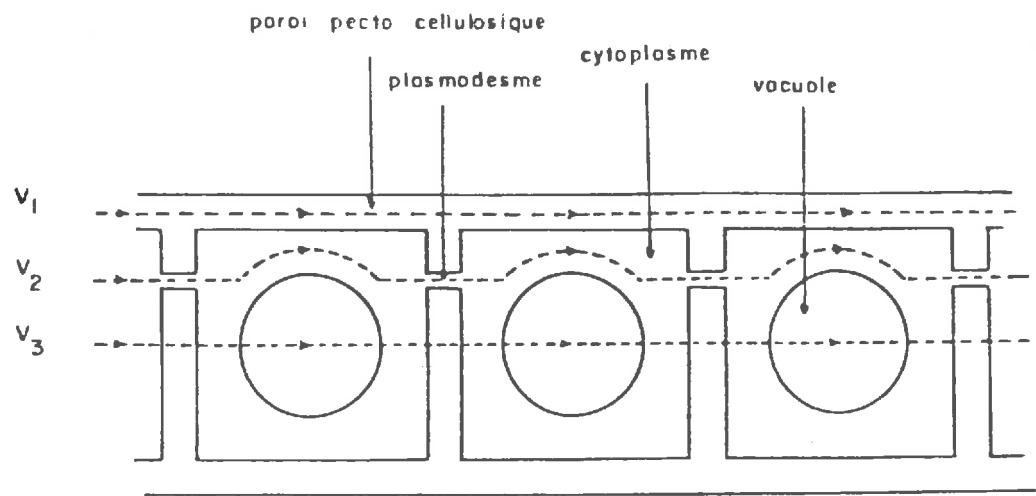


Fig. 23 : Les voies possibles du cheminement radial de l'eau dans la racine
 V₁ : voie libre, V₂ : voie symplastique, V₃ : voie vacuolaire
 (d'après MORIZET 1978).

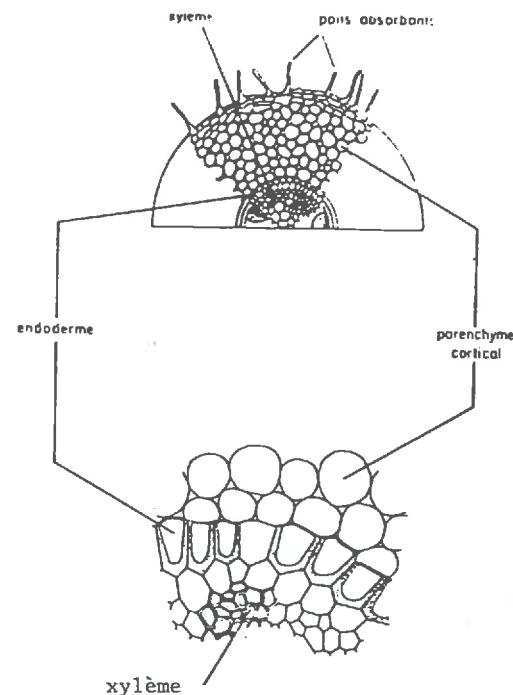


Fig. 22 : Coupe d'une racine présentant diverses zones franchies par l'eau depuis l'épiderme jusqu'aux vaisseaux de xylème. La zone endodermique est agrandie de façon à montrer la structure détaillée de l'endoderme (d'après BERGER 1978).

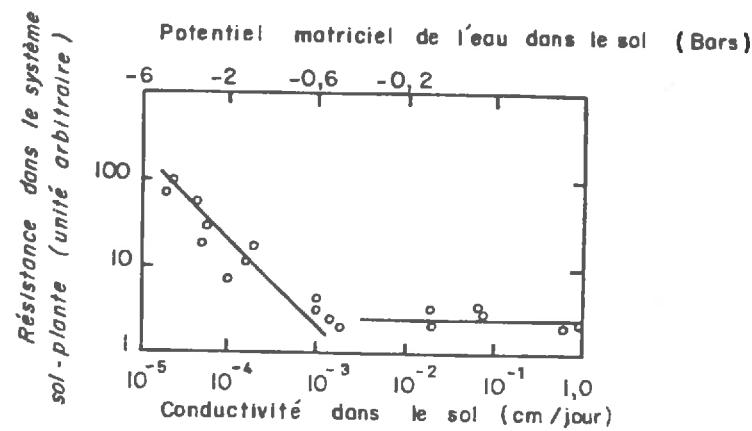


Fig. 24 : Relation entre la résistance du système sol-plante et la conductivité hydrique du sol (d'après GARDNER et EHLIG 1962,b).

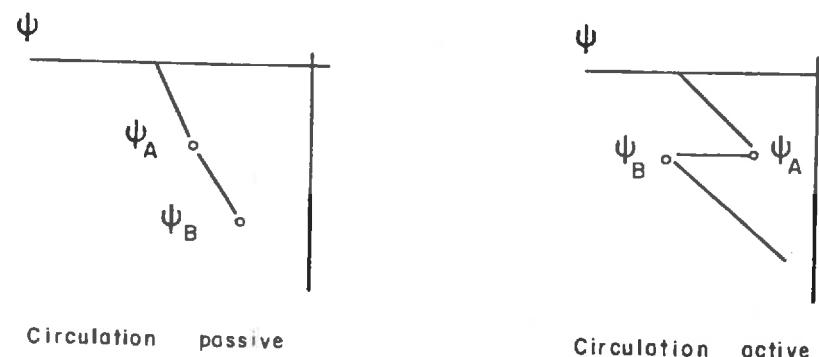
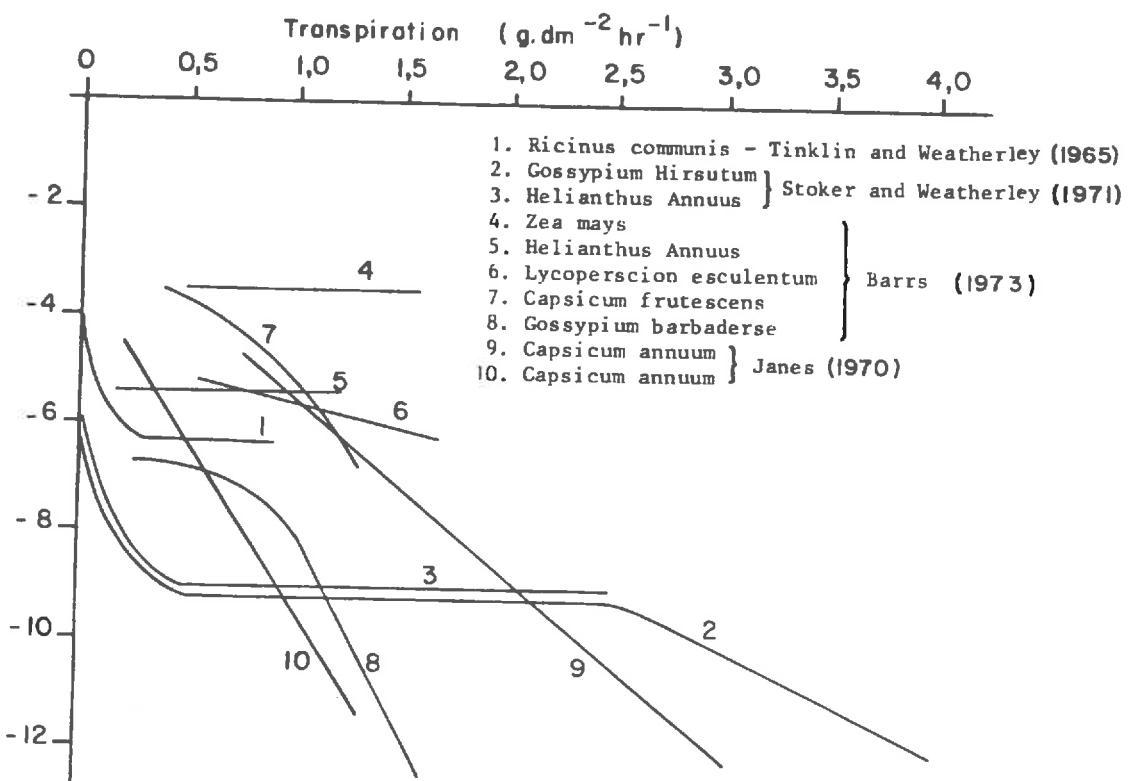


Fig. 25 : Schémas des transferts hydriques actifs et passifs dans le système sol-plante.



$\Delta\psi$ (bars) Fig. 26 : Exemples de relations expérimentales observées sur différentes cultures entre la transpiration et le gradient de potentiel entre le sol et la feuille (d'après HAILEY et al. 1973).

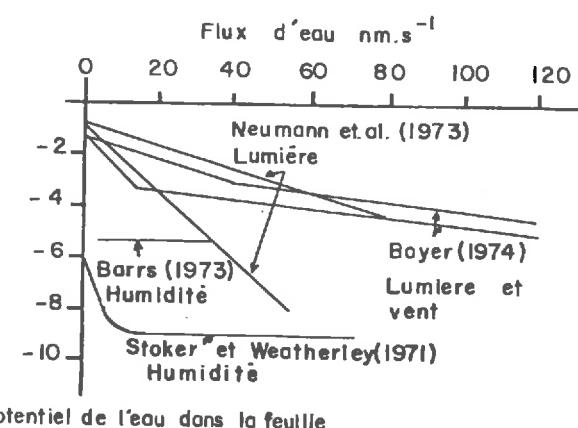


Fig. 27 : Exemples de relations expérimentales observées sur une culture de Tournesol entre la transpiration et le potentiel foliaire. Est indiqué le moyen utilisé par l'auteur pour faire varier la transpiration (d'après COWAN 1977).

Fig. 28 : Relation entre le débit d'eau dans les tiges (D) et le potentiel des feuilles (ψ) (d'après BERGER 1971).

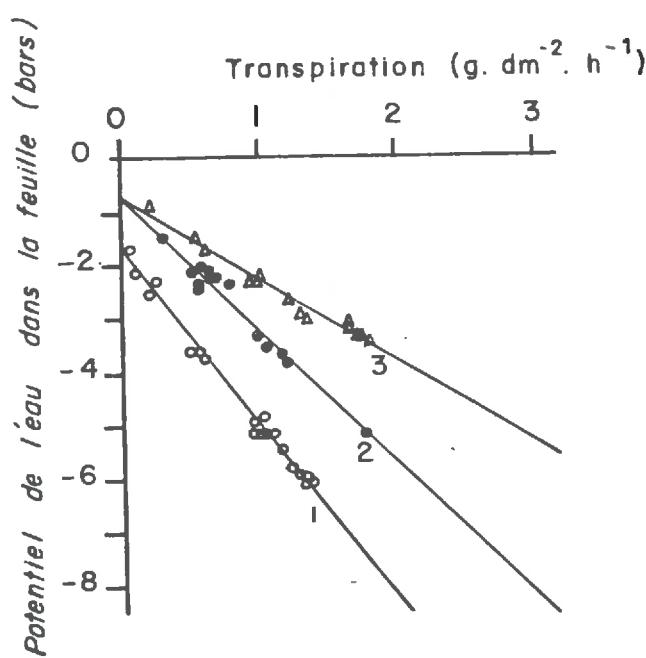
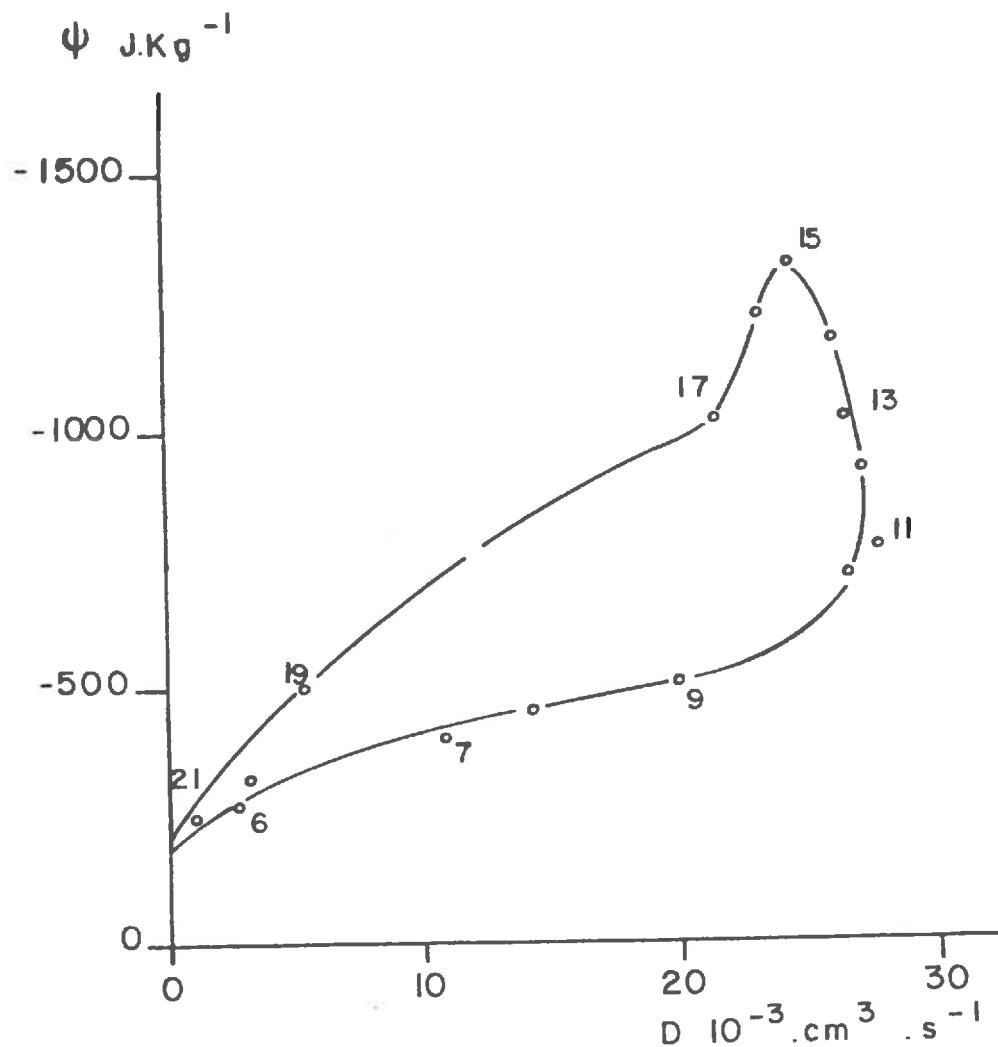


Fig. 29 : Relations entre le potentiel foliaire et la transpiration pour différentes plantes de Soja soumises aux mêmes conditions du milieu (d'après NEUMANN et al. 1974).

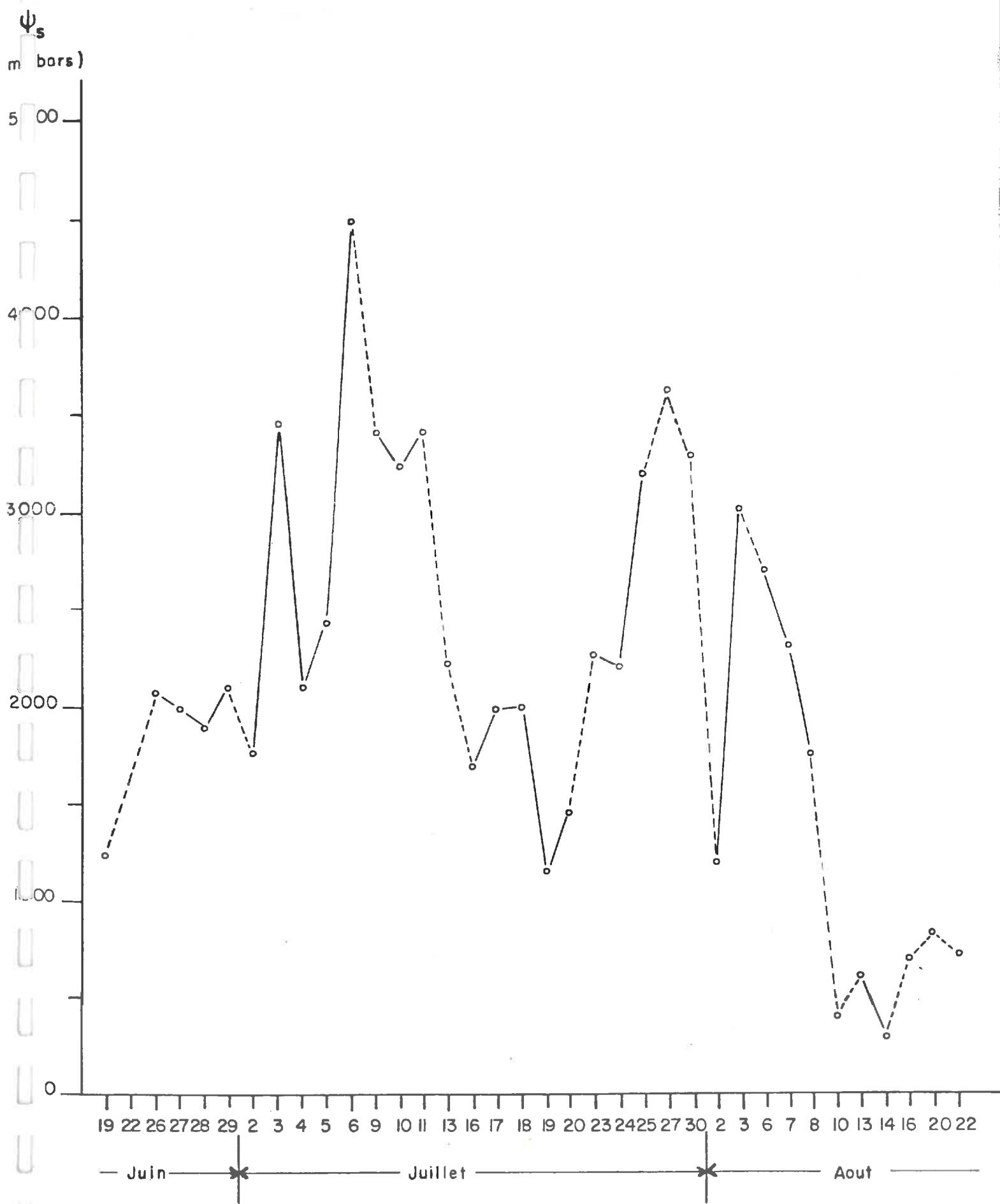


Fig. 30 : Variation du potentiel moyen de l'eau dans la zone racinaire au cours de la période de mesure en 1979.

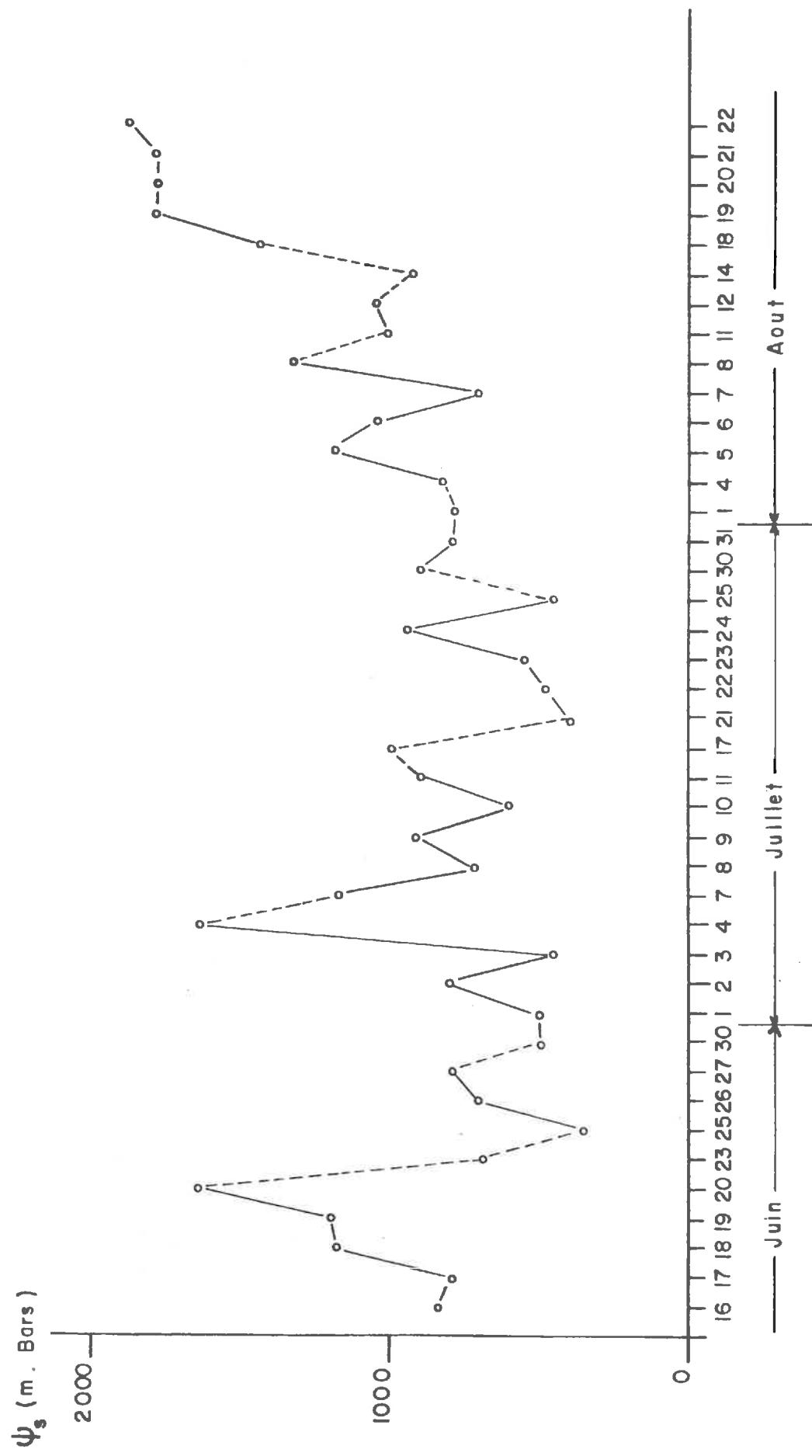


Fig. 31 : Variation du potentiel moyen de l'eau dans la zone racinaire au cours de la période de mesure en 1980.

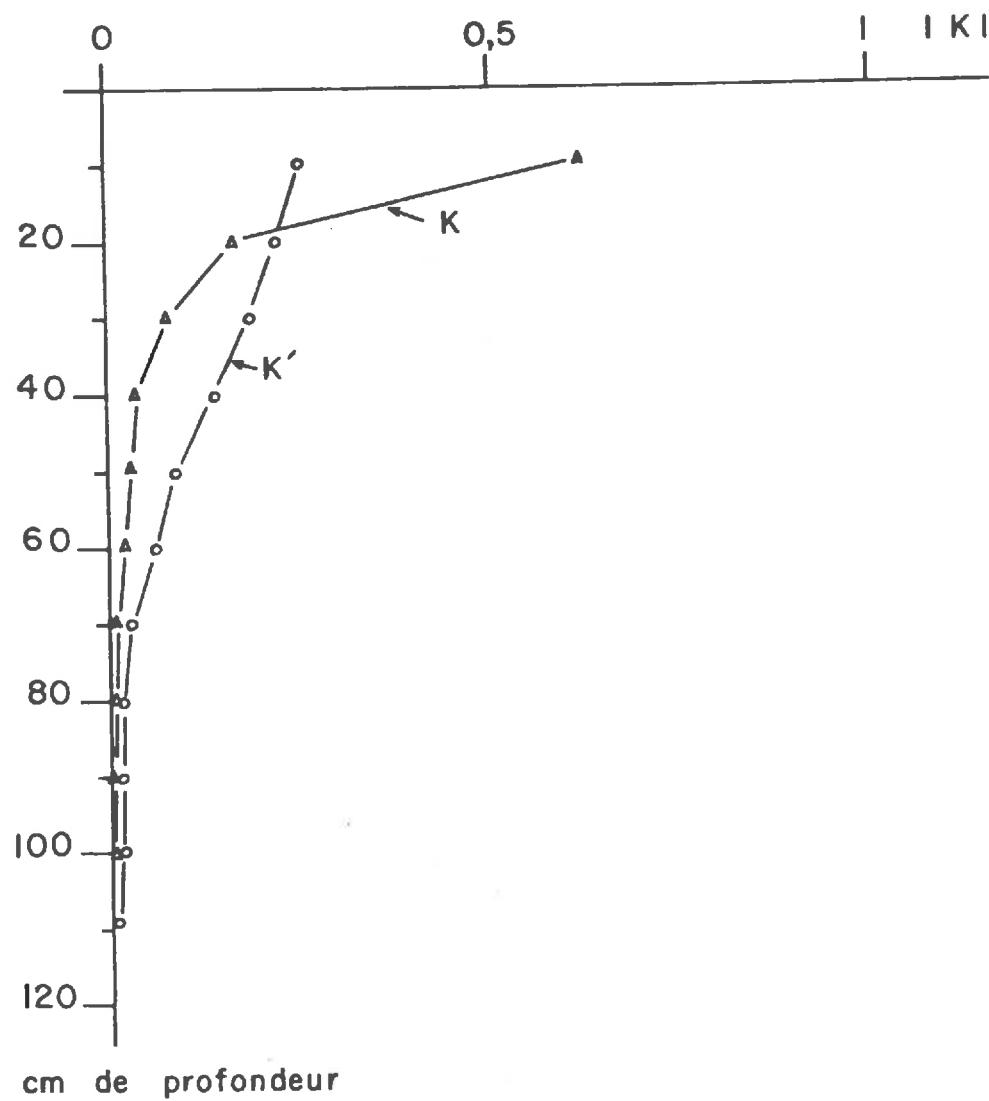


Fig. 32 : Comparaison des valeurs du coefficient K à différentes profondeurs calculées suivant 2 méthodes. Celle de la masse racinaire (K) et celle de la longueur des racines (K').

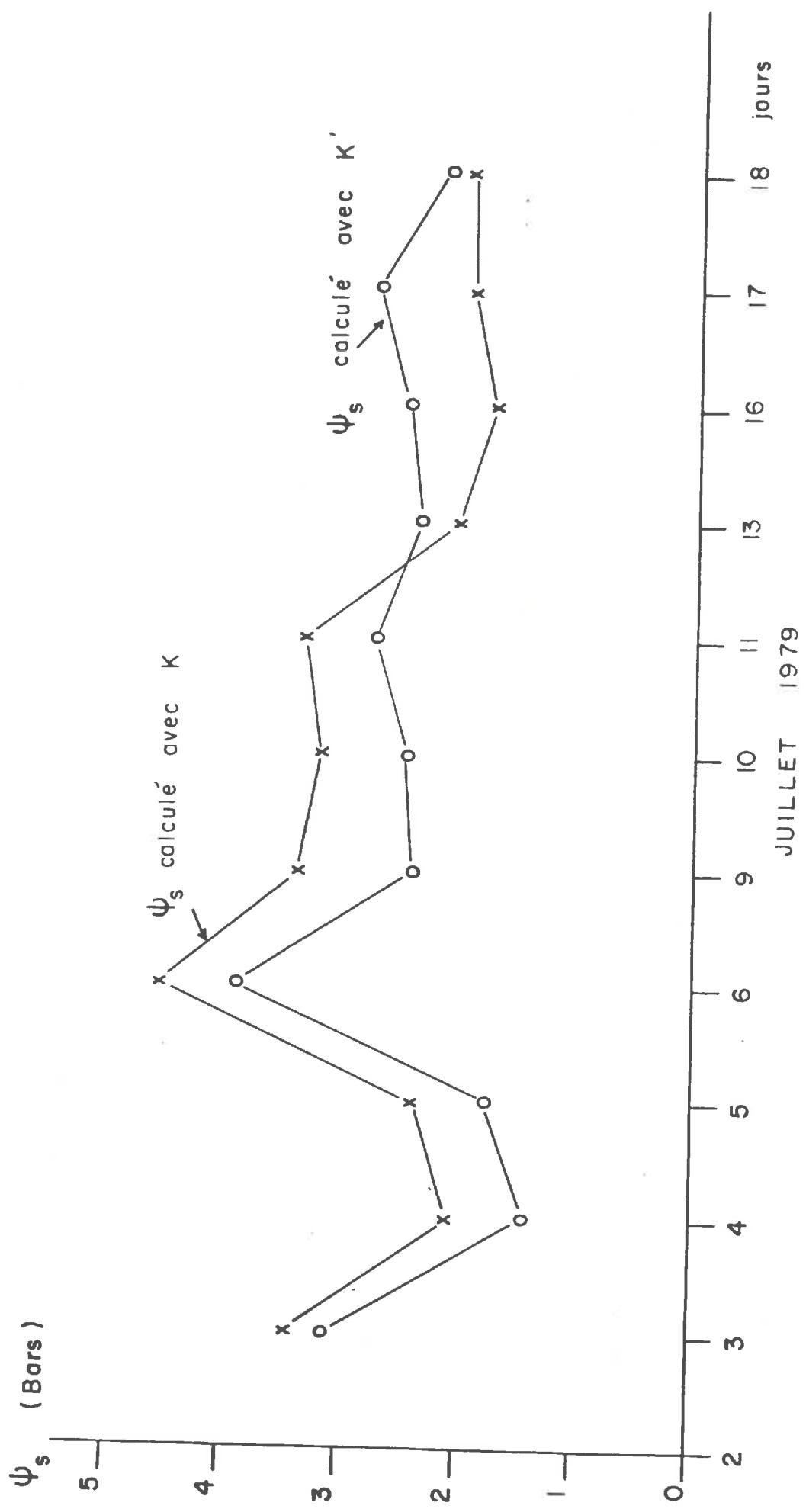


Fig. 33 : Evolution au cours du temps du potentiel moyen de l'eau dans la zone racinaire obtenu par les deux méthodes de calcul.

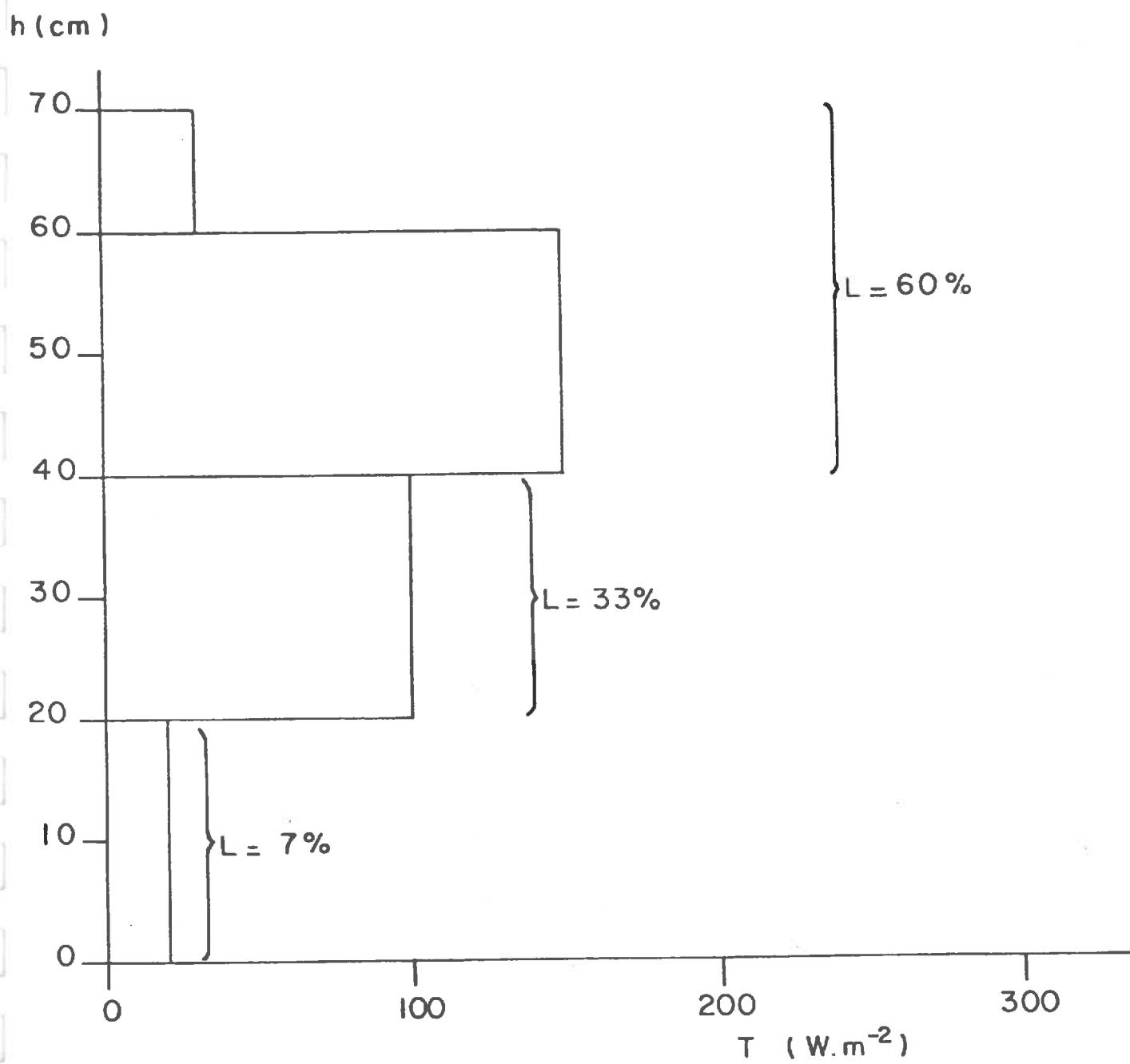


Fig. 34 : Valeurs du coefficient L observées sur une culture de Luzerne bien développée ($\text{LAI} = 4,7$). Les conditions aux limites sont : R_n $450 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$, $T_a - T_r$ 6°C , vitesse du vent $2 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, l'humidité à la surface du sol 100%.

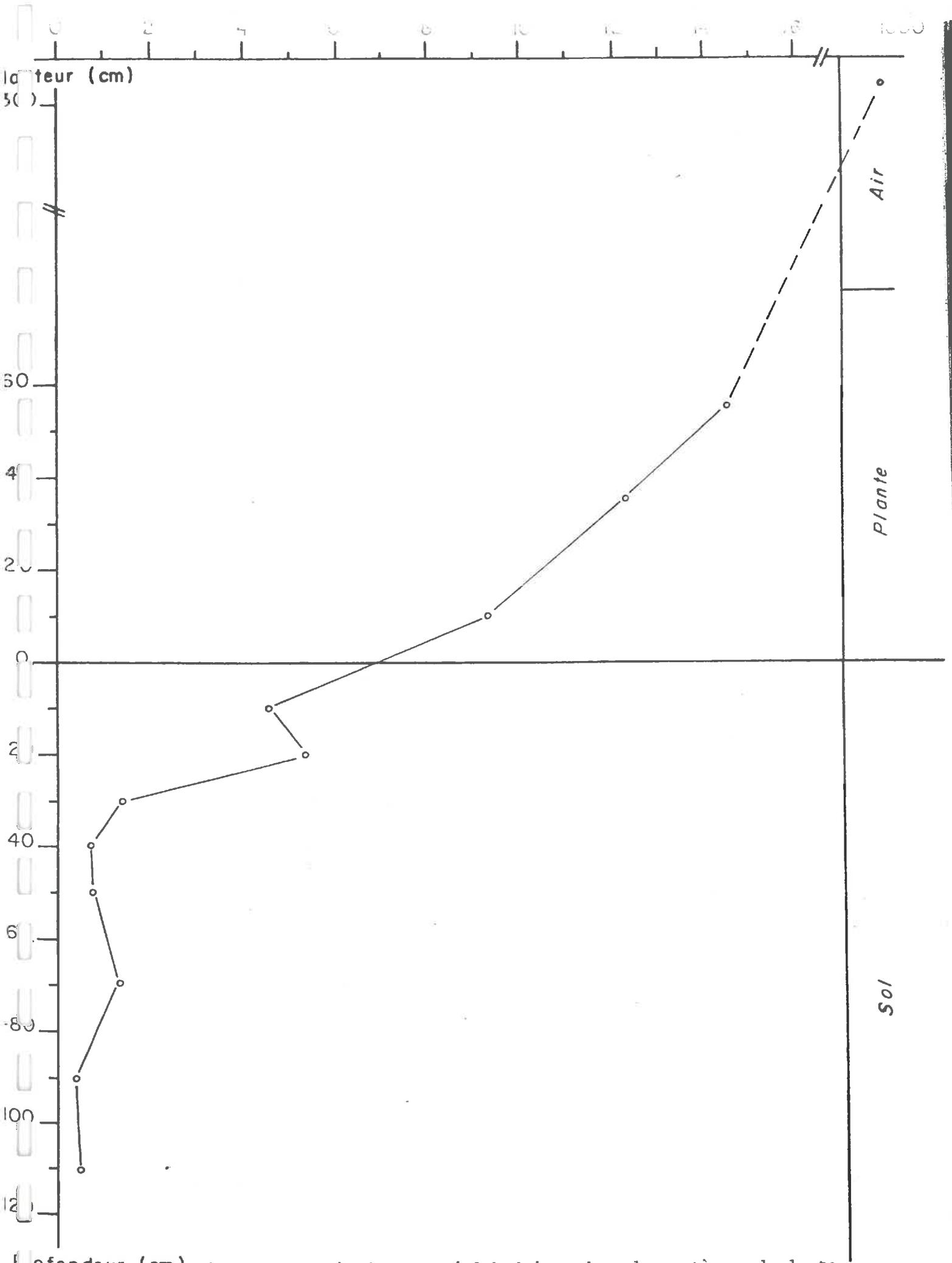
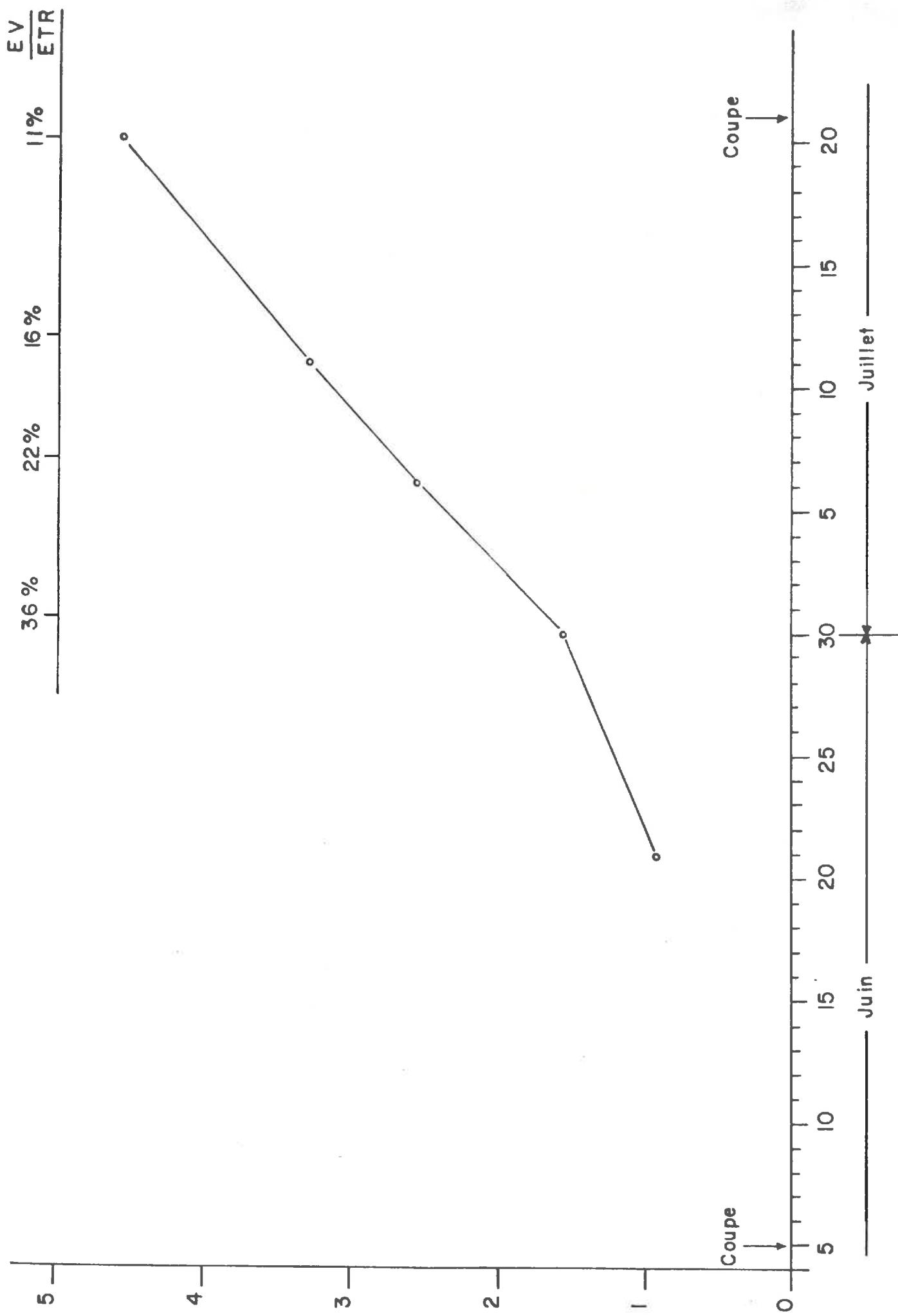


Fig. 35 : Profil du potentiel hydrique dans le système sol-plante-atmosphère mesuré à 14h T.U. pendant une journée de beau temps.

LAI

Fig. 36 : Evolution du rapport EV/ETR en relation avec l'indice foliaire LAI.



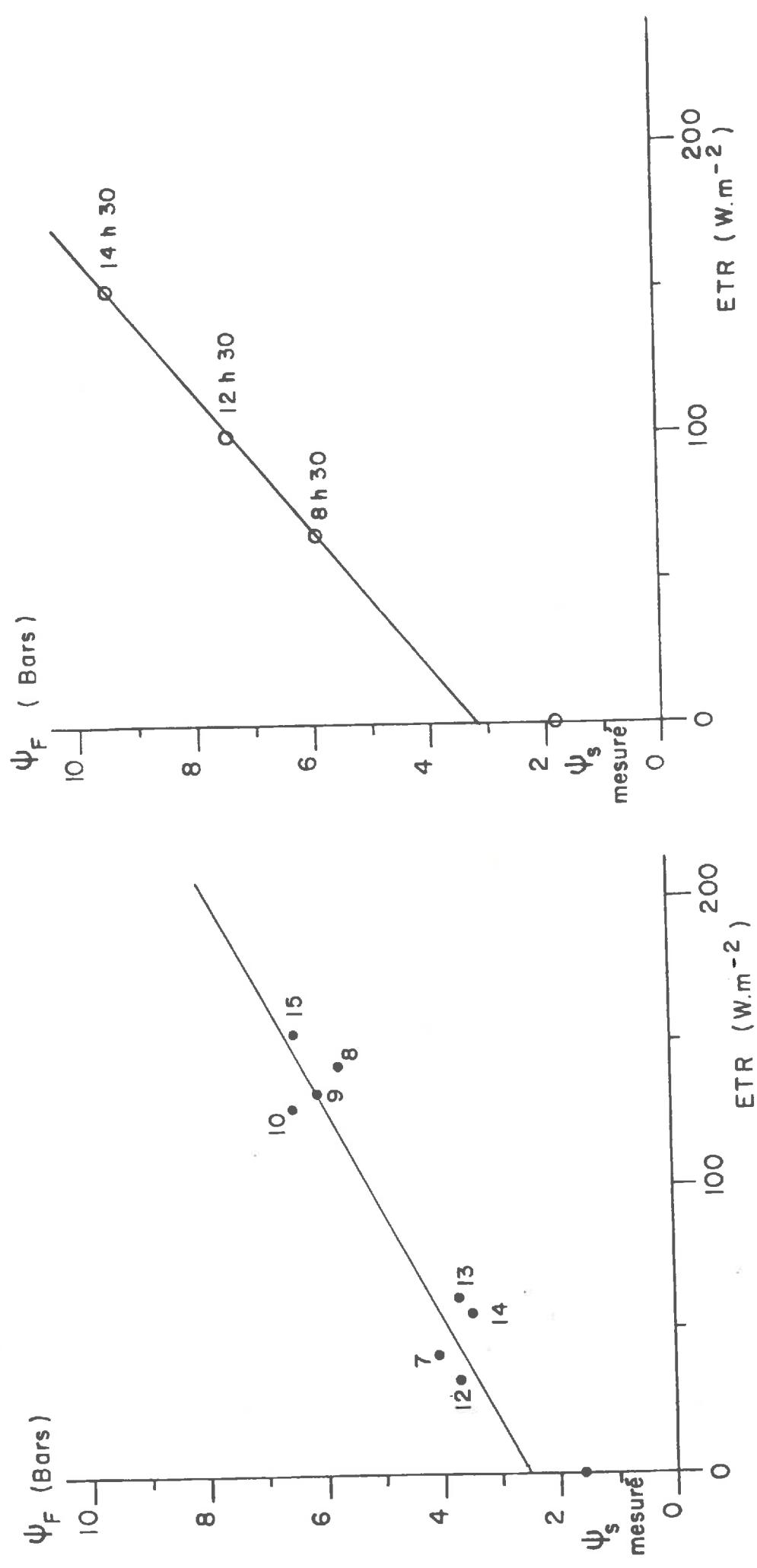


Fig. 37 : Relations expérimentales observées entre le potentiel foliaire Ψ_F et l'évapotranspiration ETR au cours de deux journées de temps couvert.

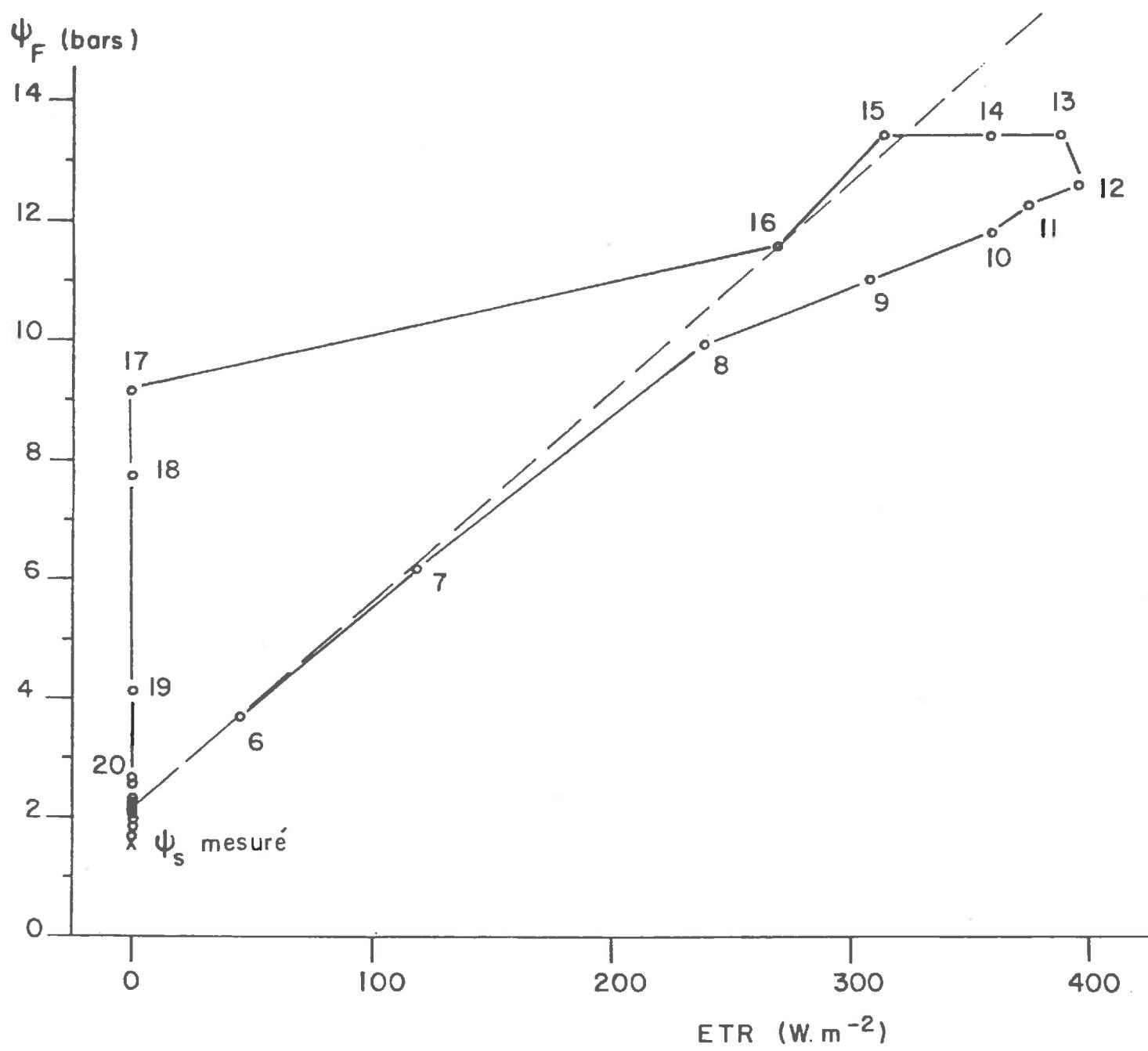


Fig. 38 : Relation expérimentale observée entre le potentiel foliaire ψ_F et l'évapotranspiration ETR au cours d'une journée complète de beau temps.

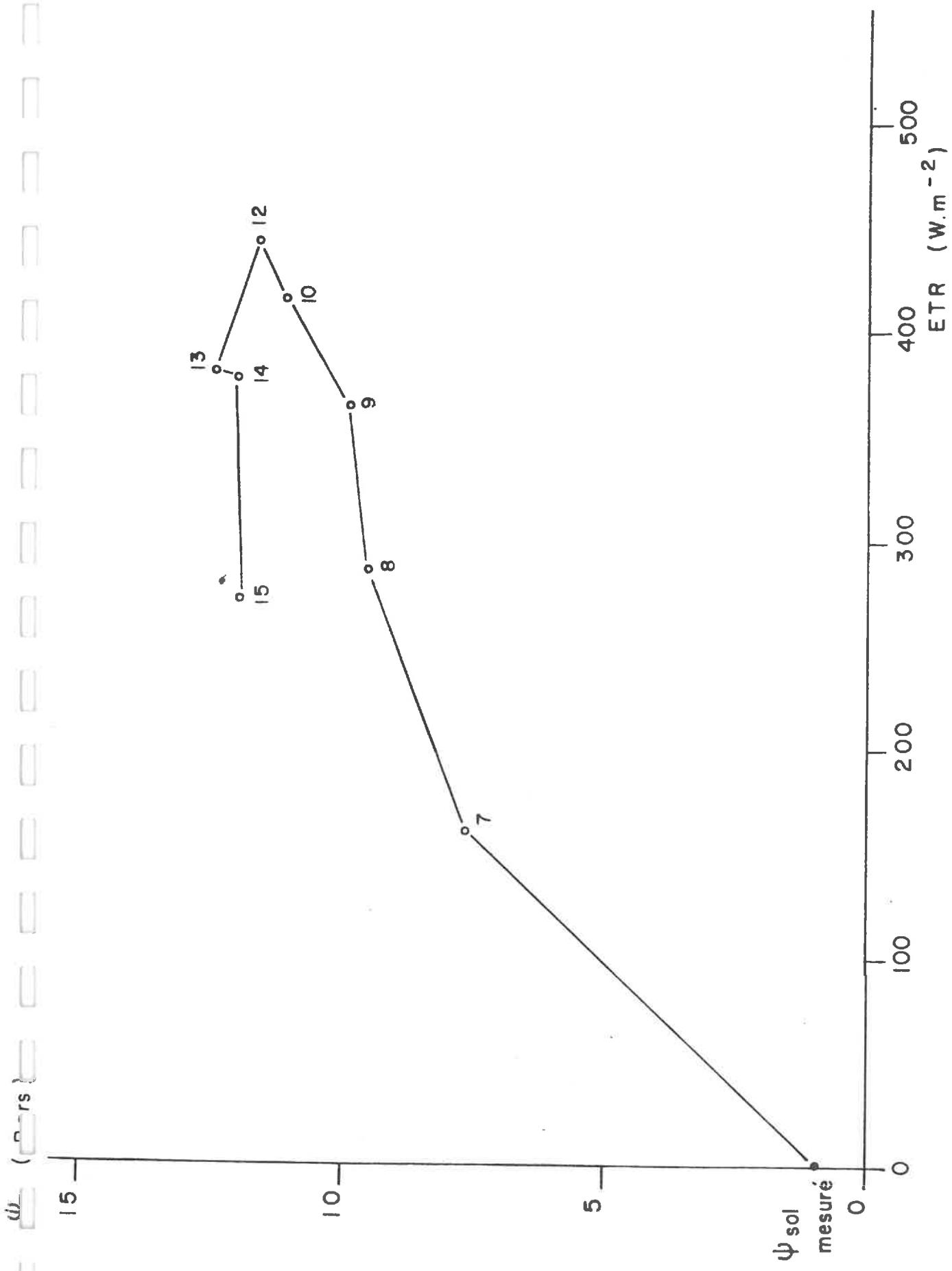


Fig. 39 : Relation expérimentale observée entre le potentiel foliaire ψ_F et l'évapotranspiration ETR au cours d'une journée de beau temps.

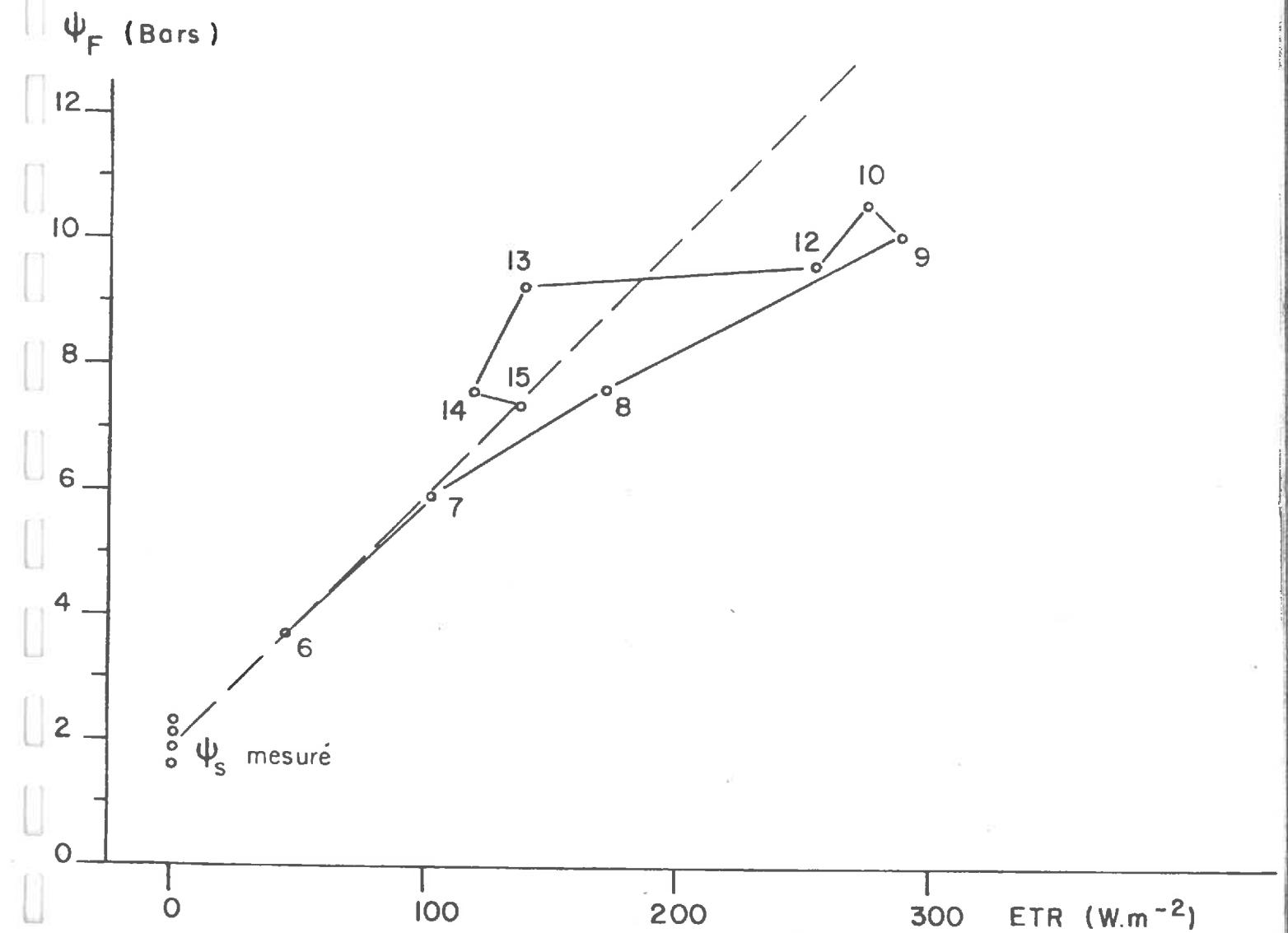


Fig. 40 : Relation expérimentale observée entre le potentiel foliaire ψ_F et l'évapotranspiration ETR au cours d'une journée de temps variable.

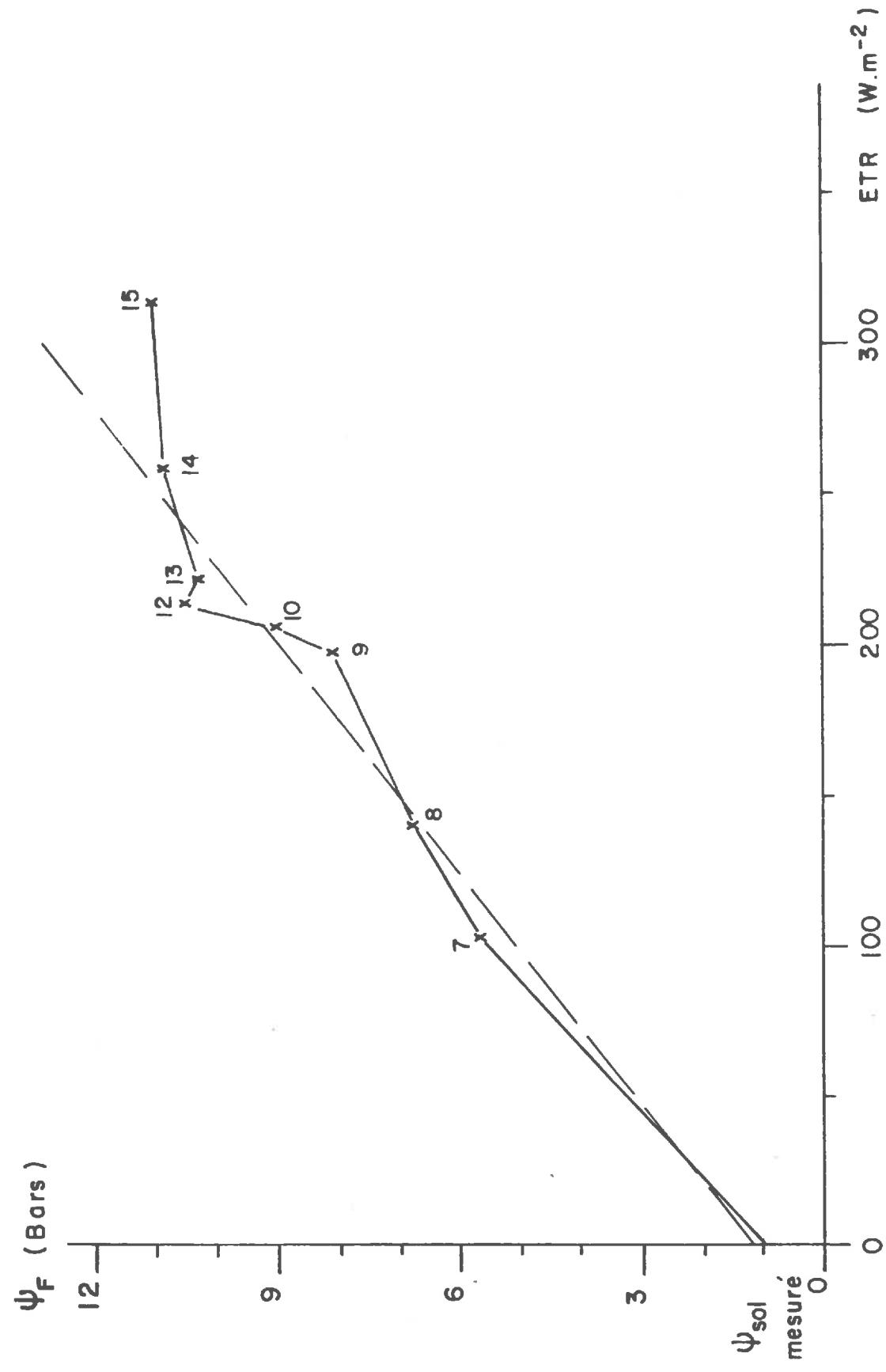


Fig. 41 : Relation expérimentale observée entre le potentiel foliaire ψ_F et l'évapotranspiration ETR au cours d'une journée de temps variable.

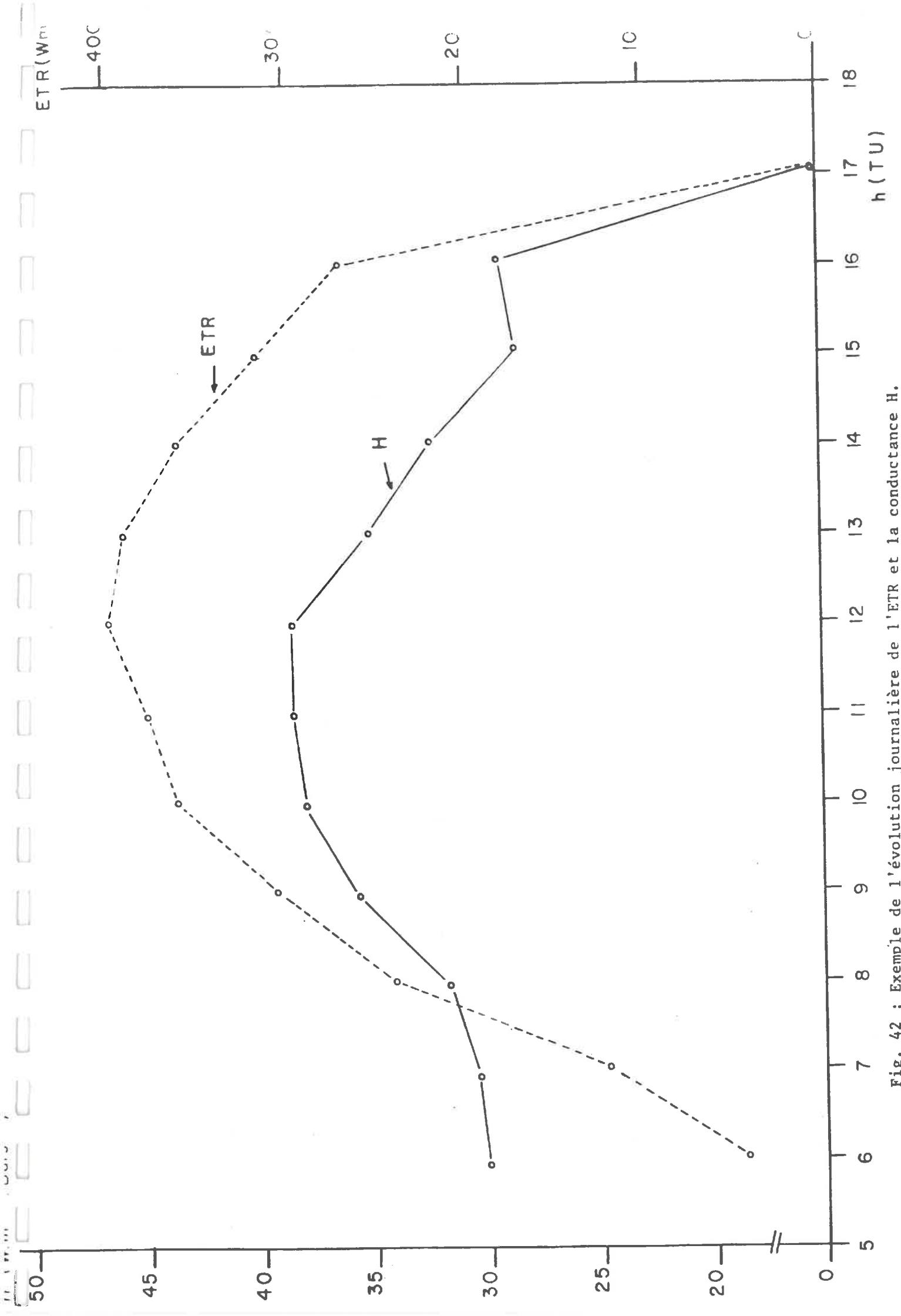


Fig. 42 : Exemple de l'évolution journalière de l'ETR et la conductance H .

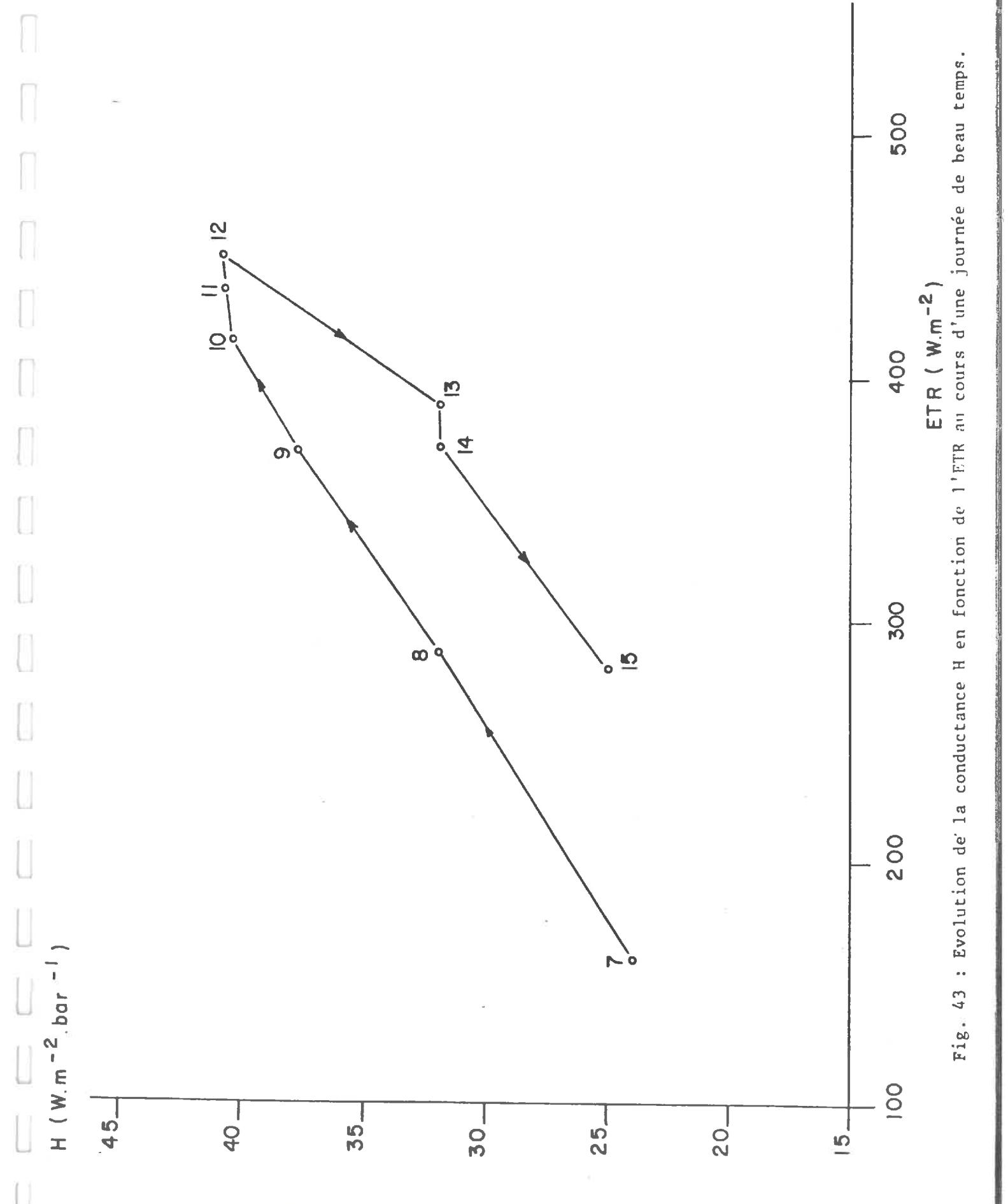
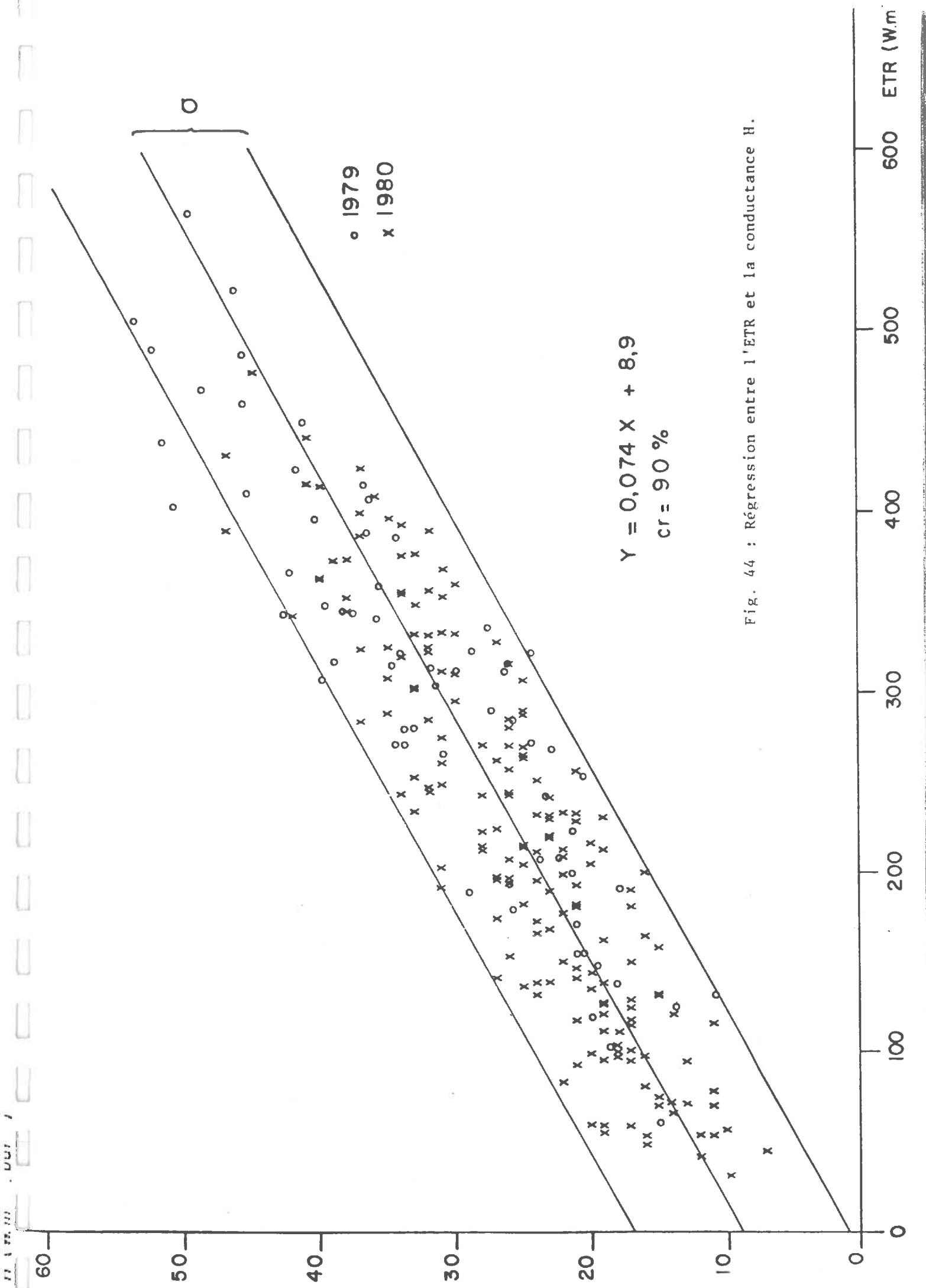


Fig. 43 : Evolution de la conductance H en fonction de l'ETR au cours d'une journée de beau temps.



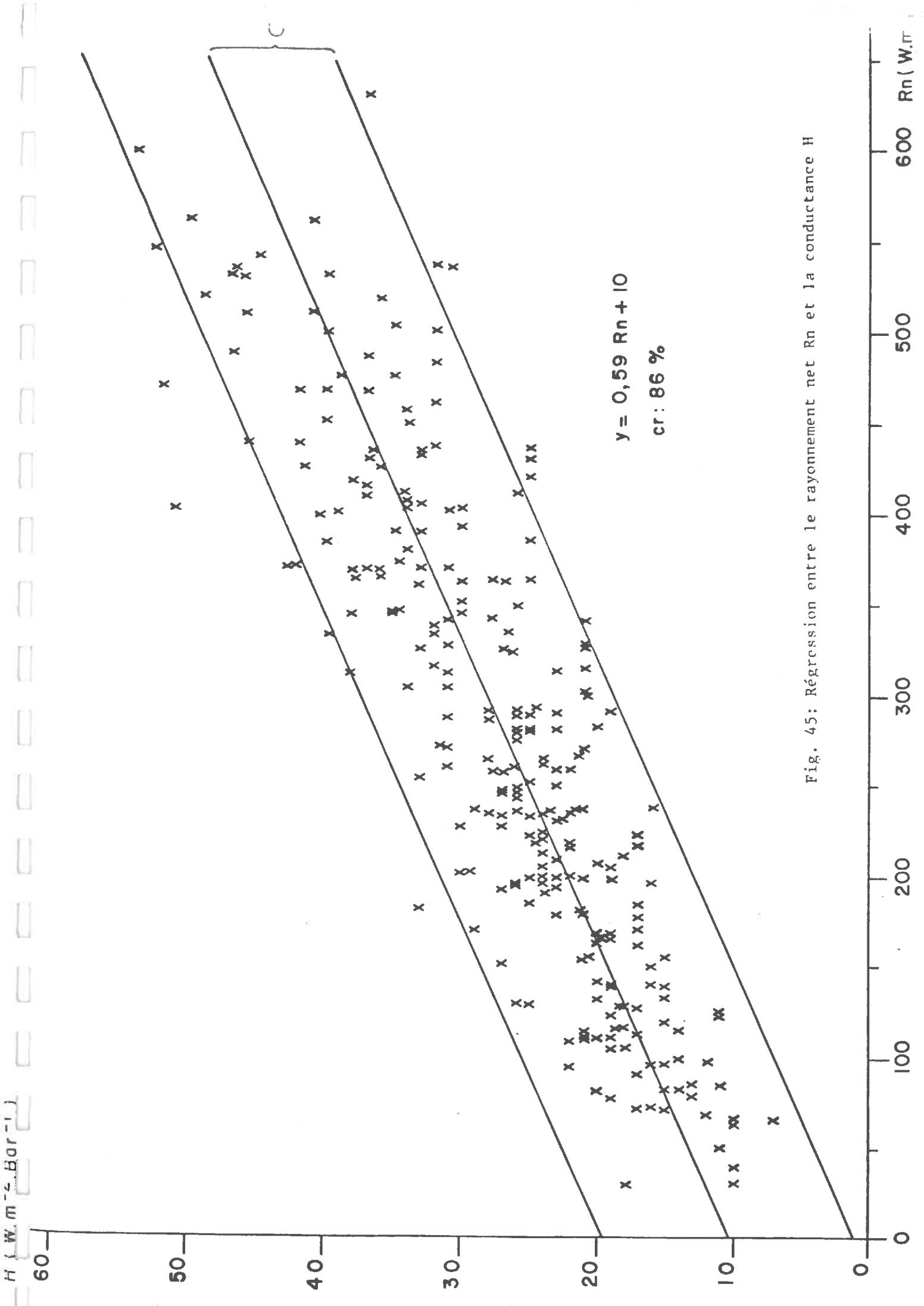


Fig. 45: Régression entre le rayonnement net R_n et la conductance H

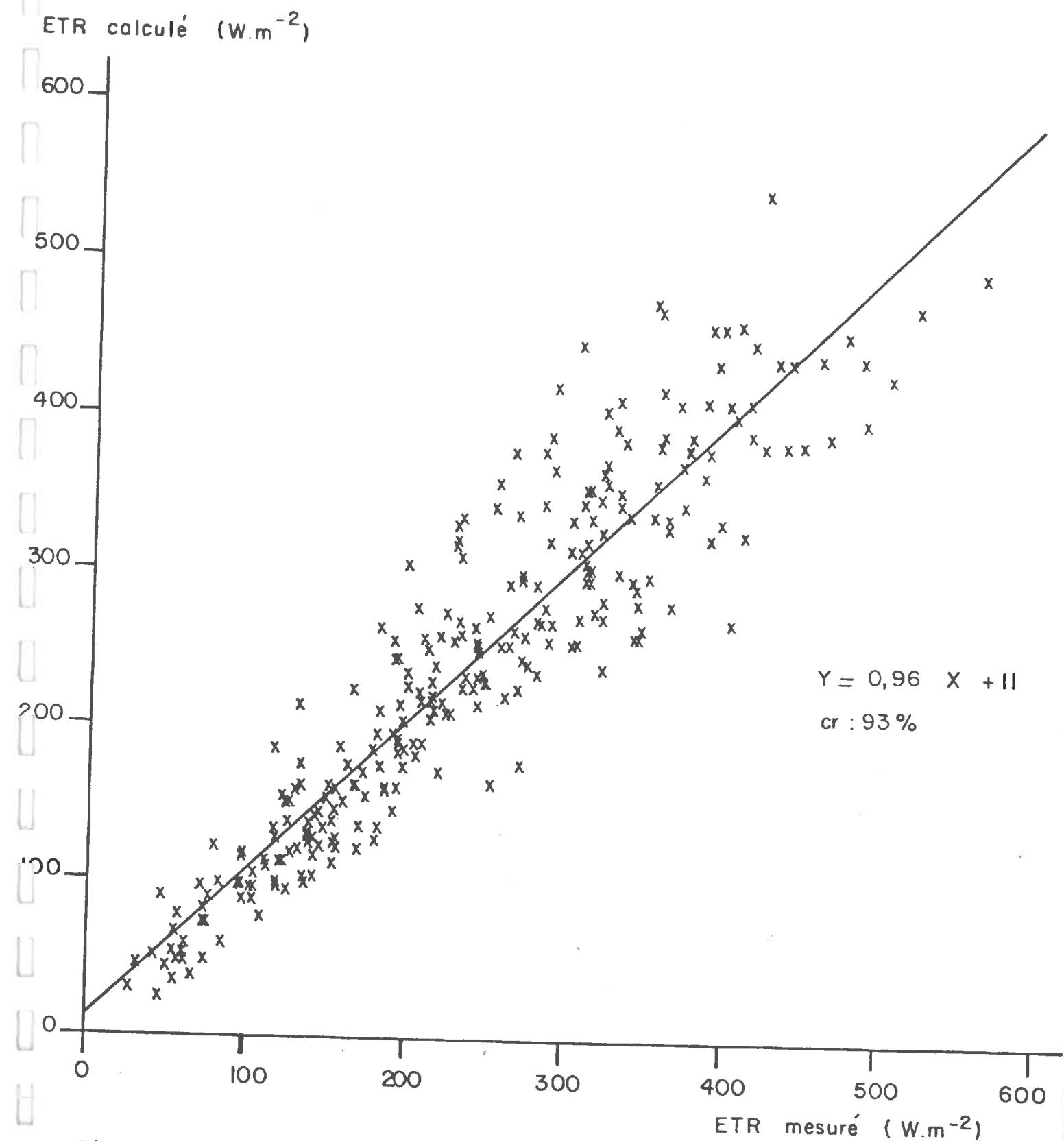


Fig. 46 : Comparaison des valeurs horaires de l'ETR calculées par la relation
 $ETR = H'(\psi_F - \psi_s)$ et celles mesurées par le B.E.A.R.N.

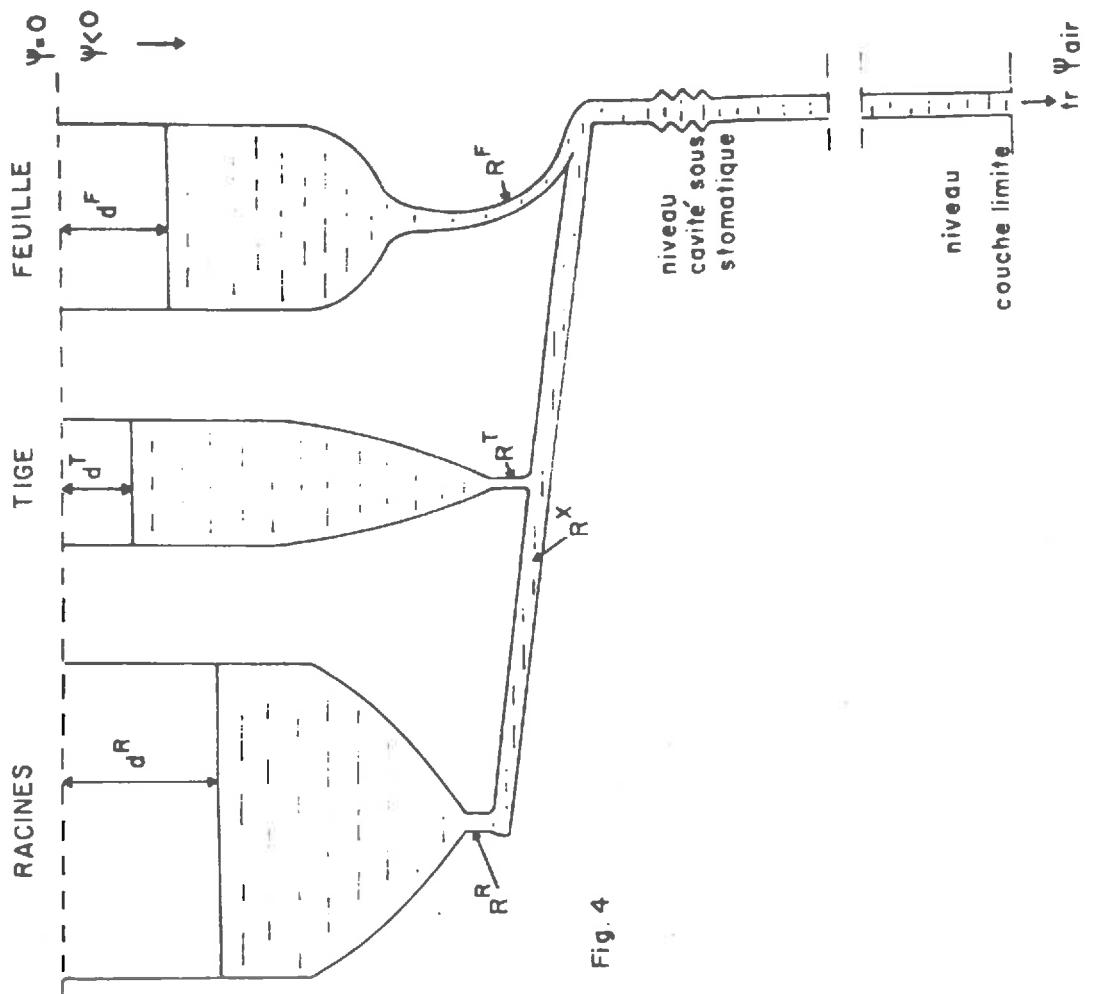


Fig. 4

Fig. 47 : Illustration schématique de la disposition des réservoirs des différents organes d'une plante (d'après CRUZAT et BODET 1974). Les auteurs mettent en évidence :

- le déficit de chaque organe dR (racine), dT (tige), dF (feuille) ;
- la résistance qui le sépare des vaisseaux du xylème : R_R , R_T , R_F ;
- la résistance R_X des vaisseaux du xylème ;
- la forme propre à chaque réservoir illustré le fait que chacun est caractérisé par un rapport potentiel/teneur en eau particulier ;
- tr : transpiration.

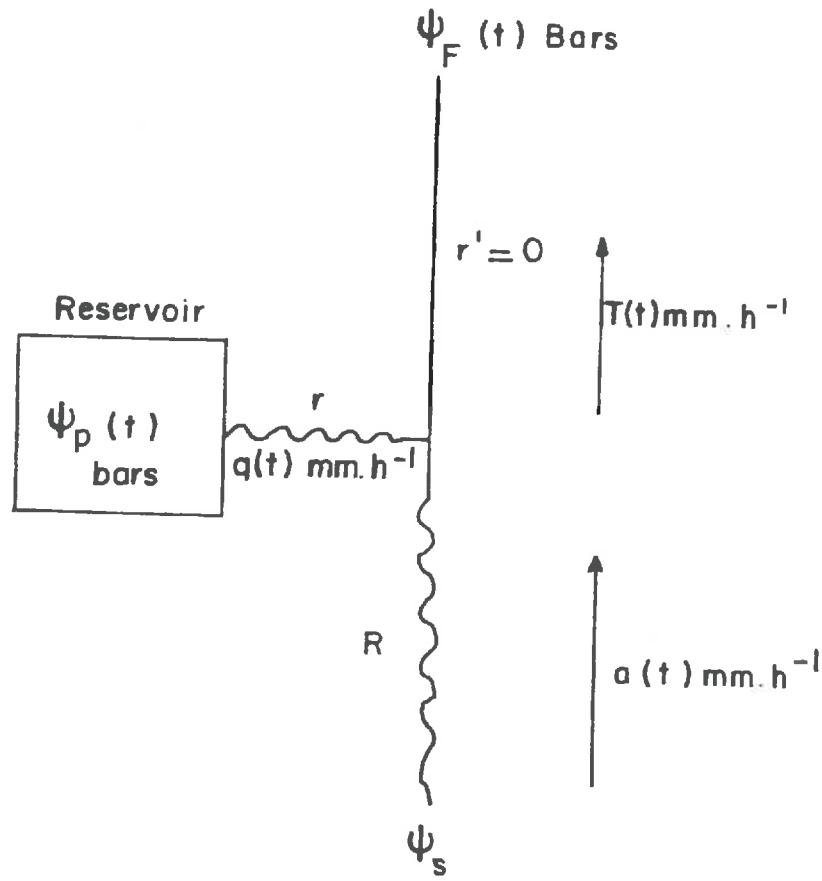


Fig. 48 : Schéma d'un modèle de transfert hydrique dans le système sol-plante.

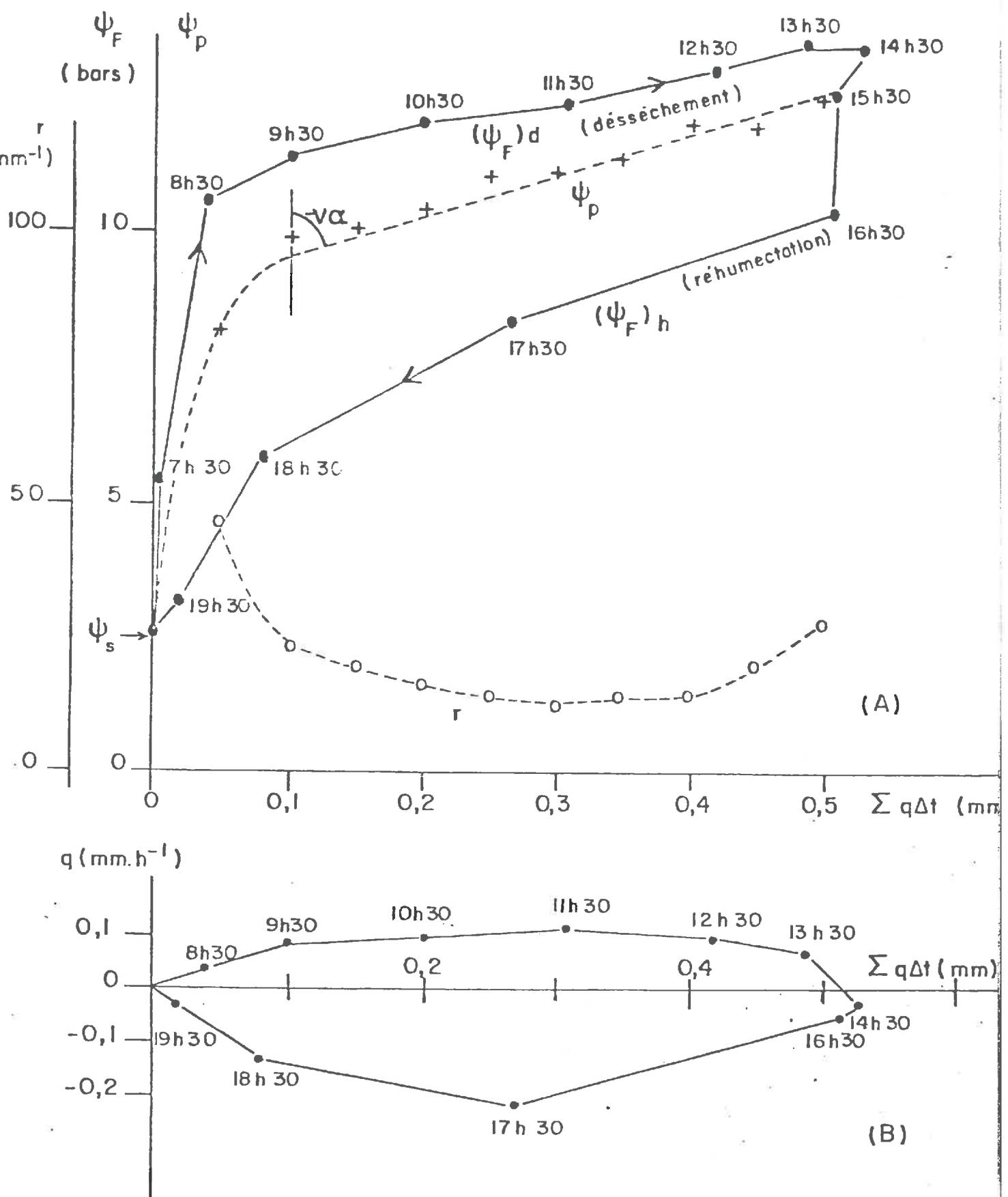


Fig. 49 : Représentation pour une journée complète de la variation de ψ_F (Fig.A) et du débit interne q (Fig. B) en fonction de la quantité d'eau totale perdue par le réservoir $\Sigma q \cdot \Delta t$. Sont en plus représentées (Fig. A) les valeurs calculées de ψ_p et r .

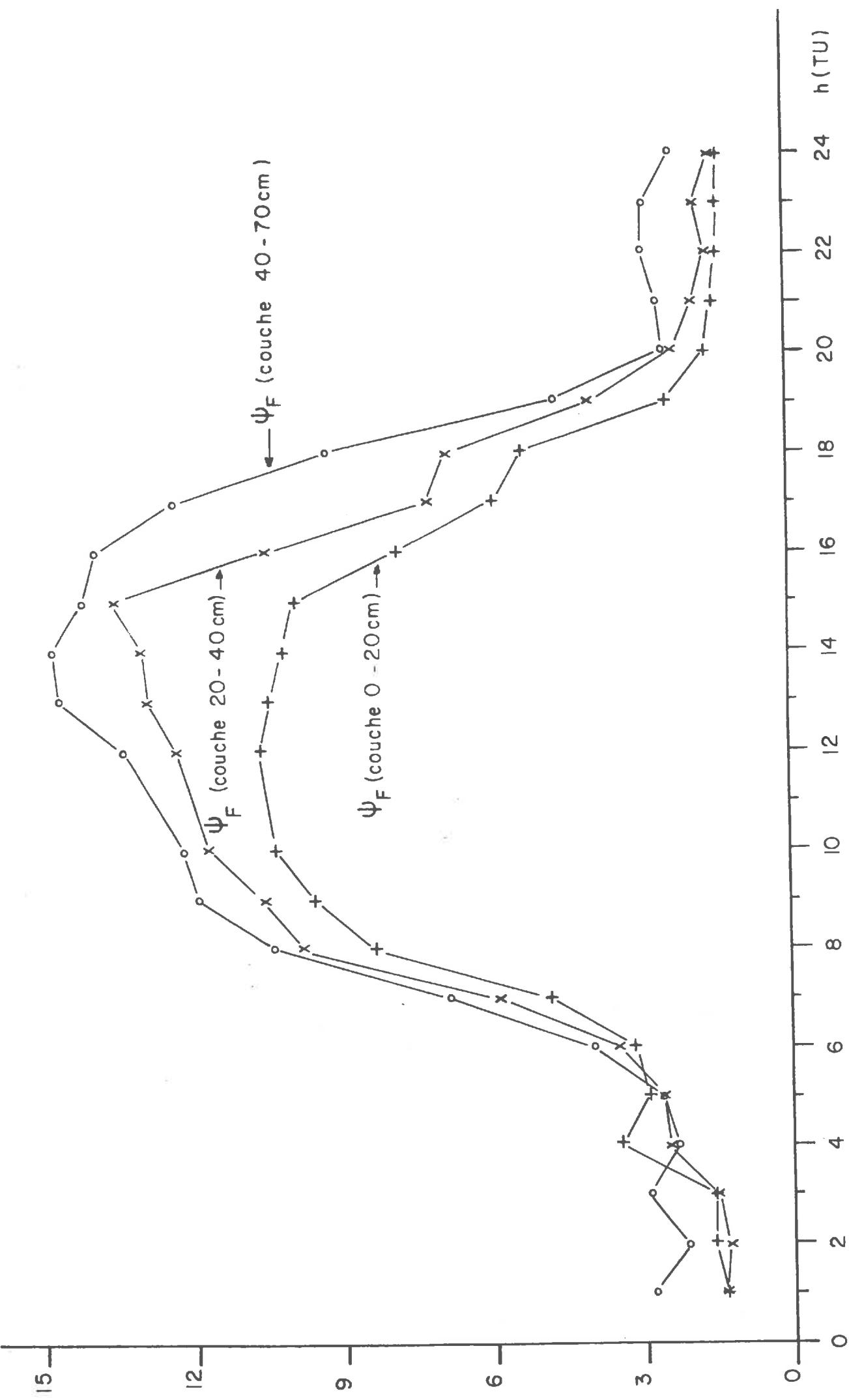


Fig. 50 : Evolution au cours de la journée du potentiel foliaire mesuré dans trois strates de végétation.

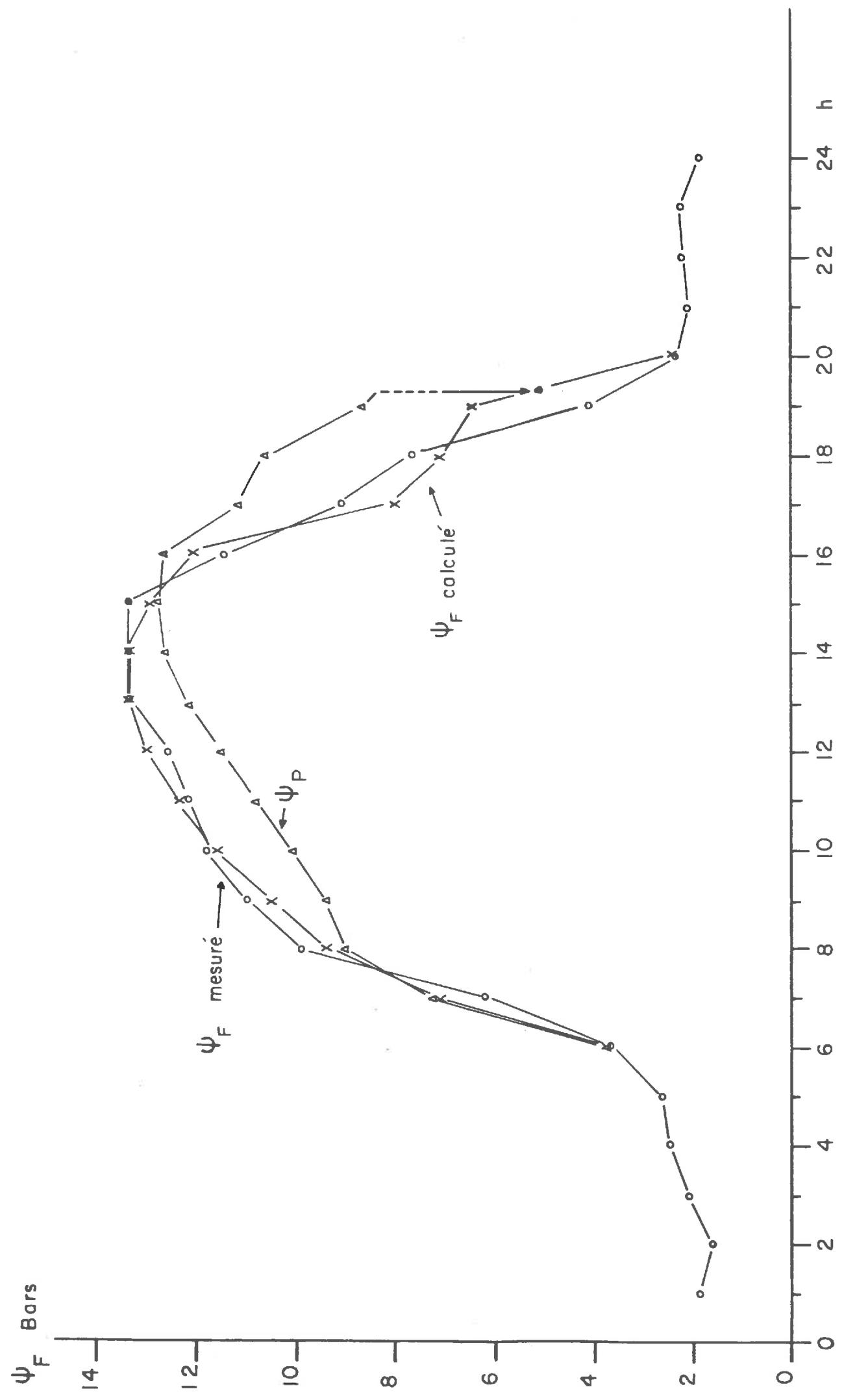


Fig. 51 : Comparaison au cours d'une journée complète de ψ_p et ψ_F calculés par le modèle.

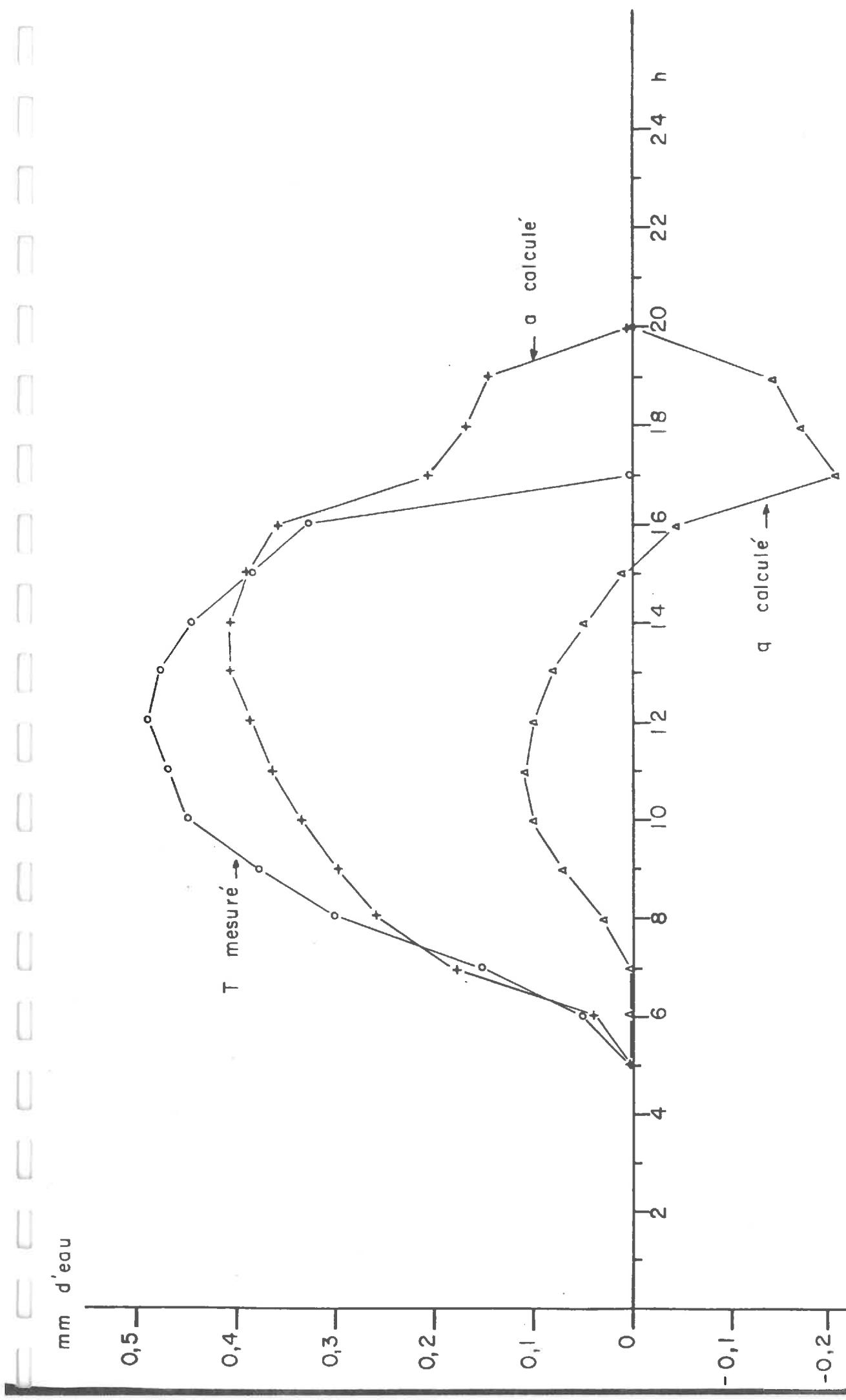


Fig. 52 : Evolution au cours d'une journée complète de la transpiration mesurée (T) et du flux intérieur (q) calculés par le modèle.

$\psi_F - \psi_S$ calculé (Bars)

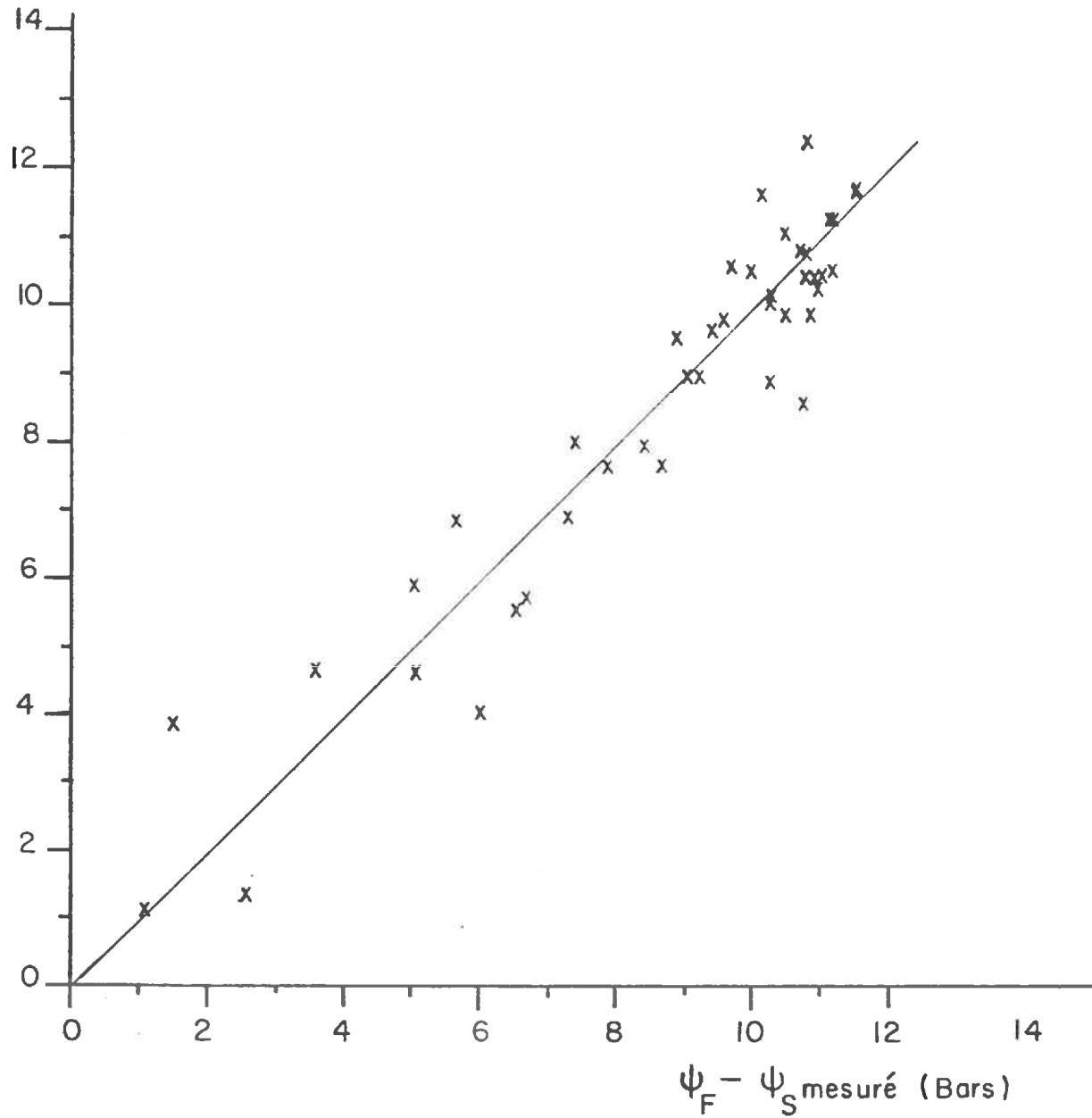


Fig. 53 : Valeurs horaires de $\psi_F - \psi_S$ calculées par le modèle en fonction des valeurs mesurées au cours de 4 journées de beau temps.

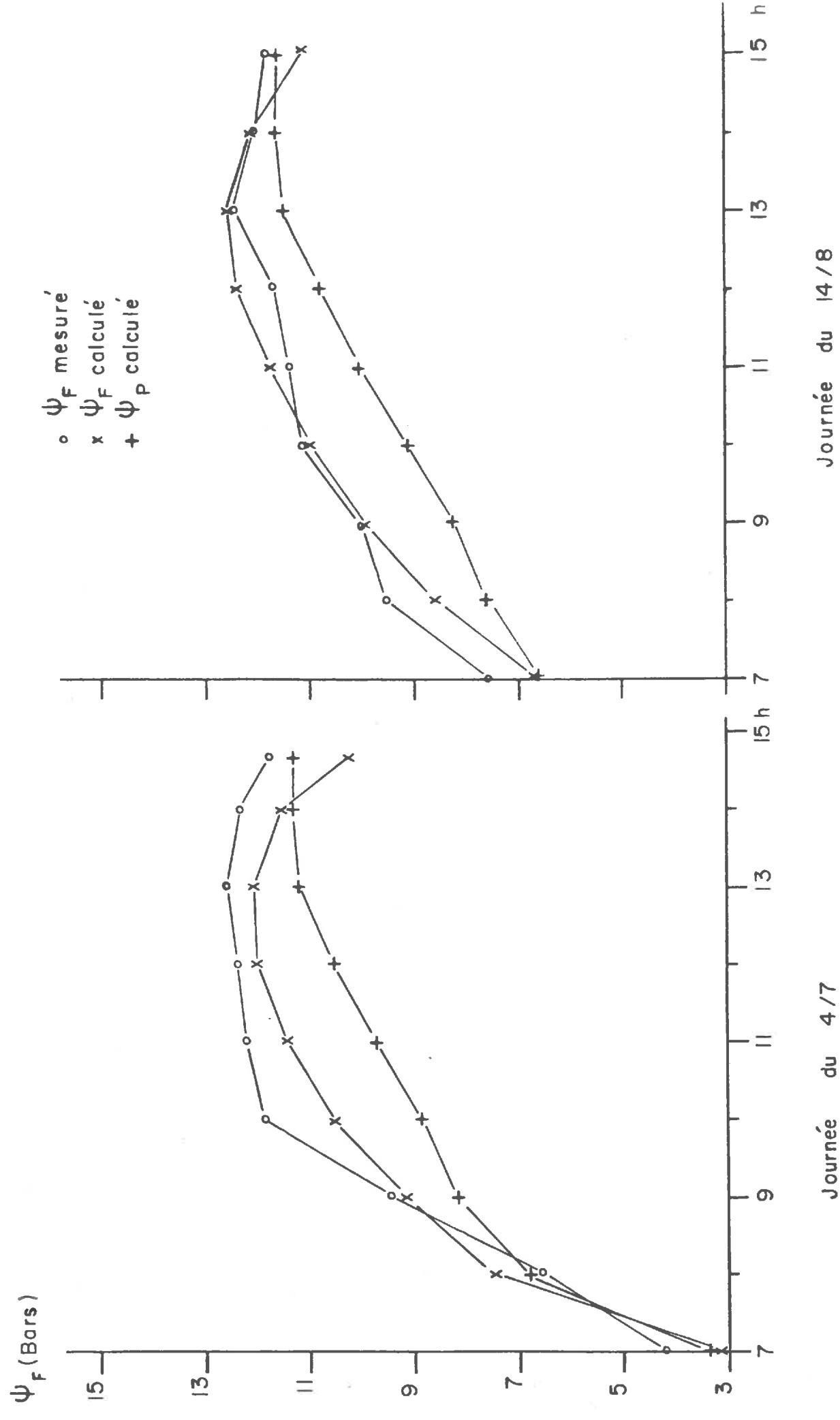
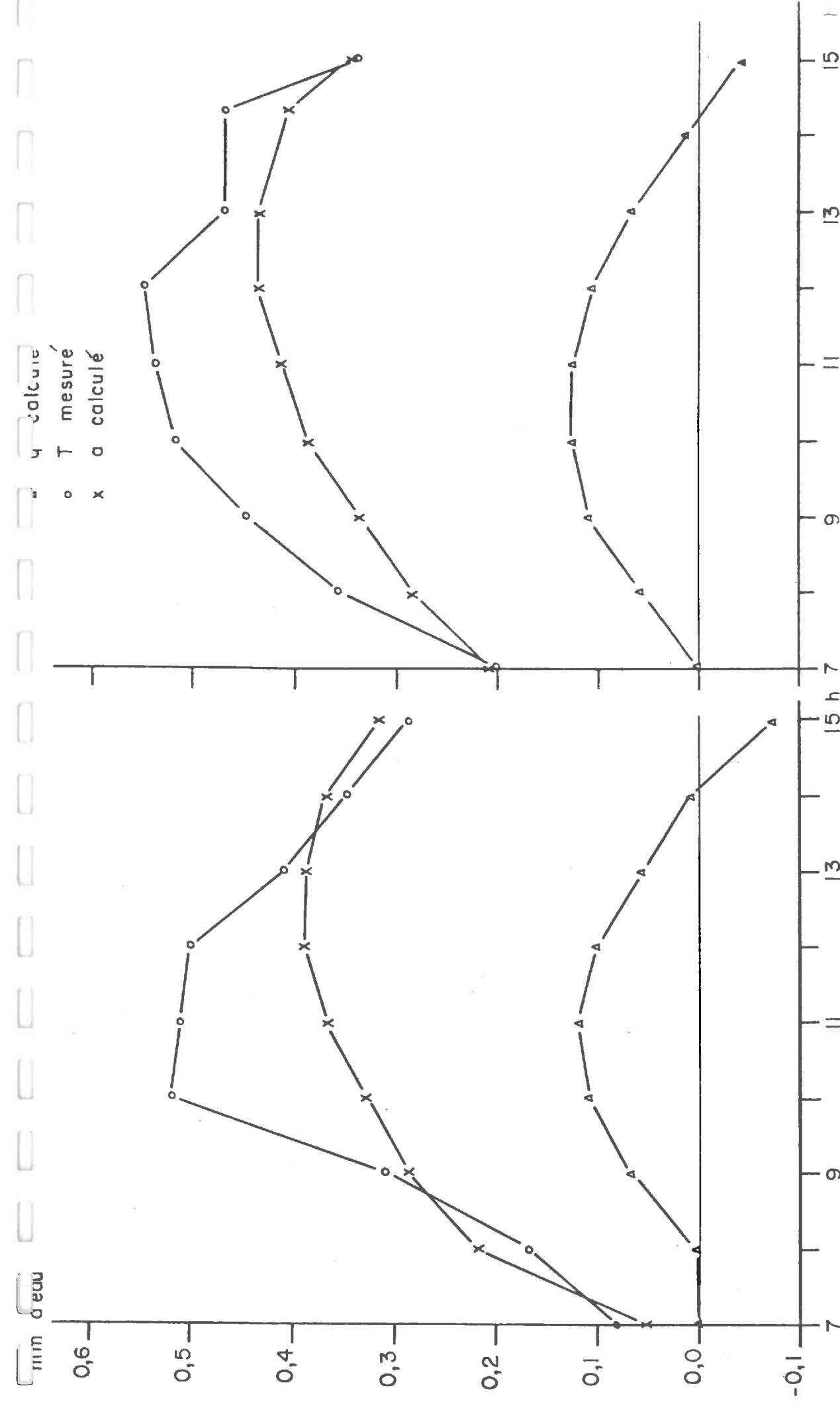


Fig. 54 : Evolution de ψ_F mesuré, de ψ_p et ψ_F calculés par le modèle au cours de 2 journées de beau temps.

Journée du 14/8/80

Journée du 4/7/80

Fig. 55 : Evolution de la transpiration mesurée (T), de l'absorption (a) et du flux intérieur (q) calculés par le modèle au cours de 2 journées de beau temps.



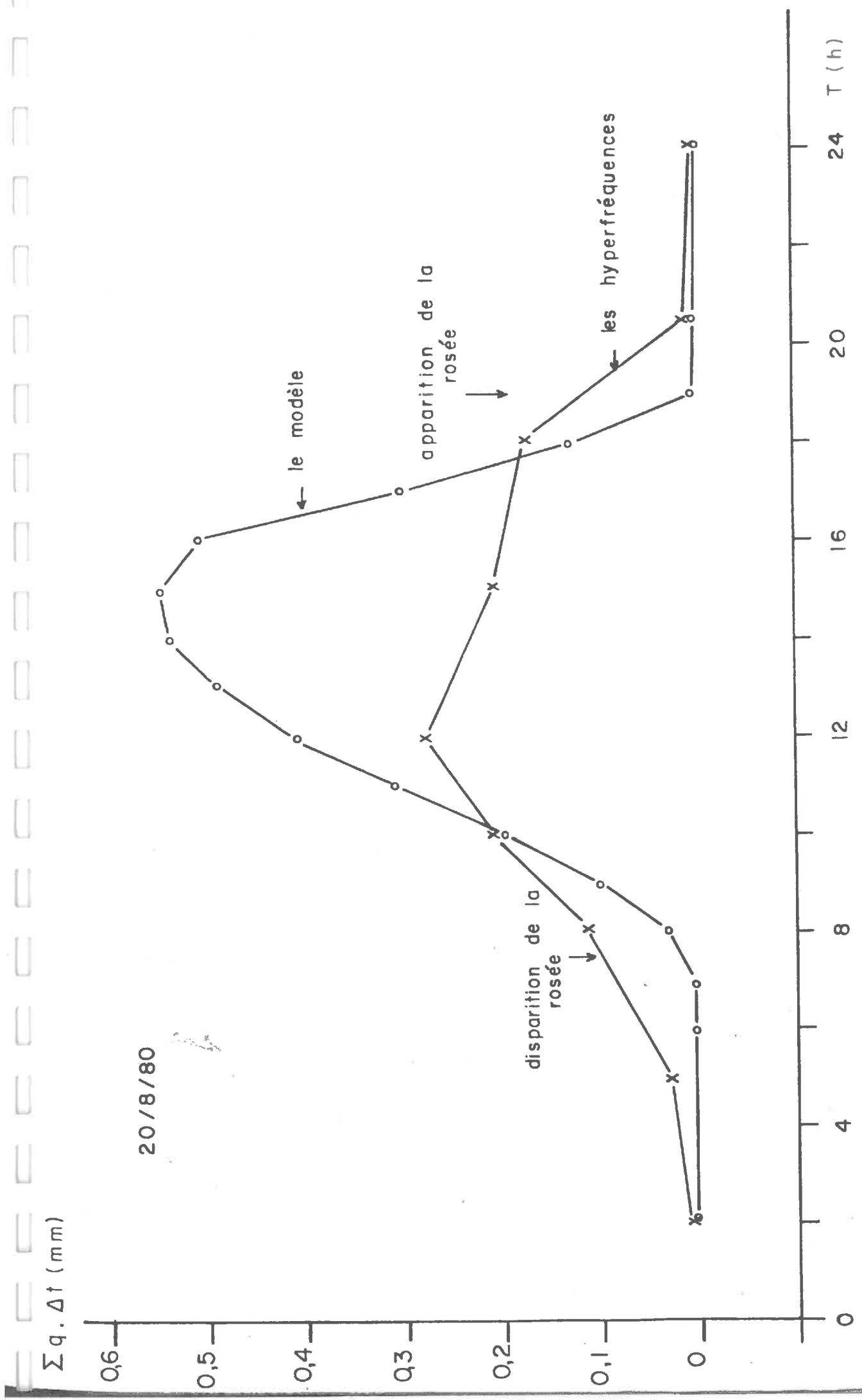


Fig. 56 : Comparaison au cours d'une journée complète de la somme du flux intérieur $\Sigma q \cdot \Delta t$ donnée par le modèle avec l'évolution du contenu en eau de la partie aérienne de la plante.

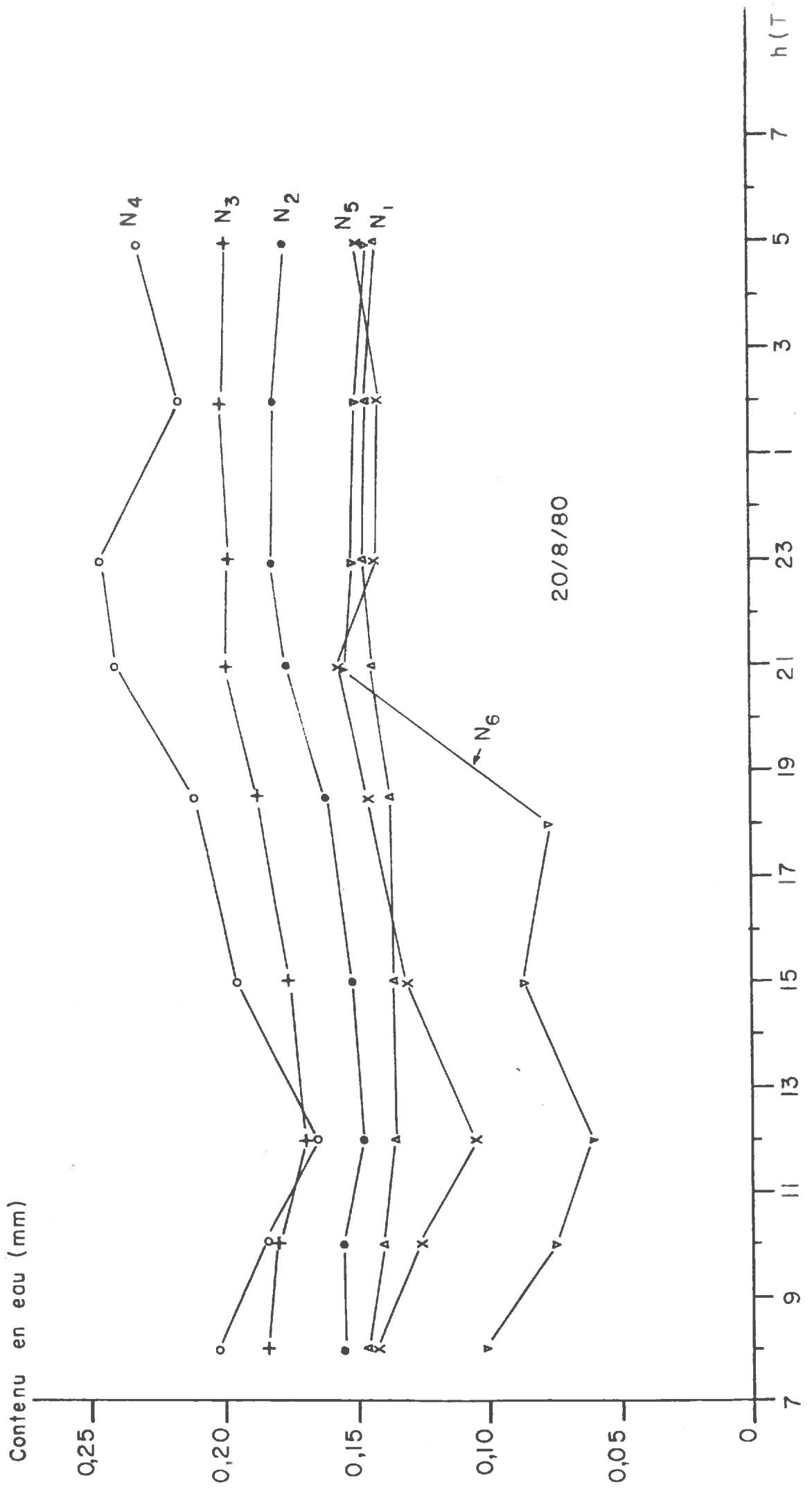


Fig. 57 : Evolution journalière du contenu en eau par tranche de végétation de 10 cm de hauteur.

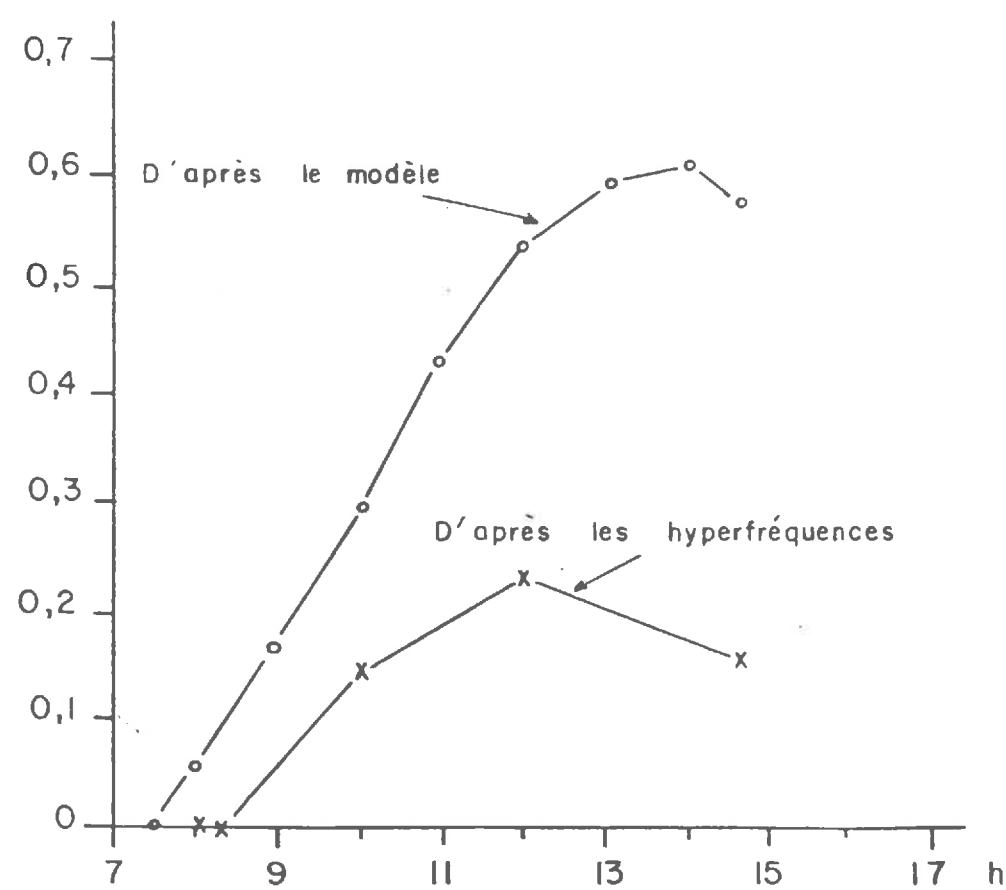
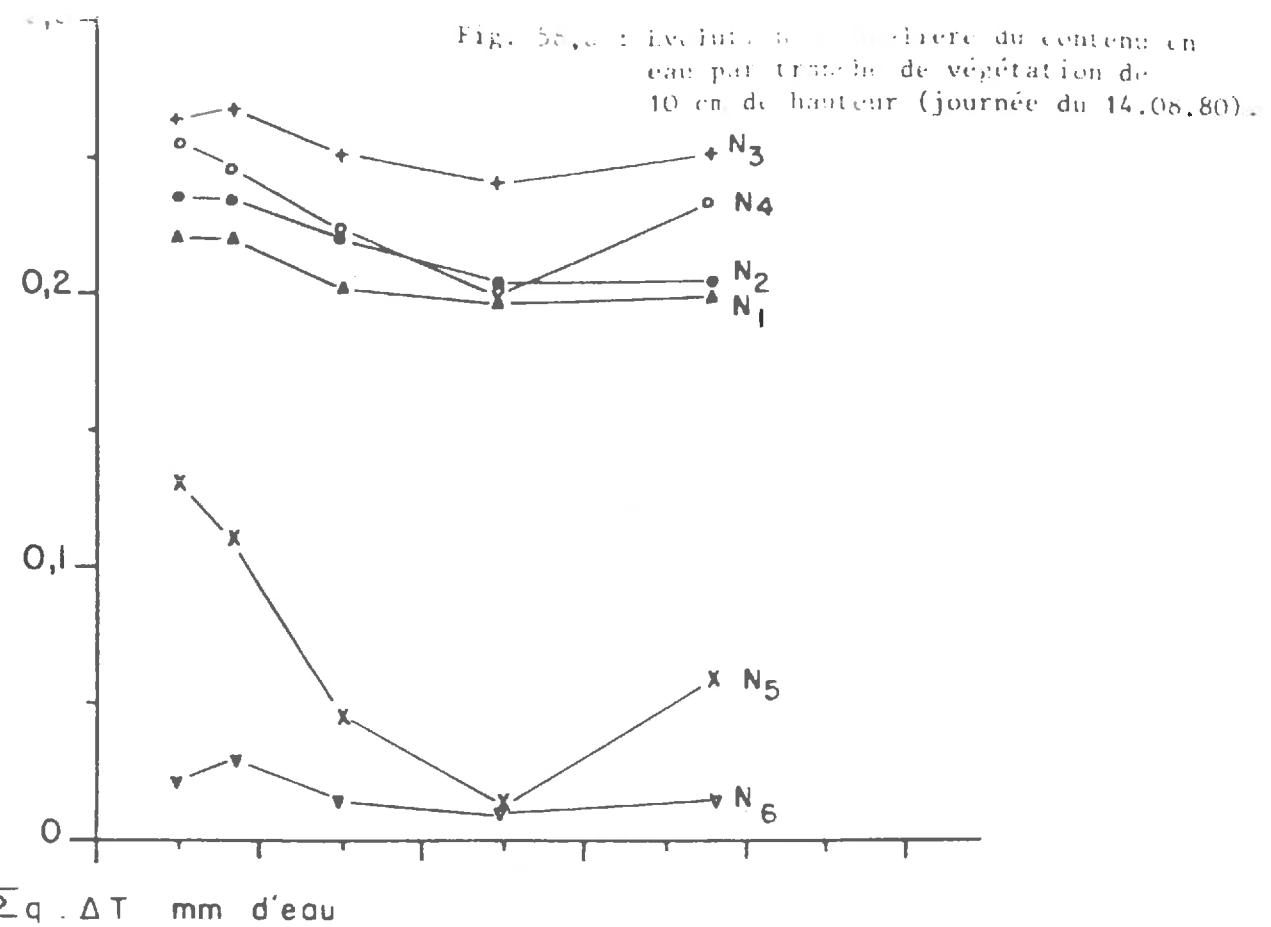
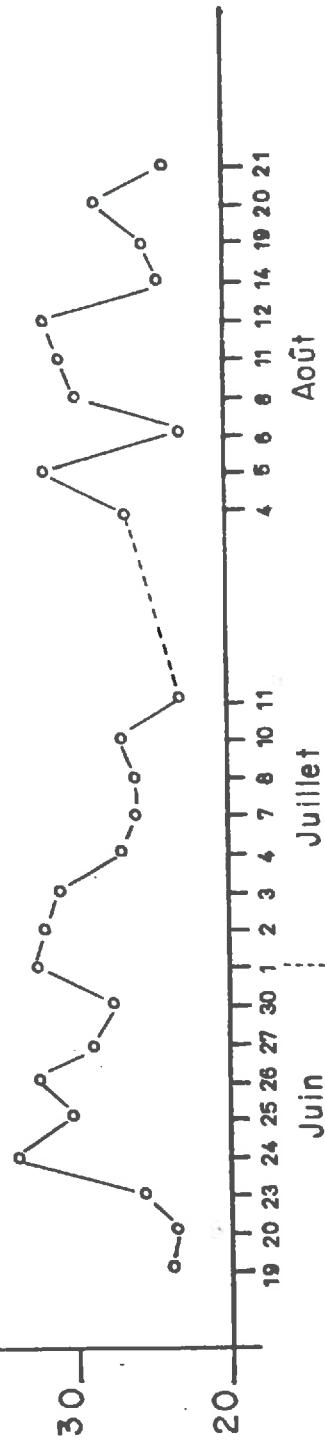


Fig. 58,b : Comparaison au cours de la journée de la somme du flux intérieur $\sum q \cdot \Delta T$ donné par le modèle avec l'évolution du contenu en eau de la partie aérienne de la plante (journée du 14.08.80).

Fig. 59,a : Evolution au cours de la période de mesure des valeurs du coefficient B .



Contribution du réservoir plante (mm)

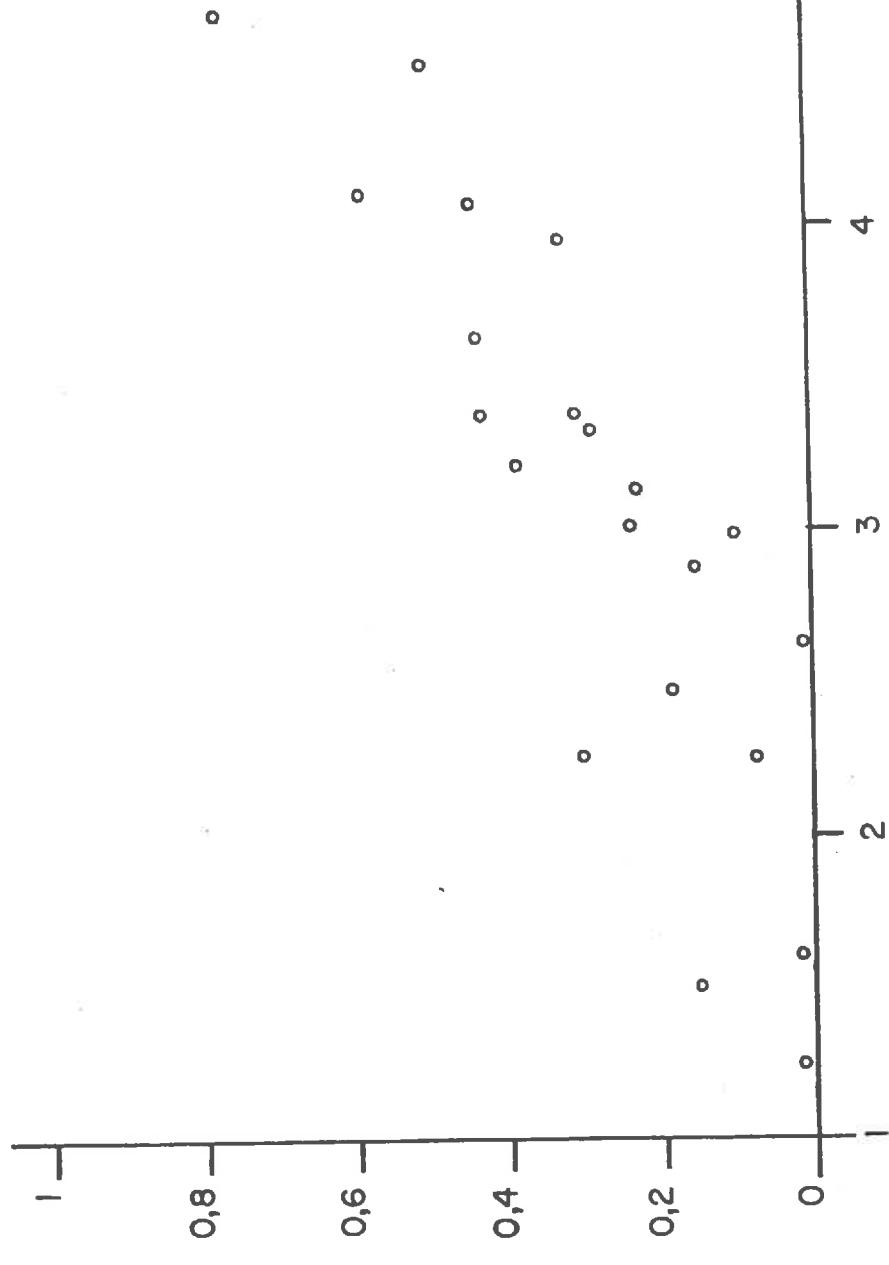


Fig. 59,b : La contribution du réservoir-plante calculée à partir d'un coefficient B moyen en fonction de l'ETR journalière.

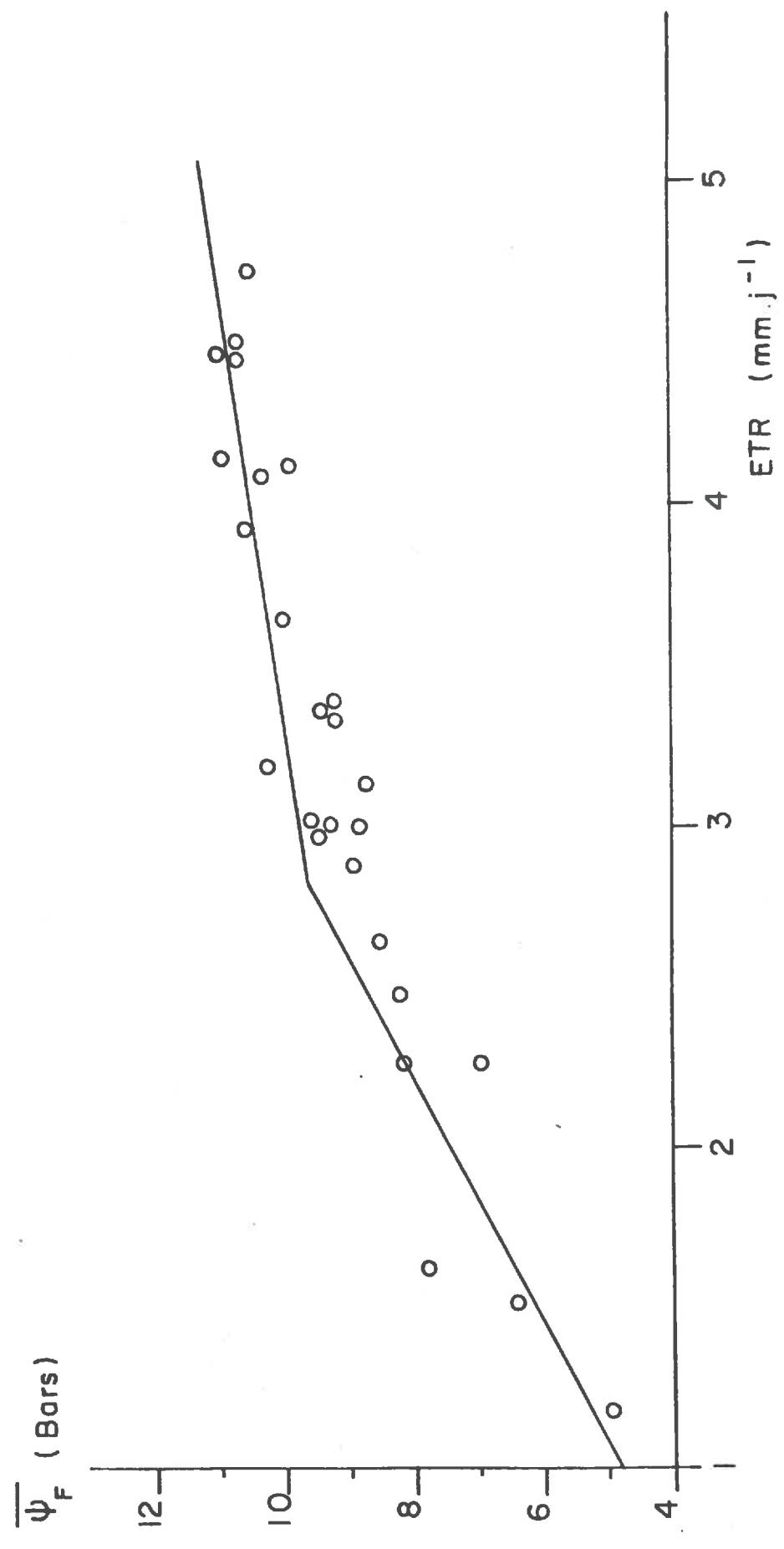


Fig. 60 : Evolution du potentiel foliaire moyen journalier ($\bar{\Psi}_F$) en fonction de l'ETR journalière.

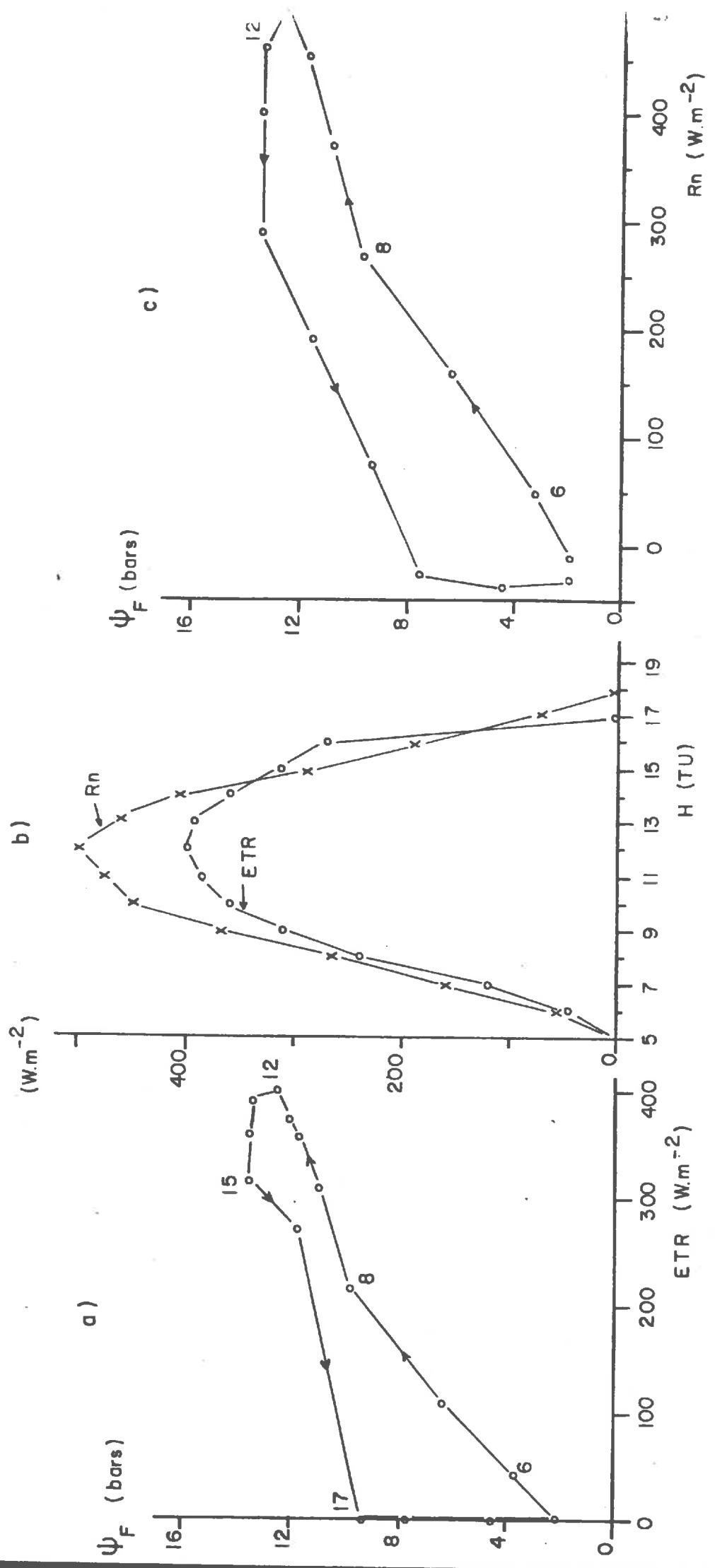


Figure 61.

- a - Relation expérimentale entre ψ_F et l'ETR au cours de la journée.
- b - Evolution horaire de l'ETR et du Rayonnement net Rn au cours de la journée.
- c - Relation expérimentale entre ψ_F et Rn au cours de la journée.

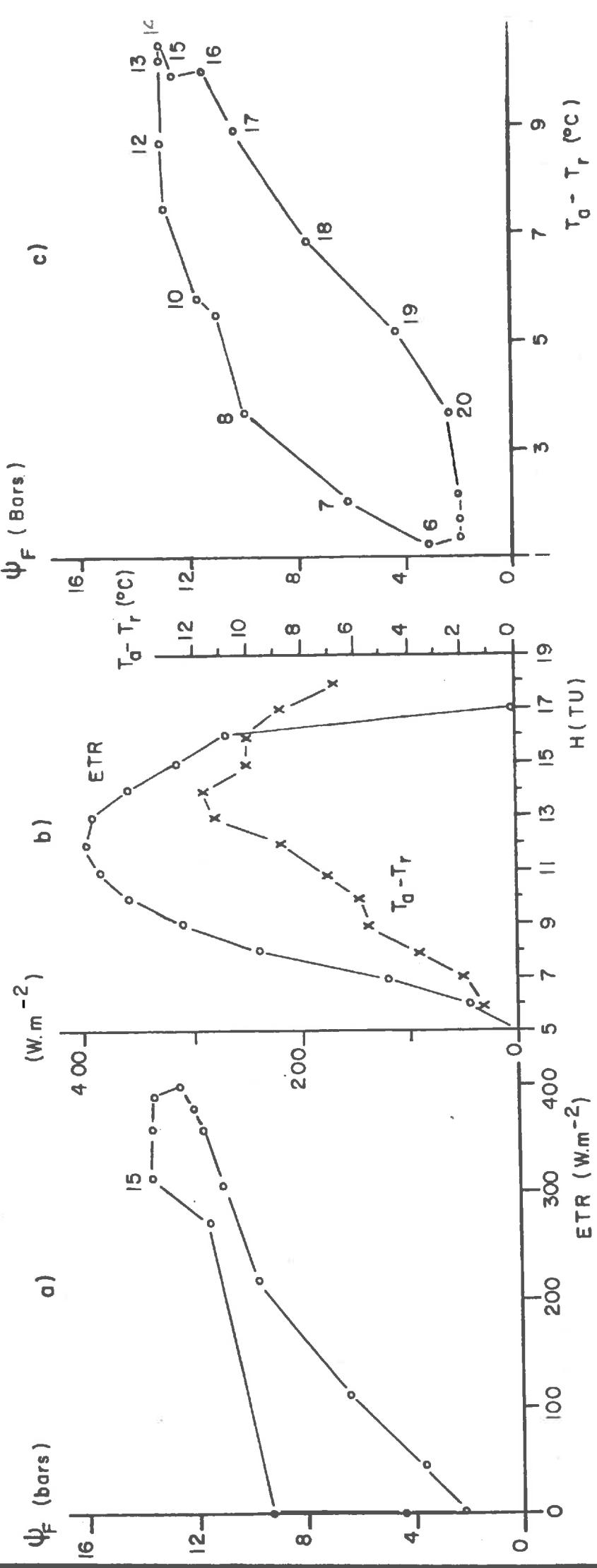
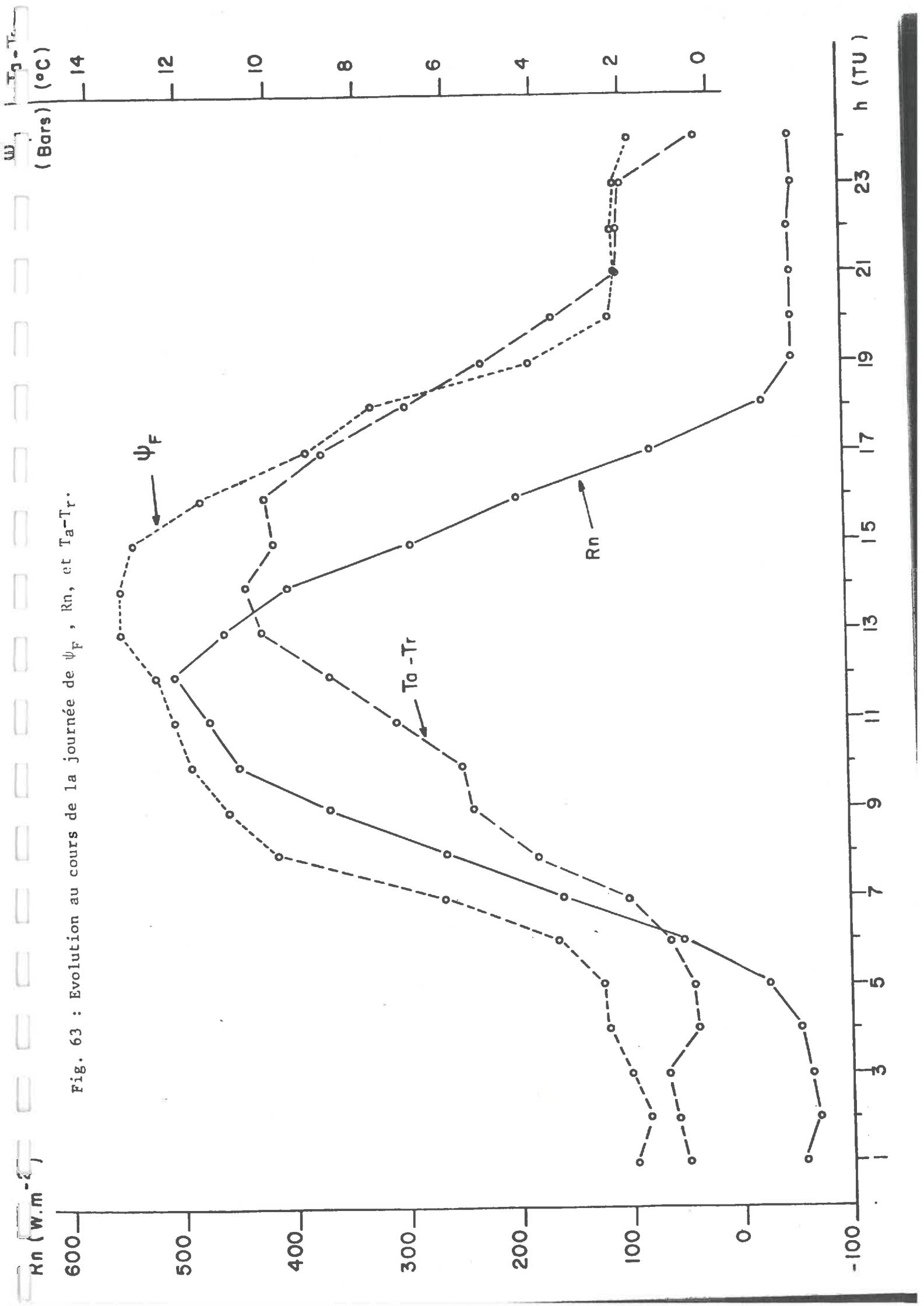


Figure 62.

- a - Relation expérimentale entre Ψ_F et l'ETR au cours de la journée.
- b - Evolution horaire de l'ETR et du déficit hydrique de l'air $T_a - T_r$ au cours de la journée.
- c - Relation expérimentale entre Ψ_F et $T_a - T_r$ au cours de la journée.

Fig. 63 : Evolution au cours de la journée de ψ_F , Rn , et $T_a - T_r$.



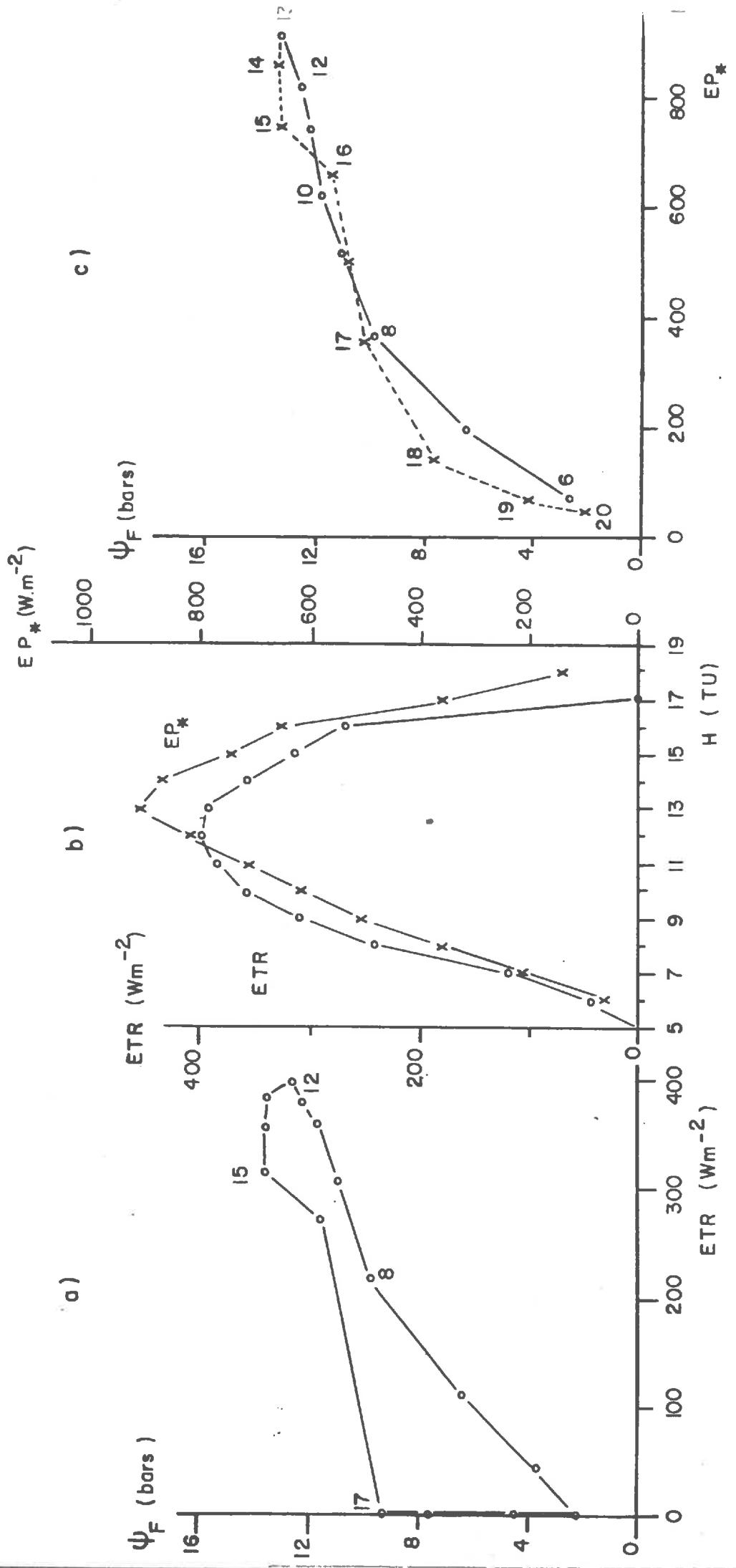


FIGURE 64.

a - Relation expérimentale entre Ψ_F et l'ETR au cours de la journée.

b - Evolution horaire de l'ETR et de la demande climatique EP_*

c - Relation expérimentale entre Ψ_F et EP_* au cours de la journée.

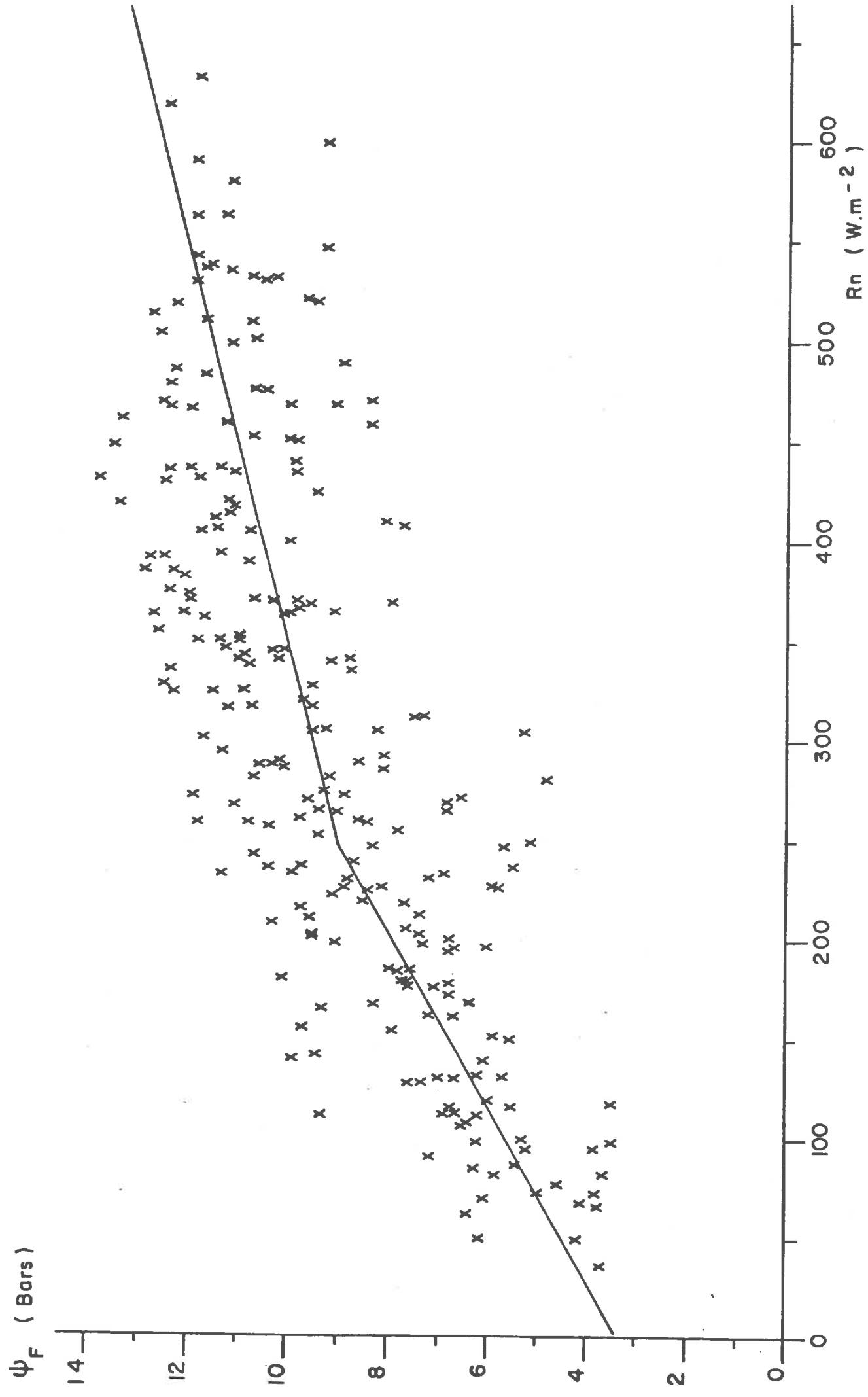


Fig. 65 : Relation entre le potentiel foliaire et le rayonnement net (base horaire).

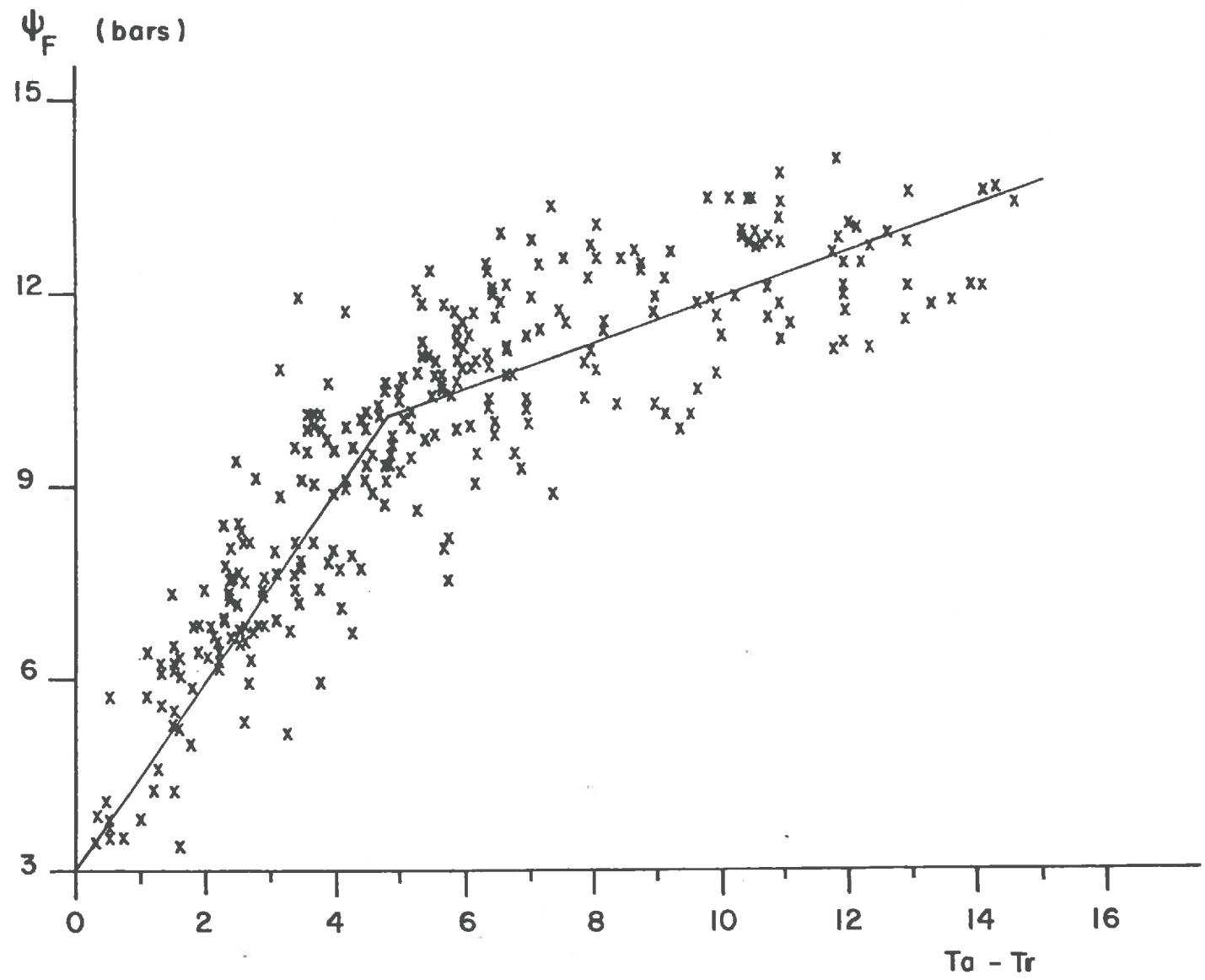


Fig. 66 : Relation entre le potentiel foliaire et le déficit hydrique de l'air (base horaire).

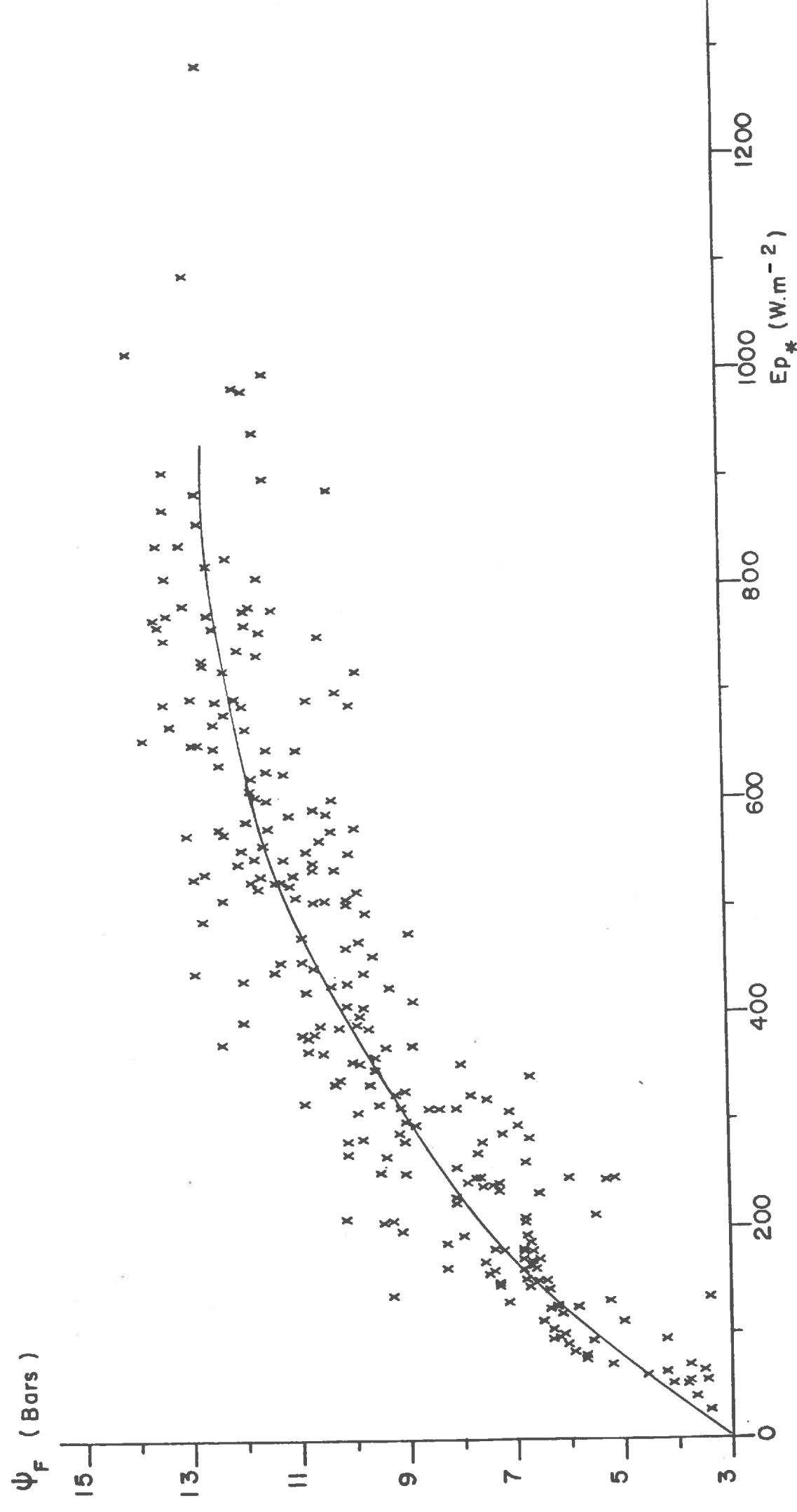


Fig. 67 : Relation entre le potentiel foliaire et la demande climatique (base horaire).

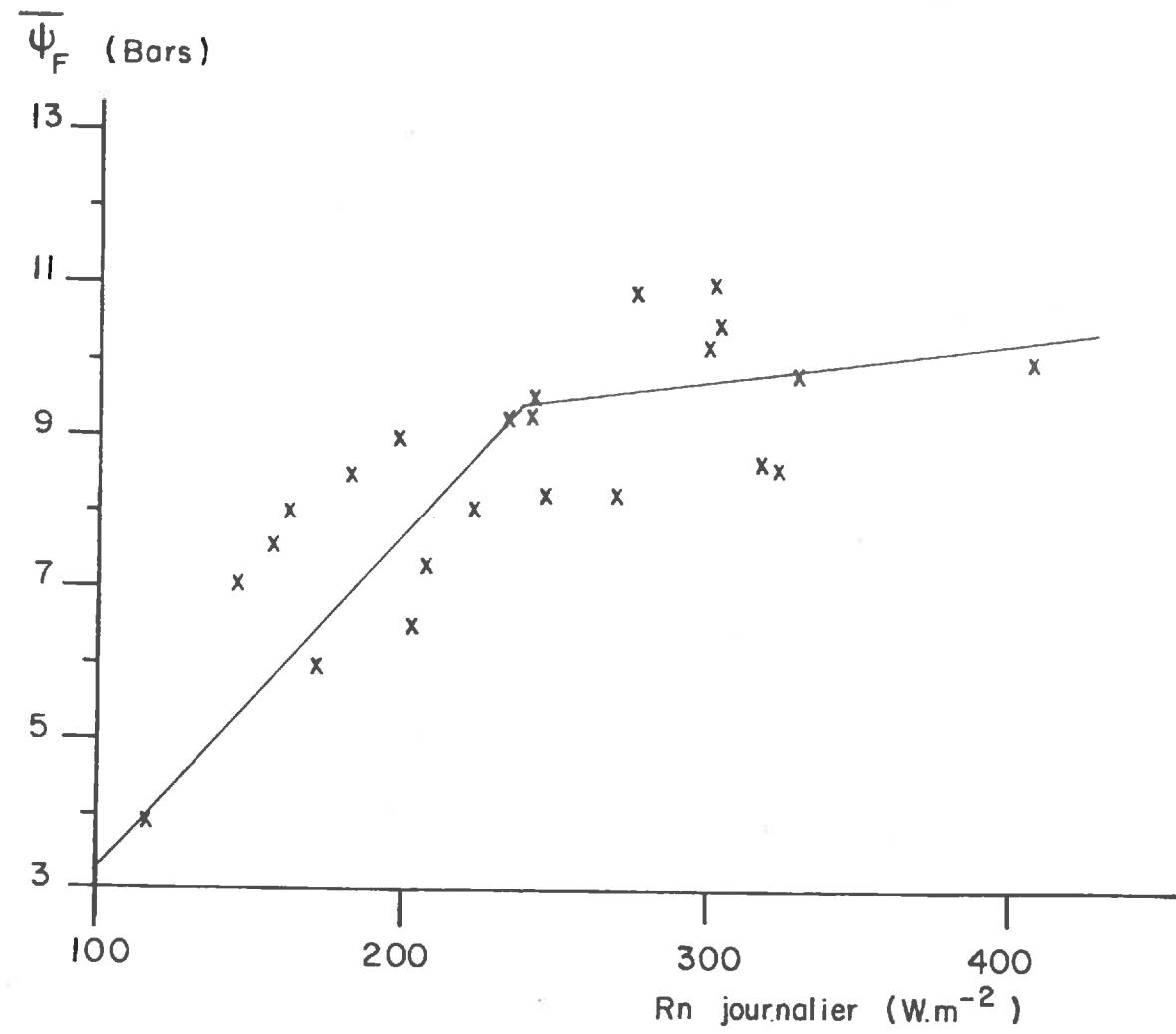


Fig. 68,a : Relation entre le potentiel foliaire et le rayonnement net (base journalière).

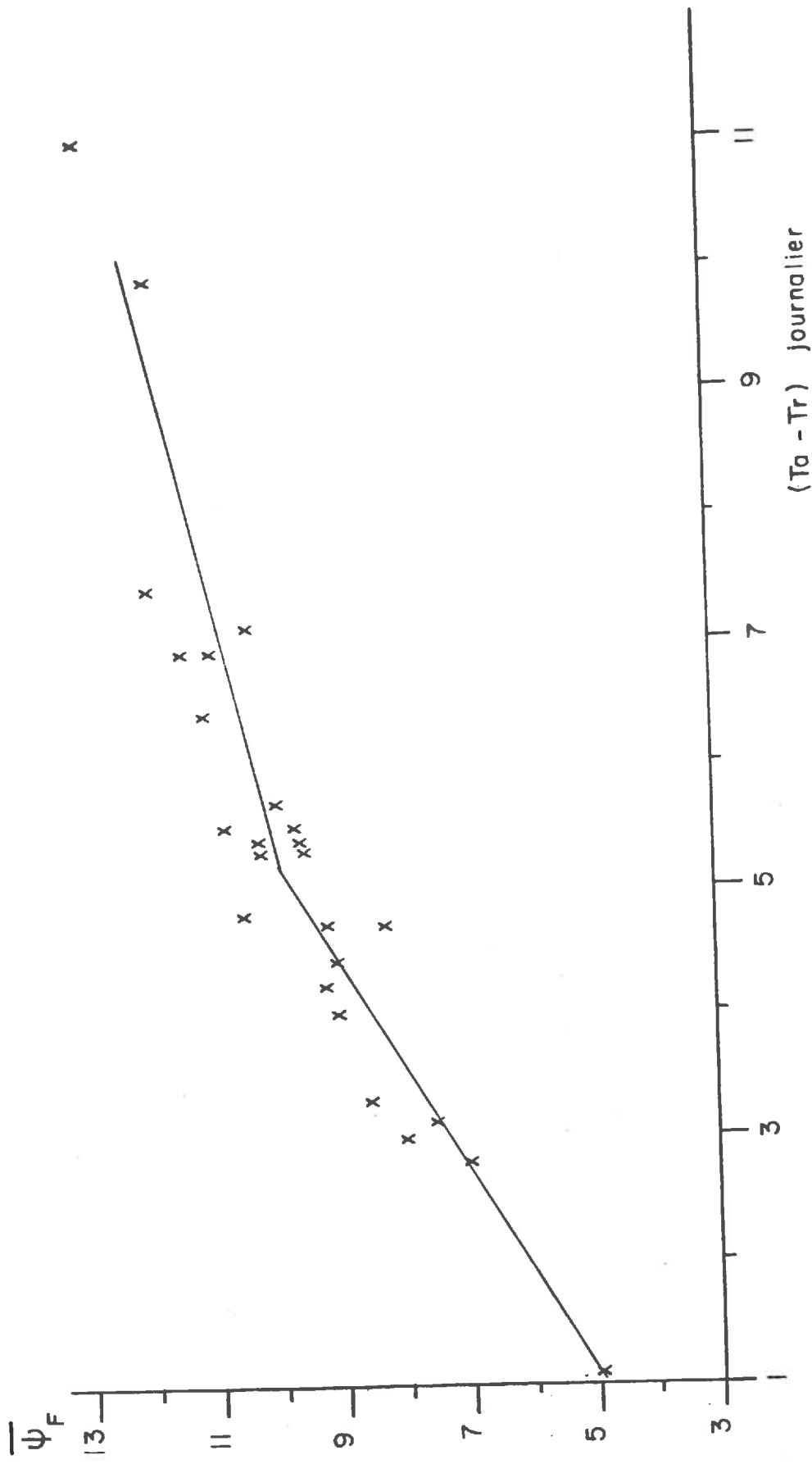


Fig. 68, b : Relation entre le potentiel foliaire et le déficit hydrique de l'air $T_a - T_r$ (base journalière).

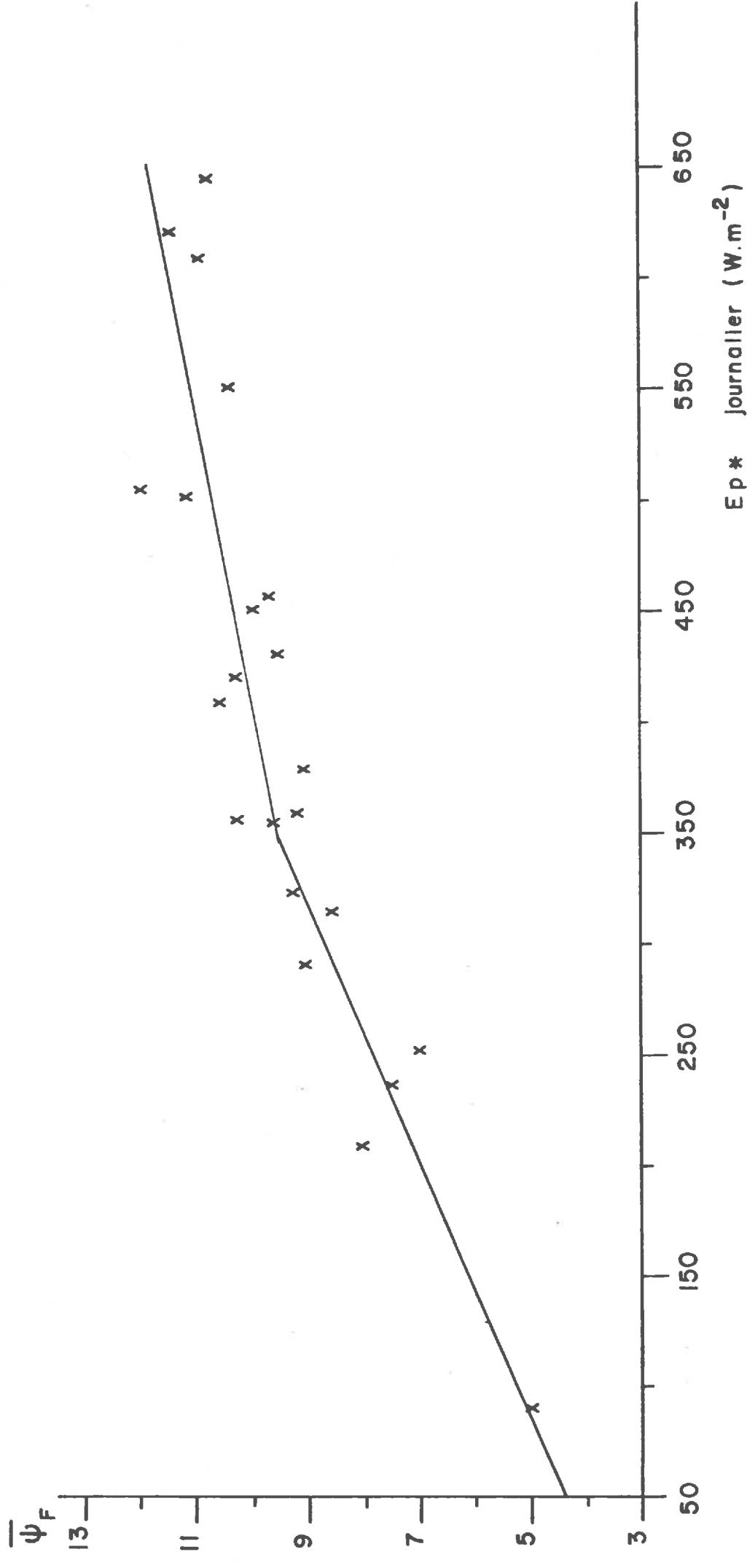


Fig. 68,c : Relation entre le potentiel foliaire et la demande climatique EP_* (base journalière).

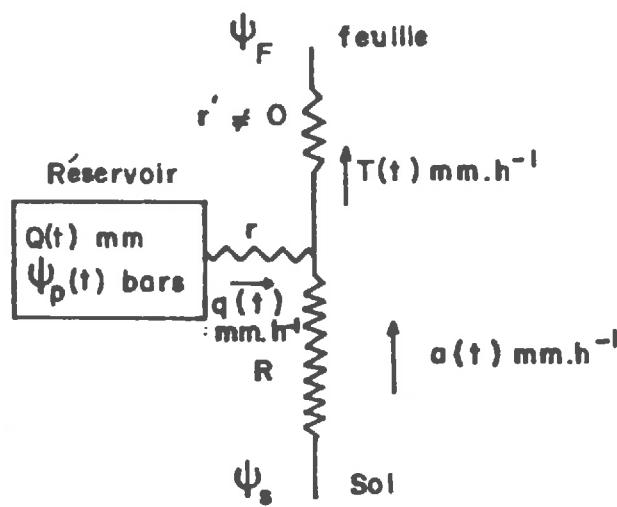


Fig. 69 (a)

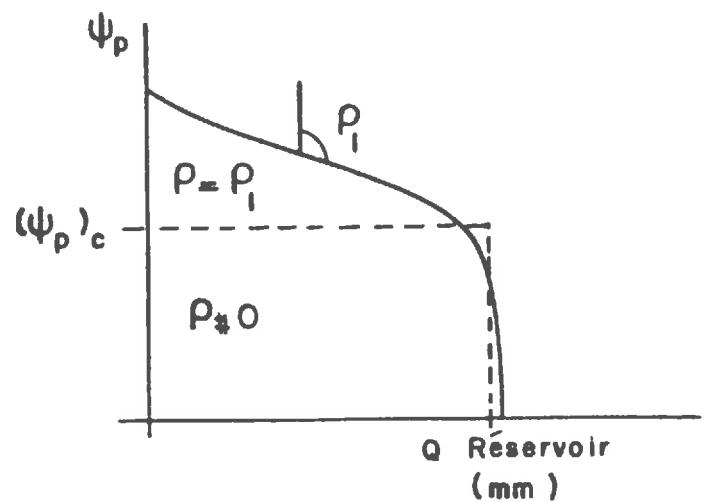


Fig. 69 (b)

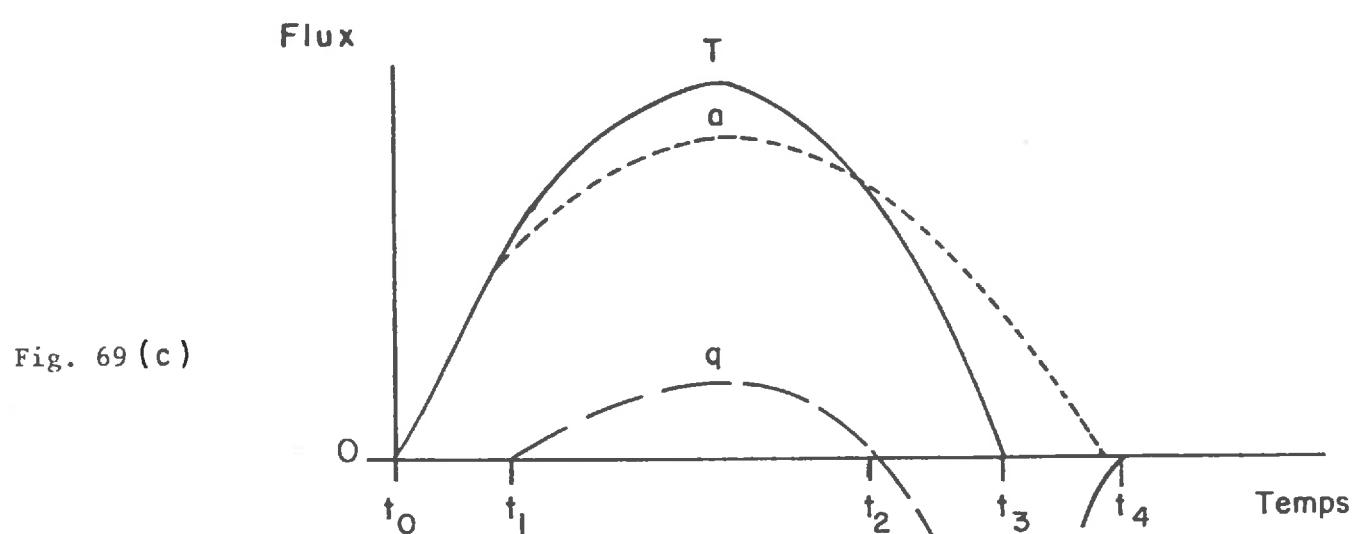


Fig. 69 (c)

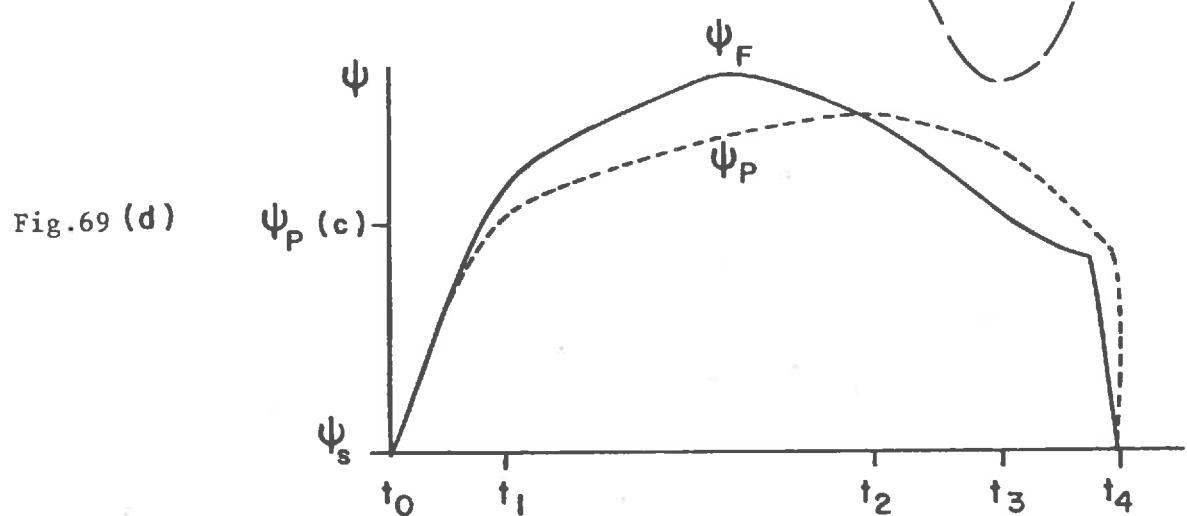


Fig. 69 (d)

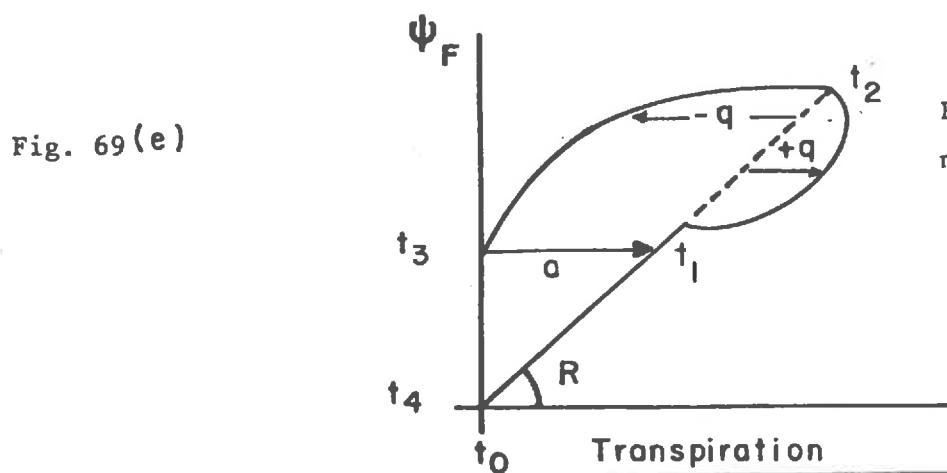


Fig. 69 (e)

Fig. 69
Présentation récapitulative du modèle et de ses sorties.

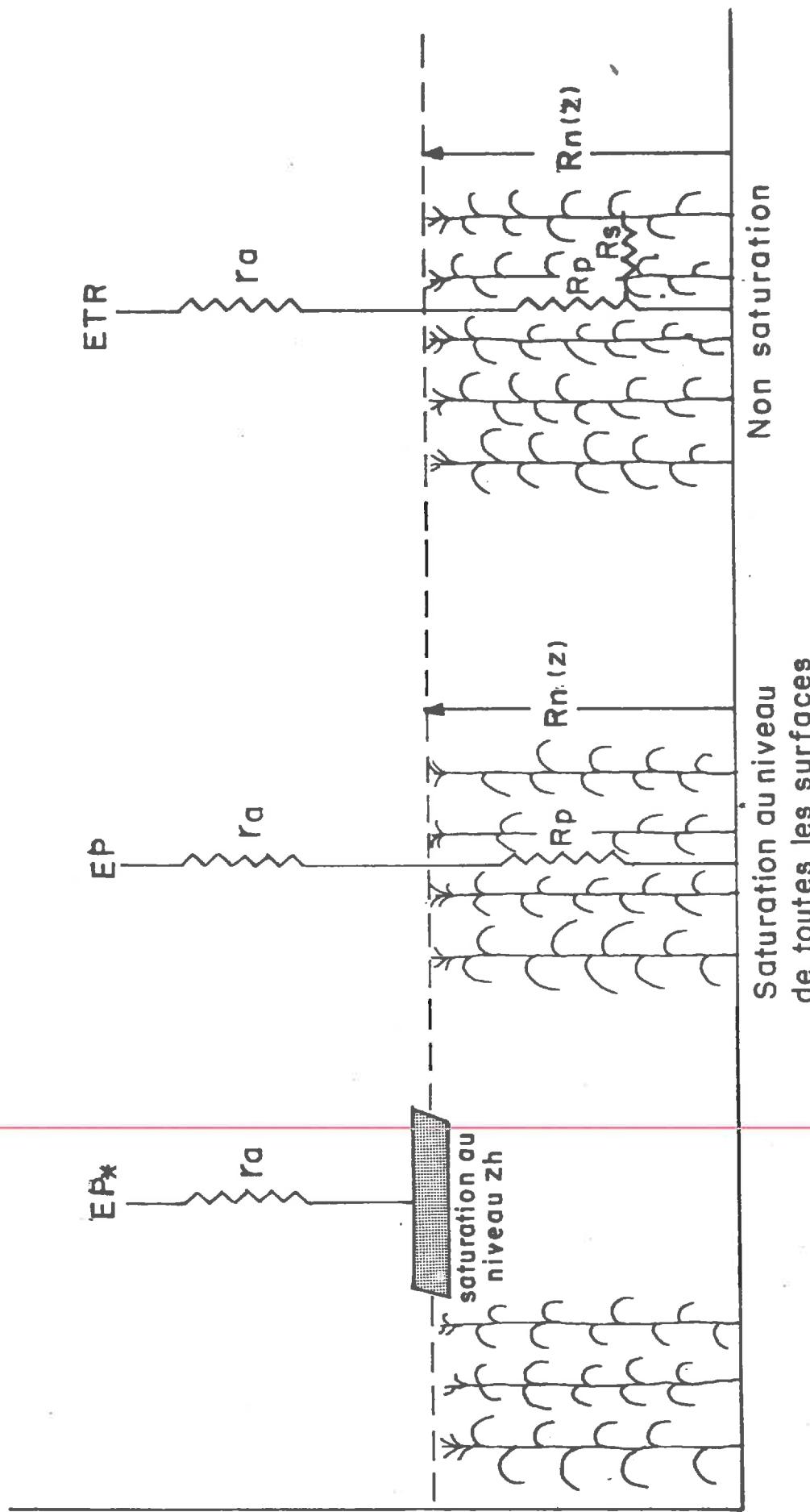


Fig. 70 - Schéma des échanges dans les trois cas considérés et expression symbolique des résistances utilisées pour le modèle de Perrier.

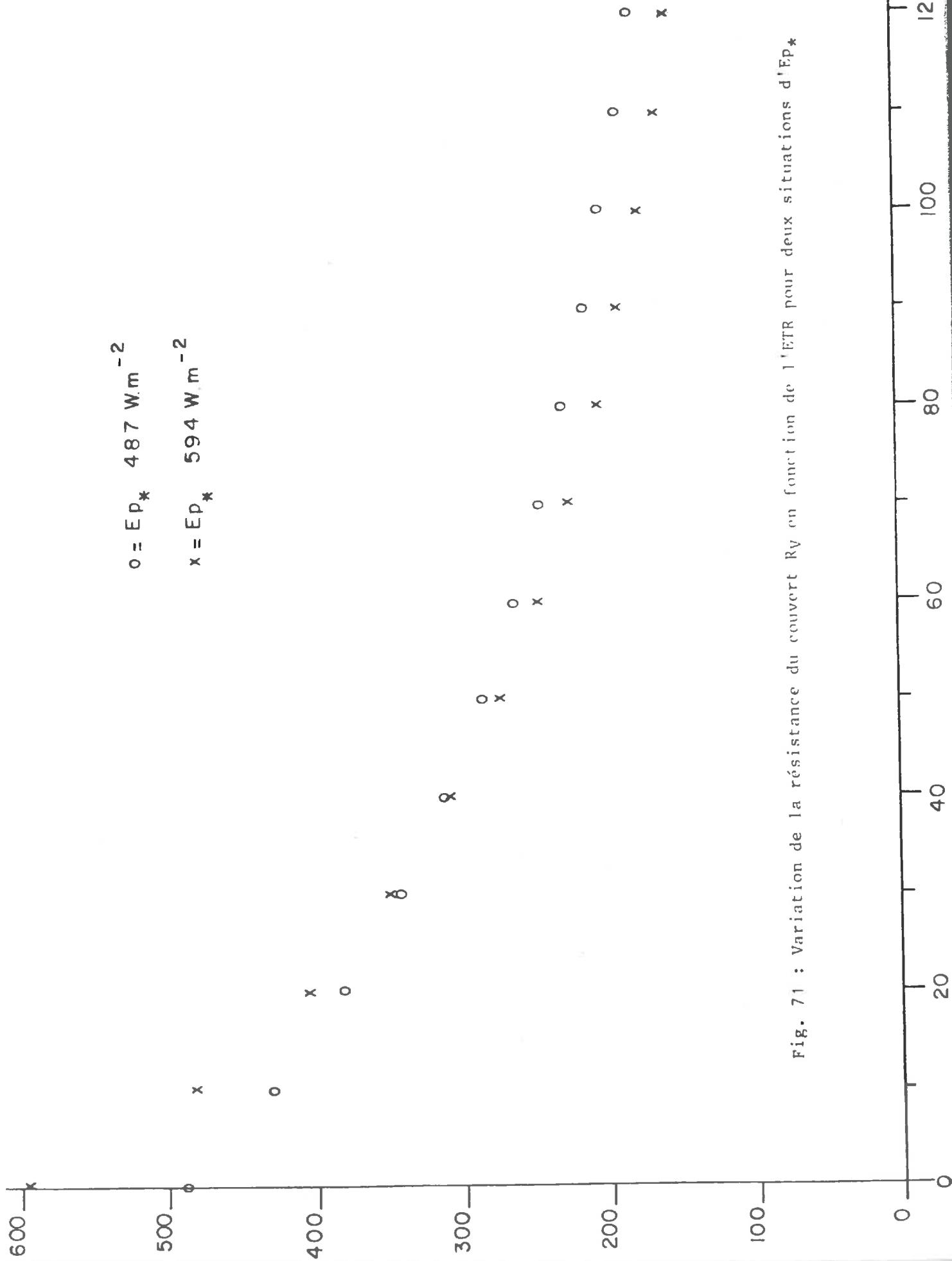


Fig. 71 : Variation de la résistance du couvert Ry en fonction de l'ETR pour deux situations d'Ep_{*}

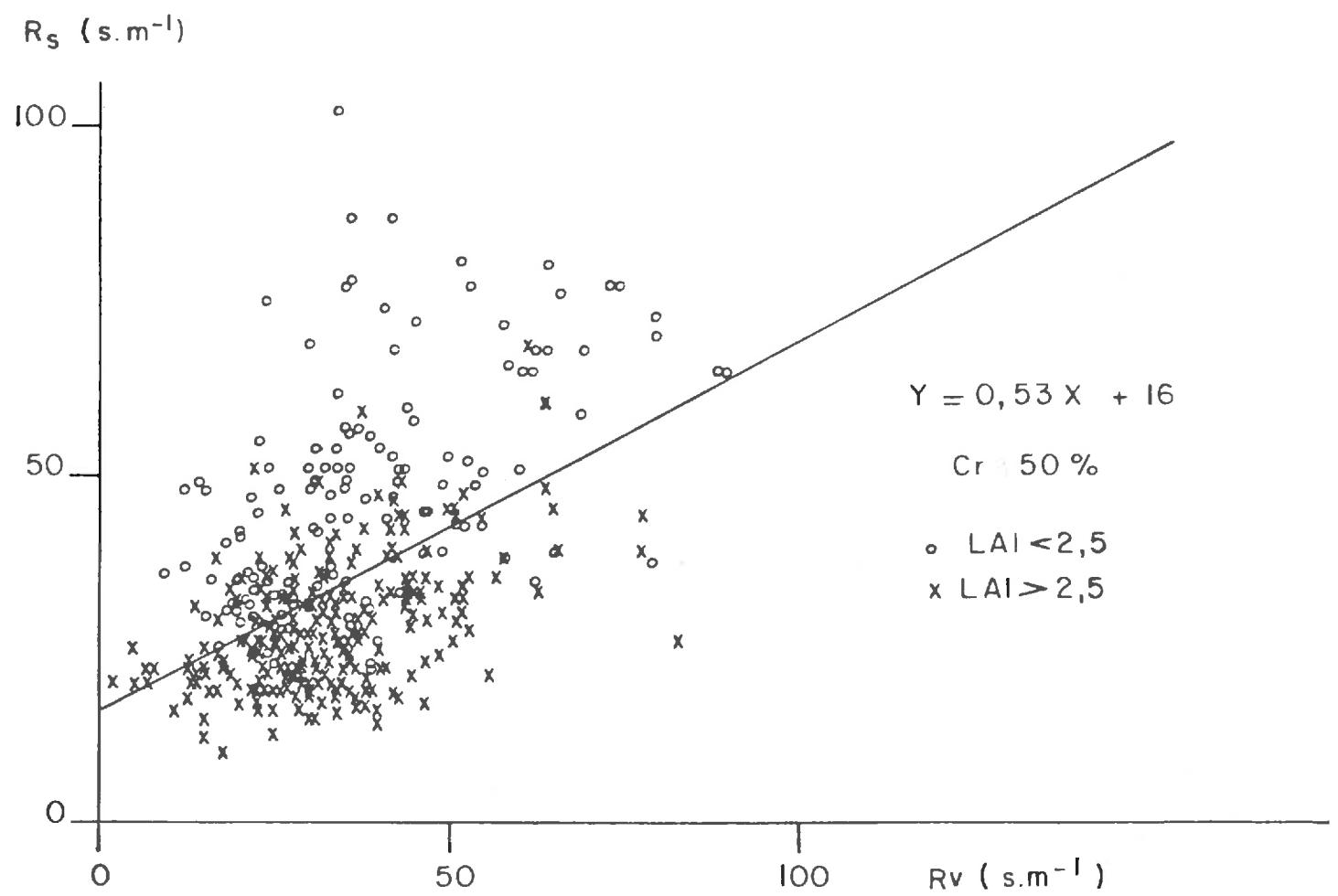


Fig. 72 : Comparaison des valeurs horaires de R_s et R_v .

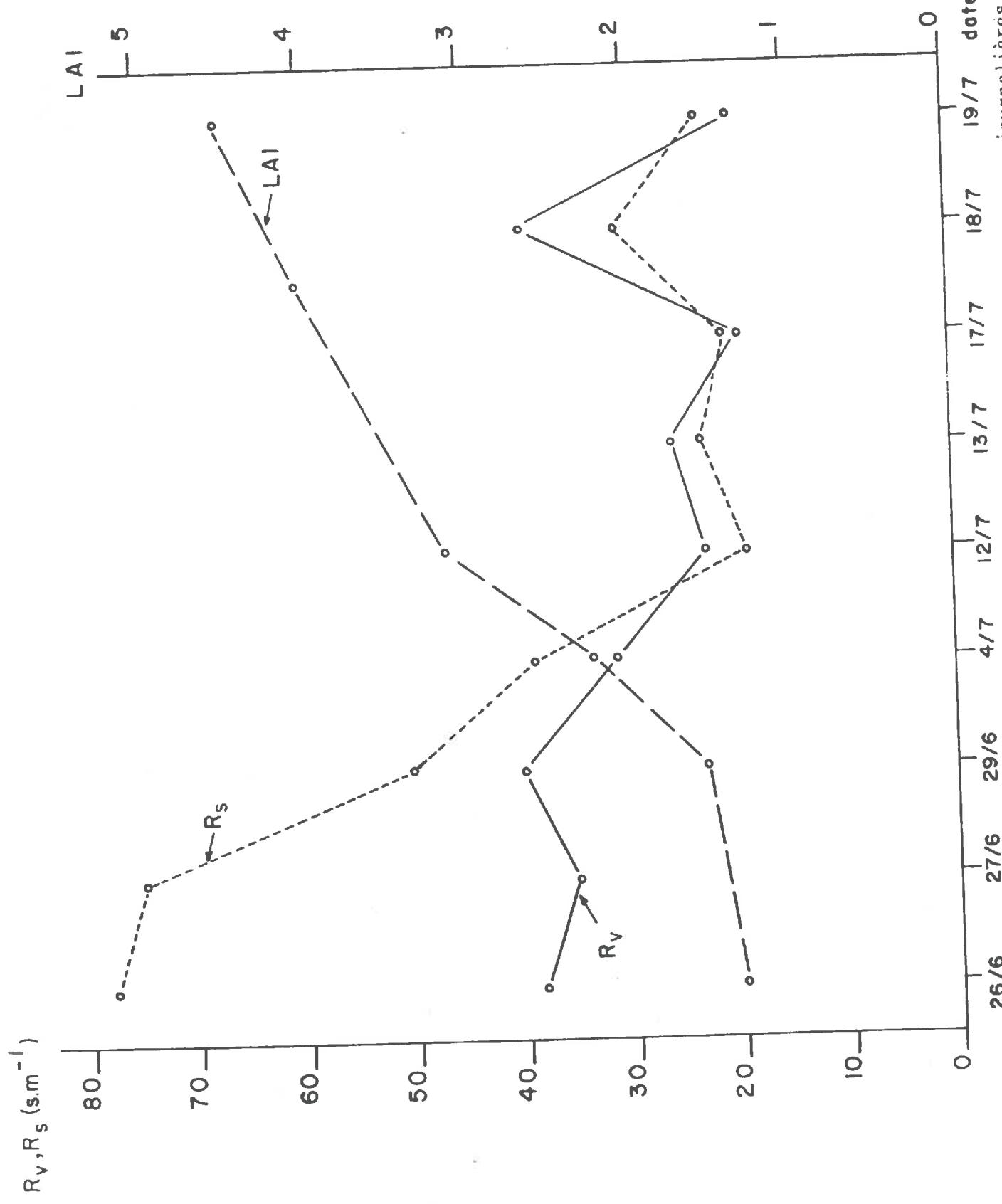


Fig. 73 : Evolution au cours d'une coupe de luzerne du LAI et des valeurs moyennes journalières de R_s et R_v .

ETR Calculée (W.m^{-2})

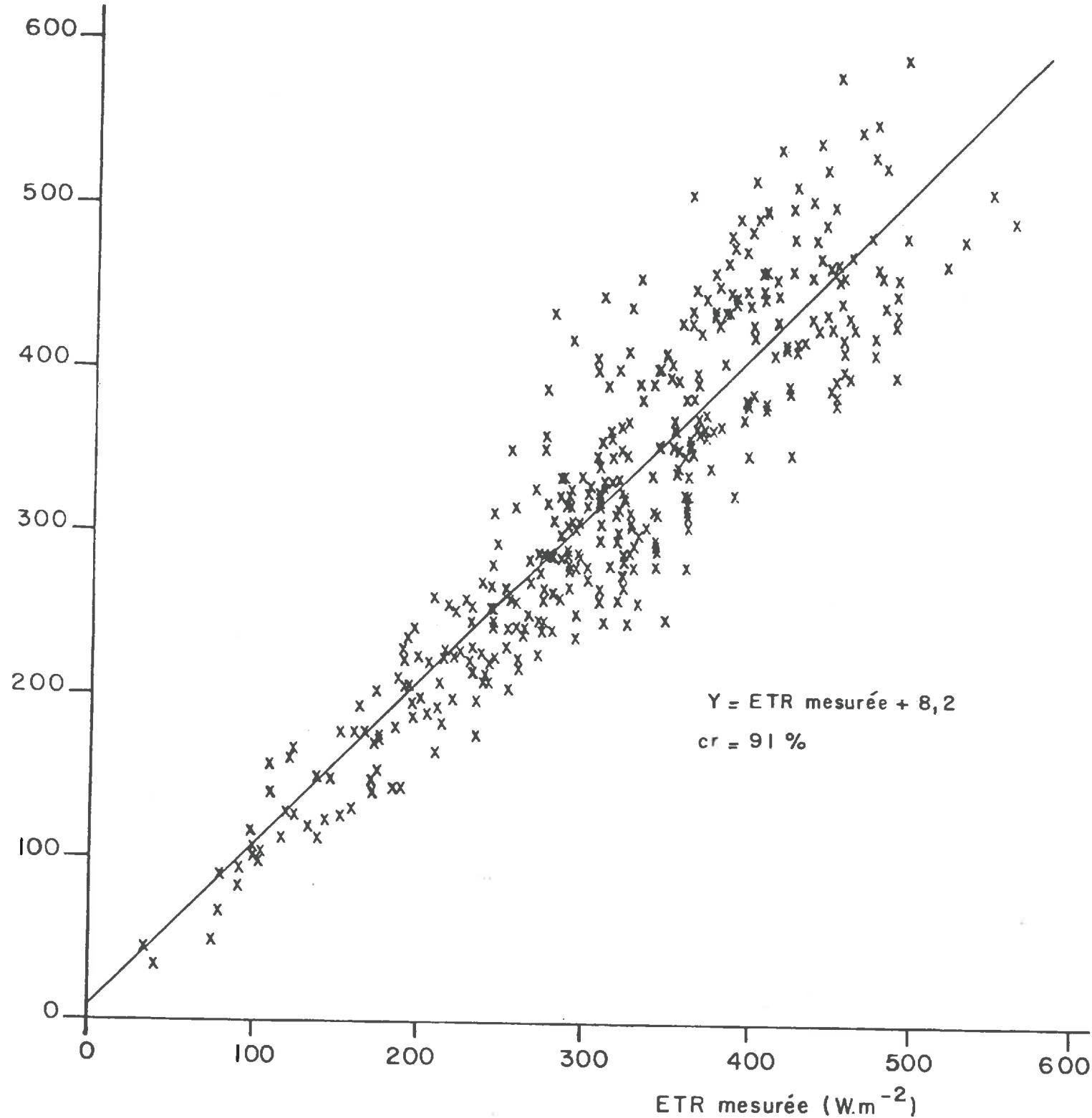


Fig. 74 : Comparaison des valeurs d'ETR calculées à partir de R_s avec celles mesurées par le BEARN (toute la période de croissance est prise en compte).

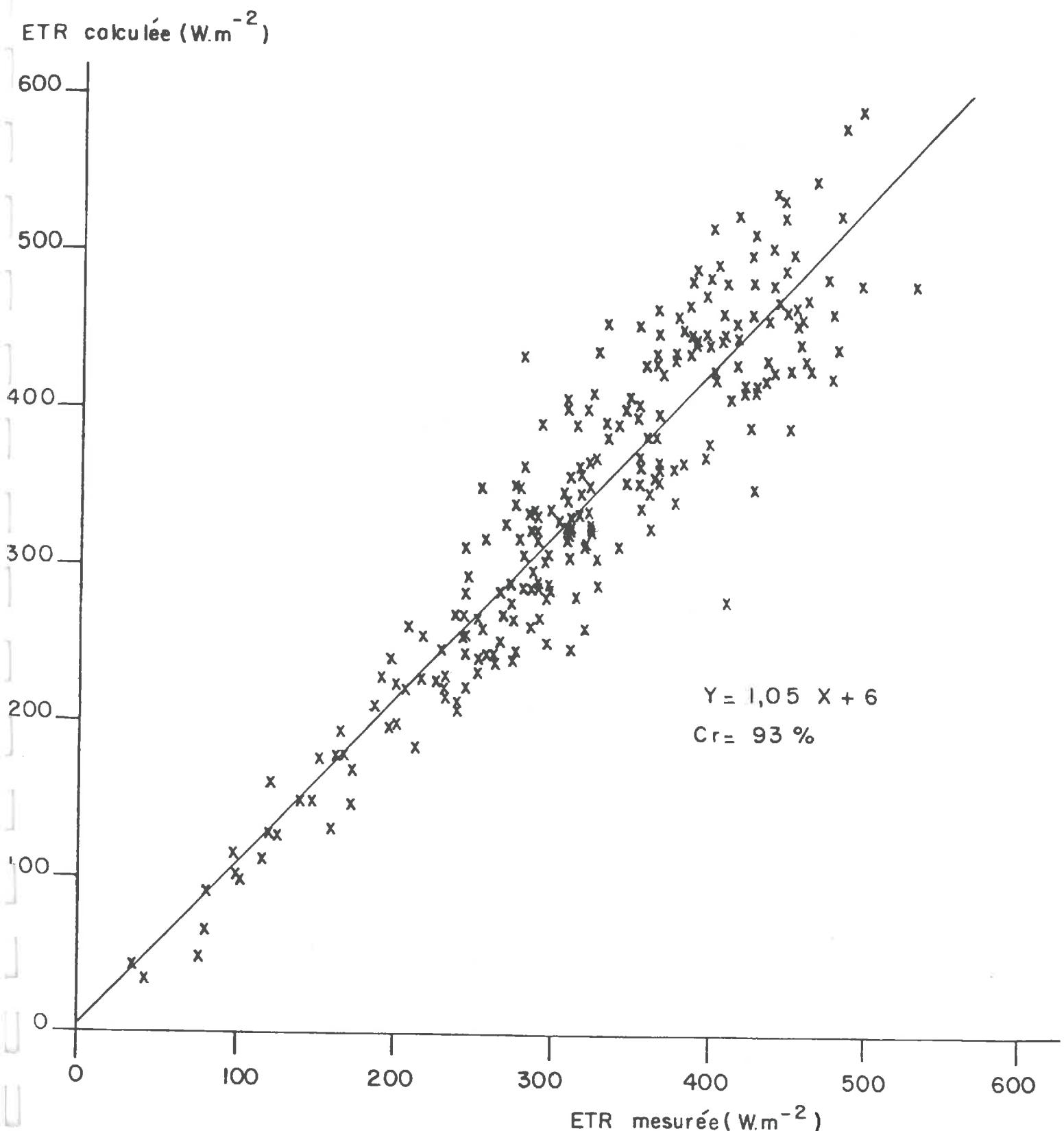


Fig. 75 : Comparaison des valeurs d'ETR calculées à partir de R_s avec celles mesurées par le BEARN (pour un LAI > 2,5).

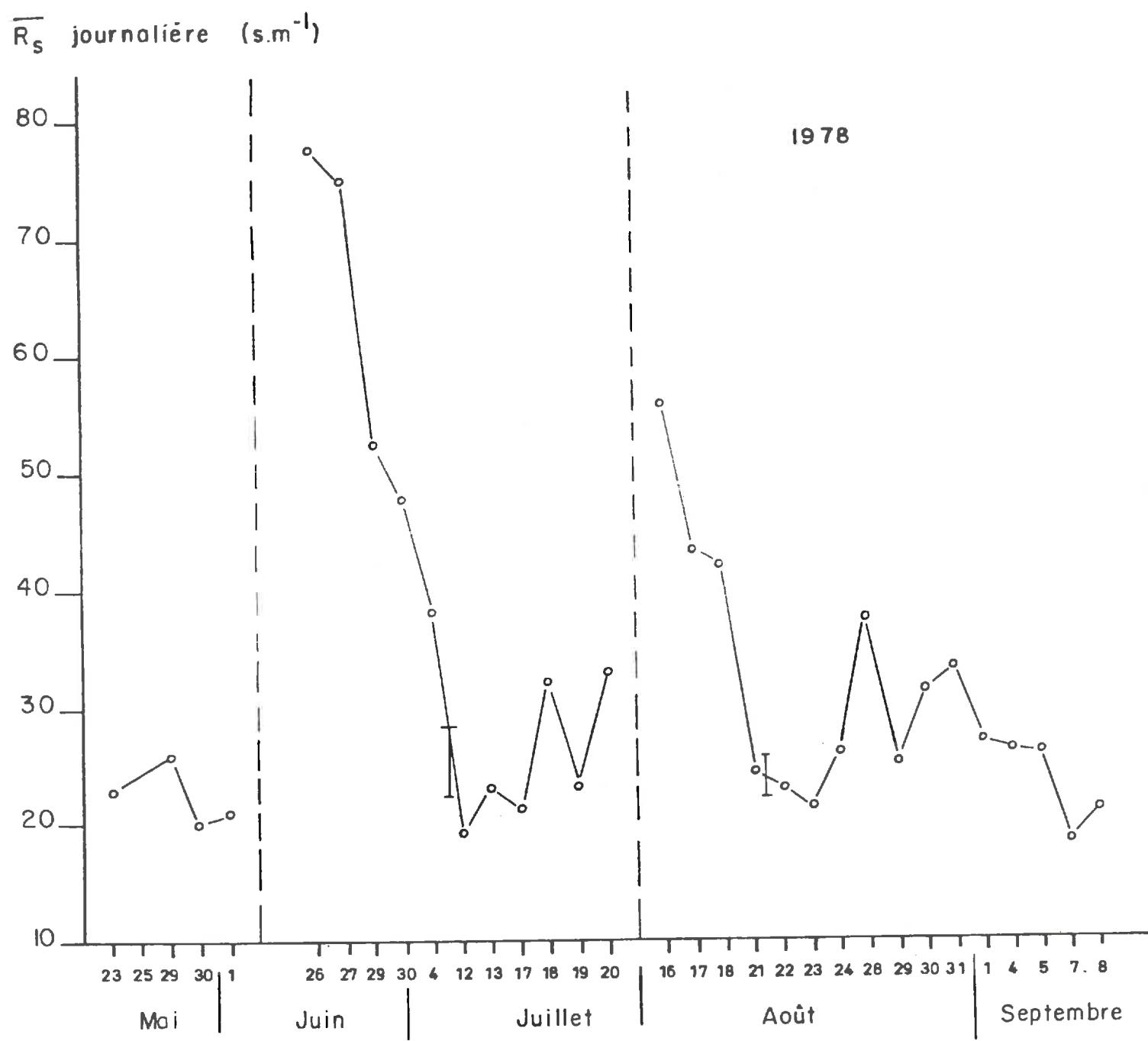


Fig. 76 : Evolution de la résistance moyenne journalière R_s du couvert au cours de l'année 1978. La flèche indique la date à partir de laquelle le couvert devient bien développé ($LAI > 2,5$).

r_s ($s.m^{-1}$)

800

600

0

Rayonnement

200

400

600

800

1000 ($W.m^{-2}$)

Fig. 77 : Influence du rayonnement mesuré parallèlement à la surface supérieure des feuilles de luzerne sur la résistance stomatique de la face supérieure des feuilles.

$R_s \text{ (s.m}^{-1}\text{)}$

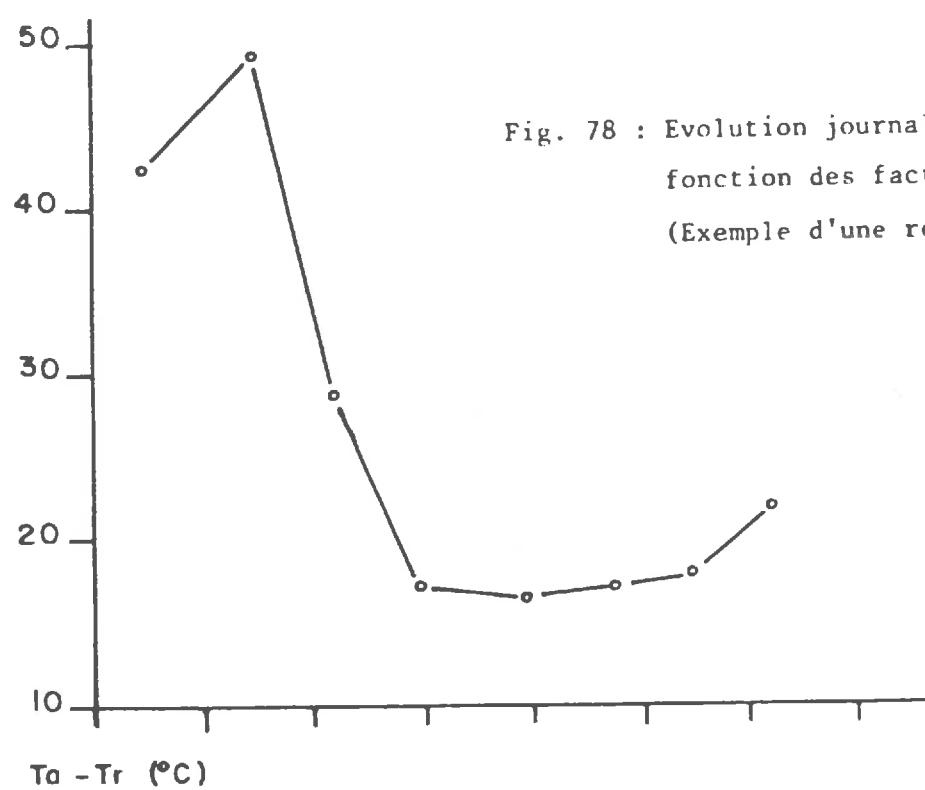
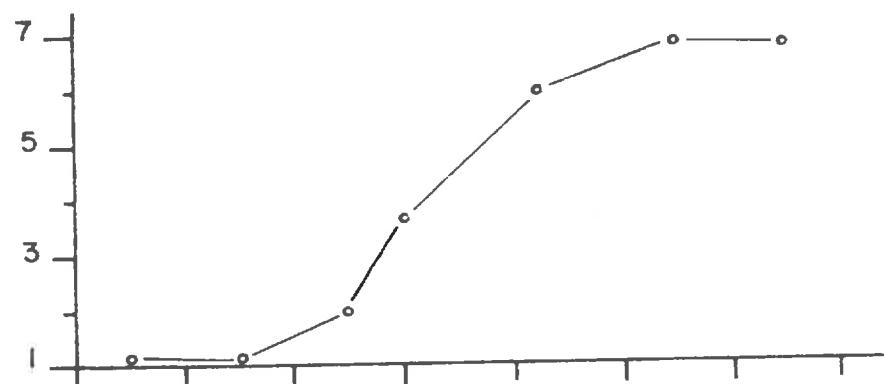
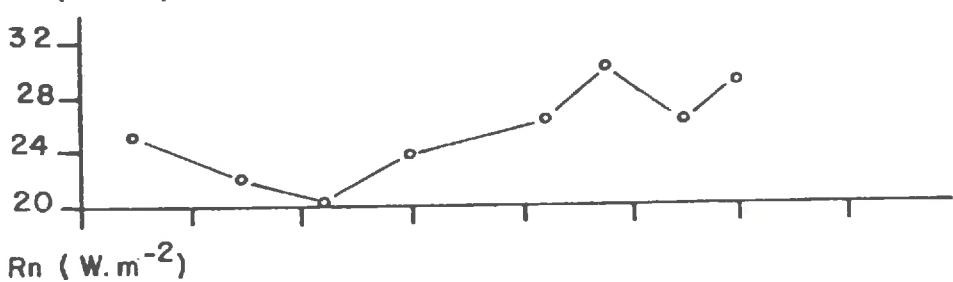


Fig. 78 : Evolution journalière de R_s en fonction des facteurs climatiques.
(Exemple d'une régulation photique)

$T_a - T_r \text{ (}^{\circ}\text{C)}$



$ra \text{ (s.m}^{-1}\text{)}$



$Rn \text{ (W.m}^{-2}\text{)}$

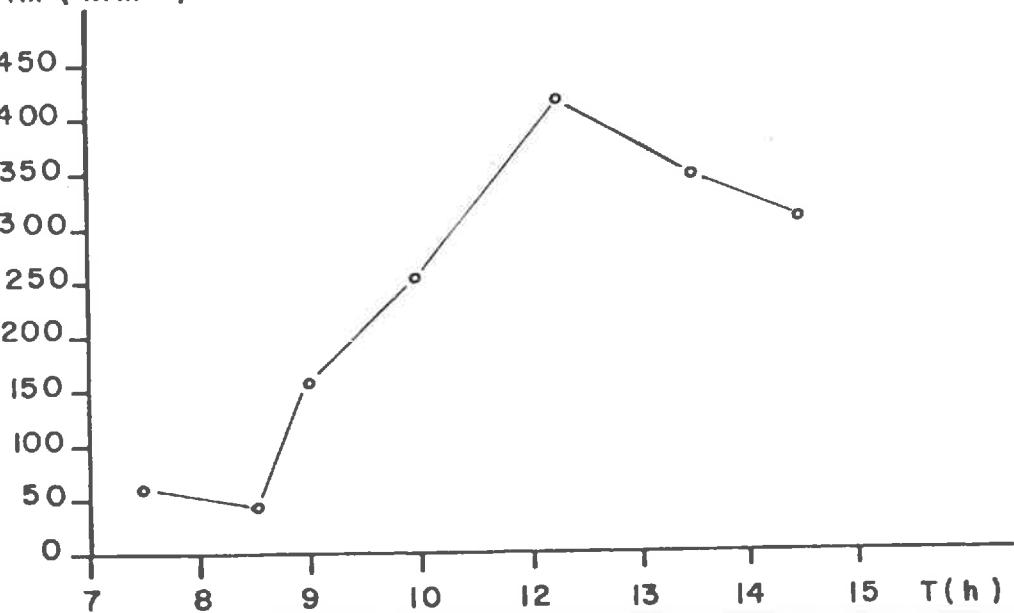
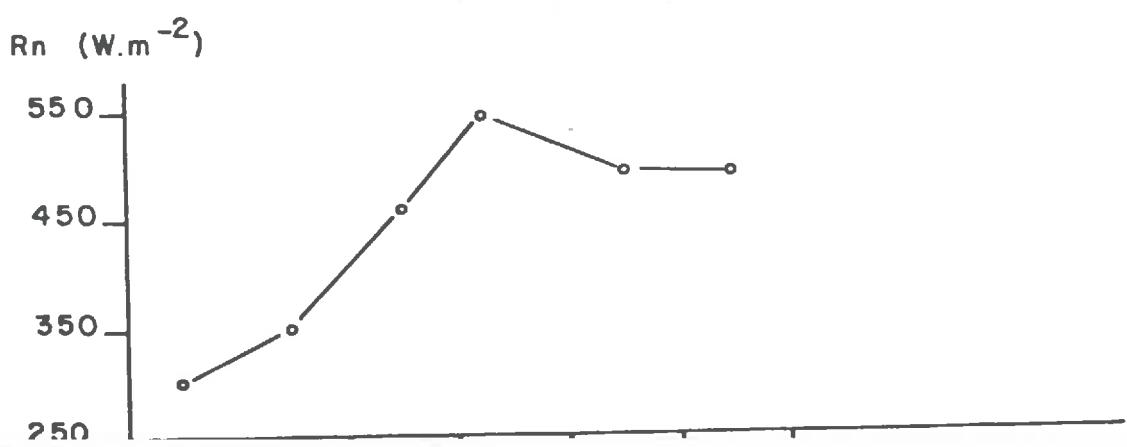
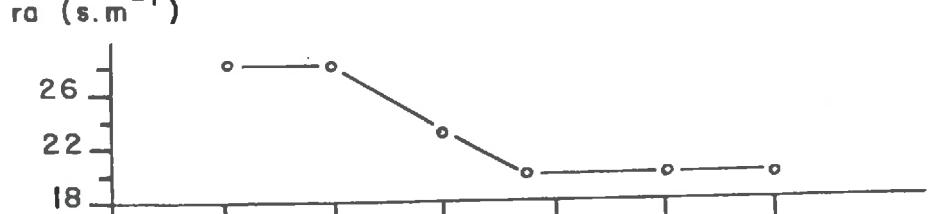
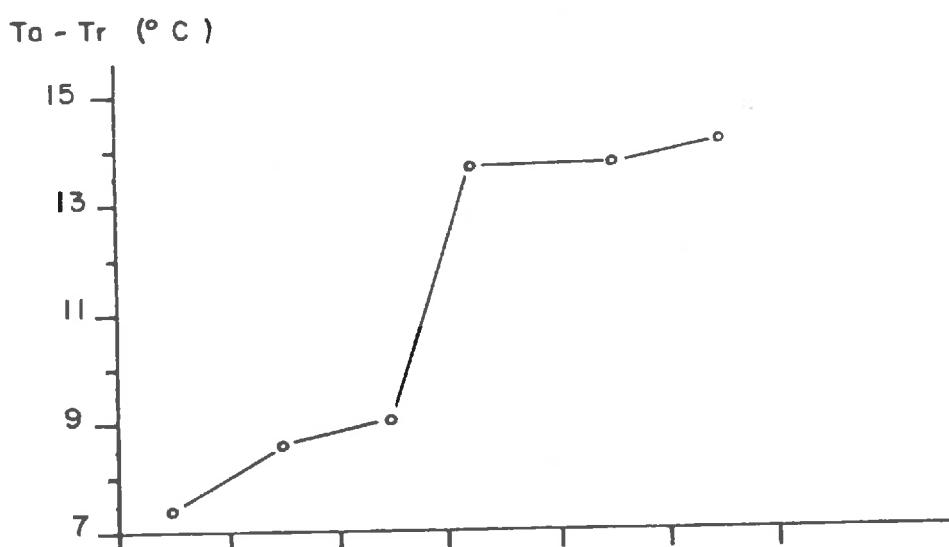
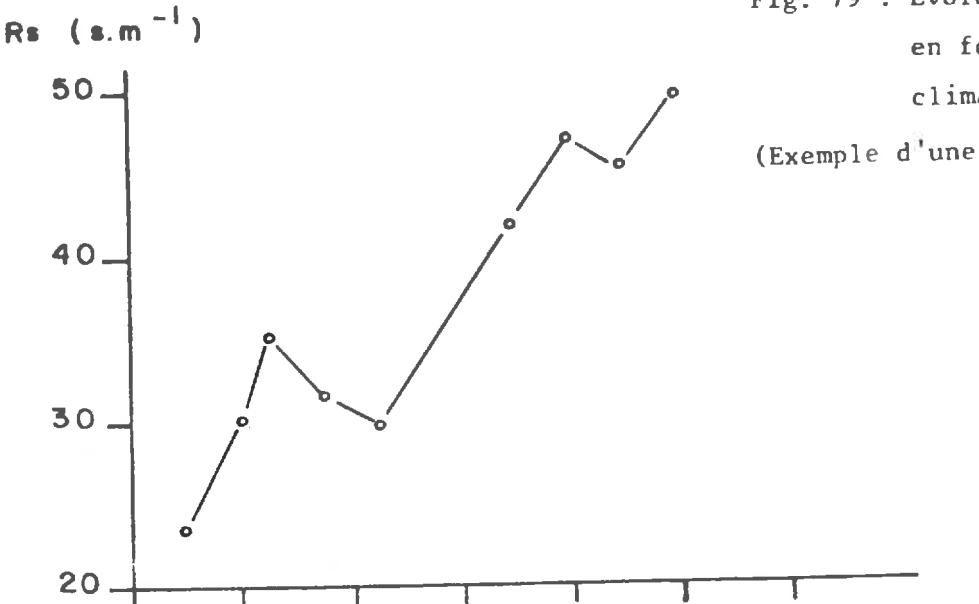


Fig. 79 : Evolution journalière de R_s
en fonction des facteurs
climatiques.

(Exemple d'une régulation hydrique)



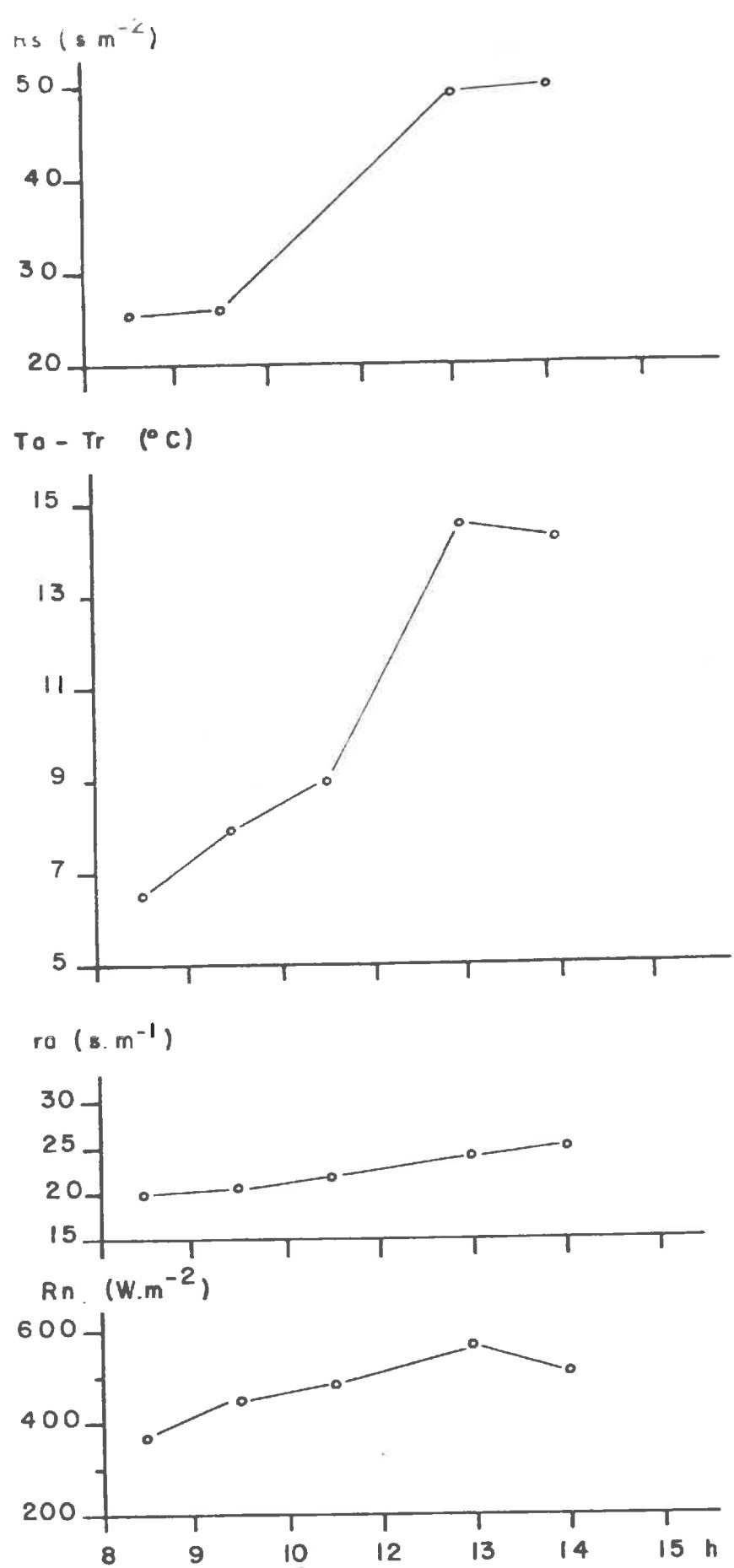


Fig. 80 : Evolution journalière de R_s en fonction des facteurs climatiques. (Exemple d'une régulation hydrique)

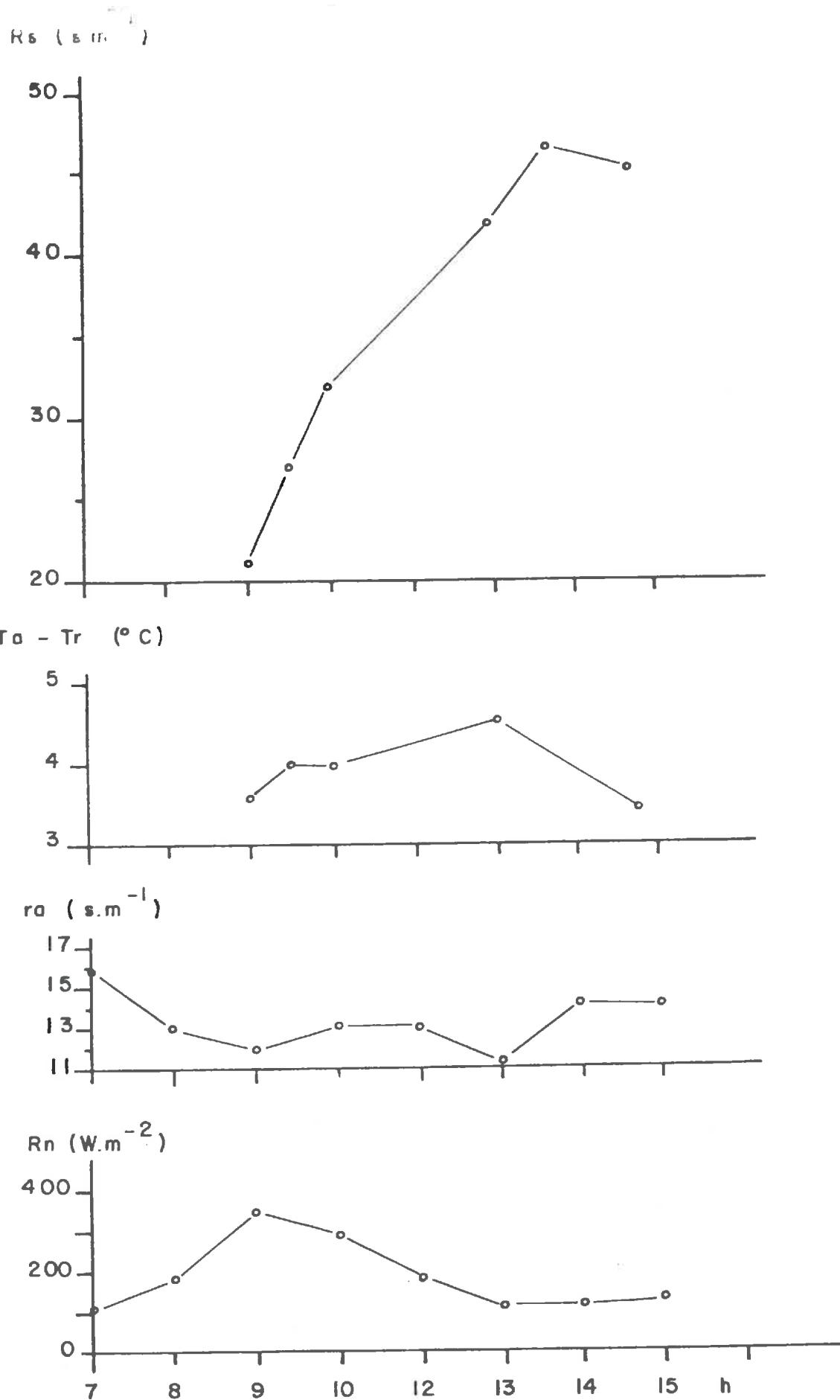


Fig. 81 : Evolution journalière de R_s en fonction des facteurs climatiques. (Exemple d'une régulation photique)

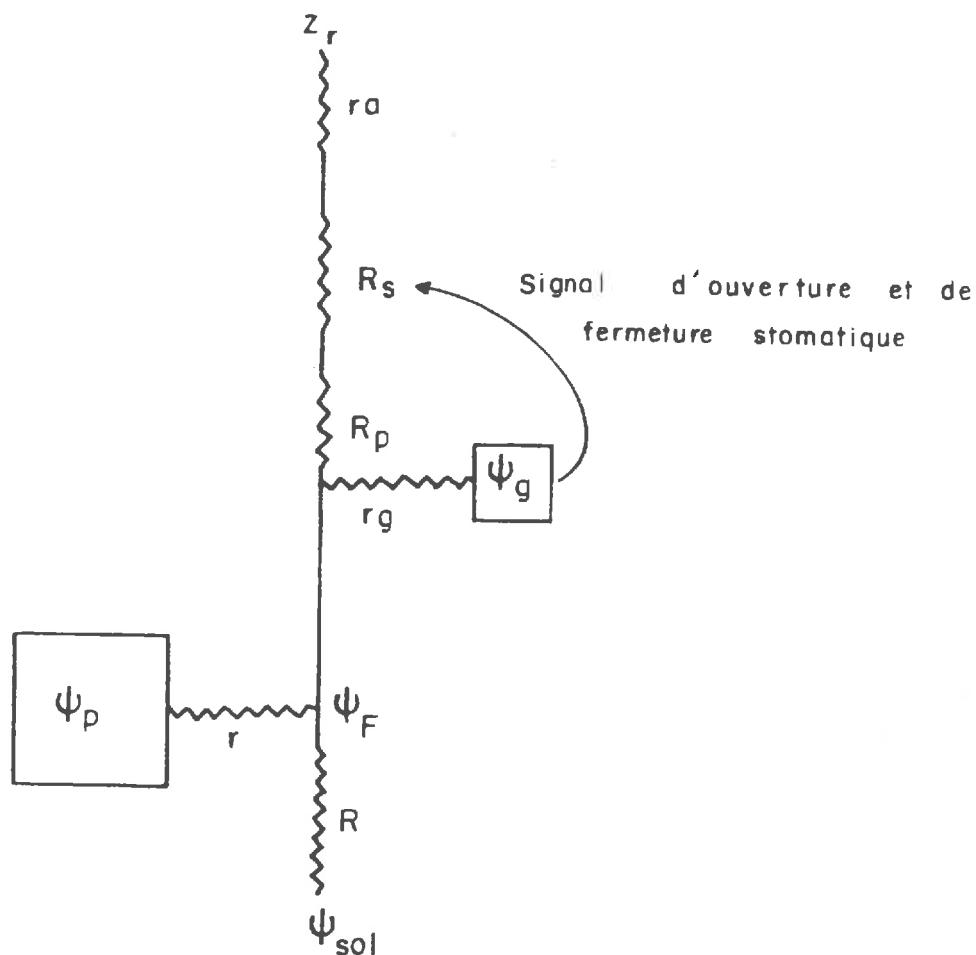


Fig. 85 : Schéma général des transferts hydriques dans le système sol-plante-atmosphère.

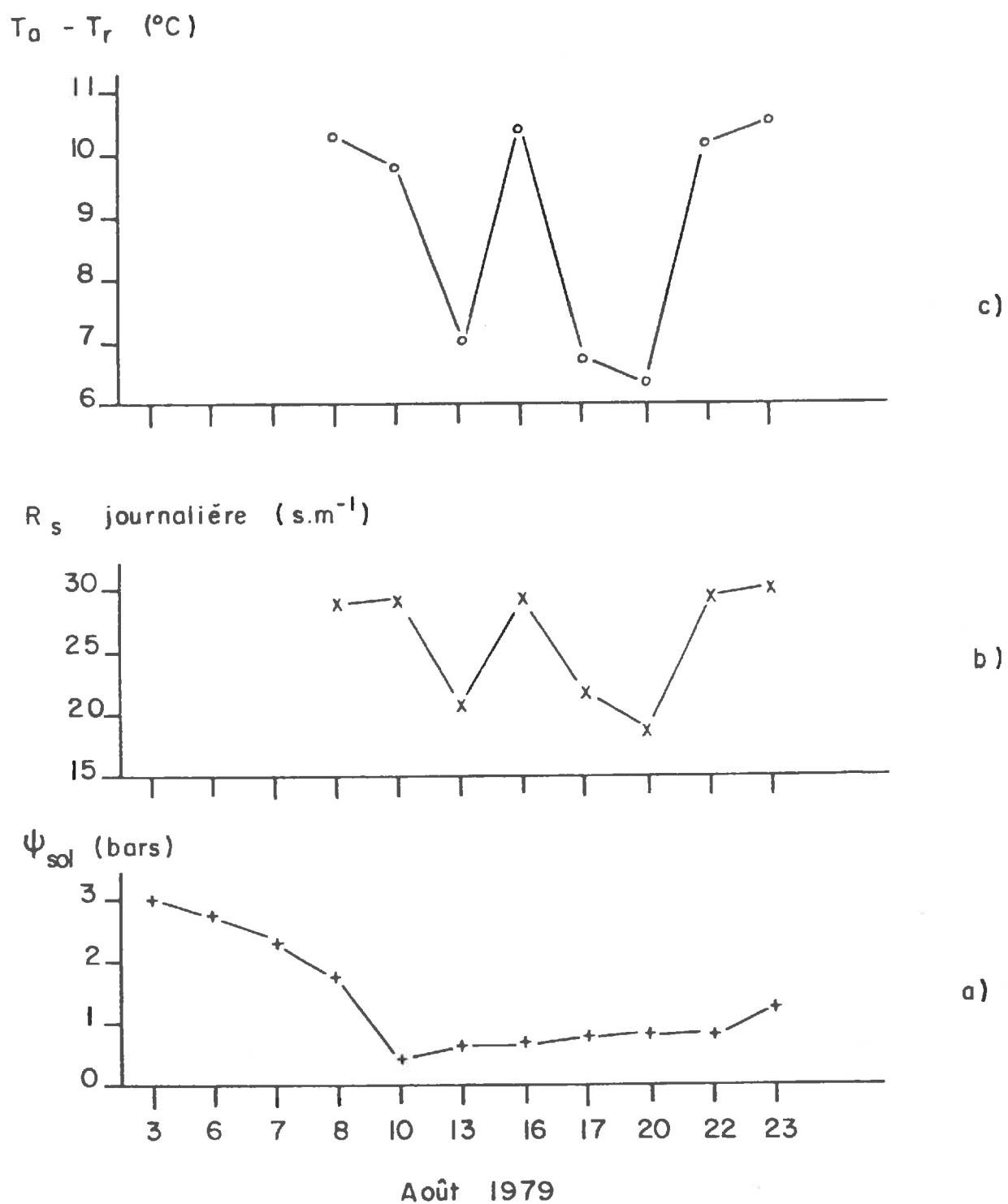


Fig. 87 : Evolution des valeurs moyennes journalières de R_s , $T_a - T_r$ et ψ_s (3ème coupe - 1979).

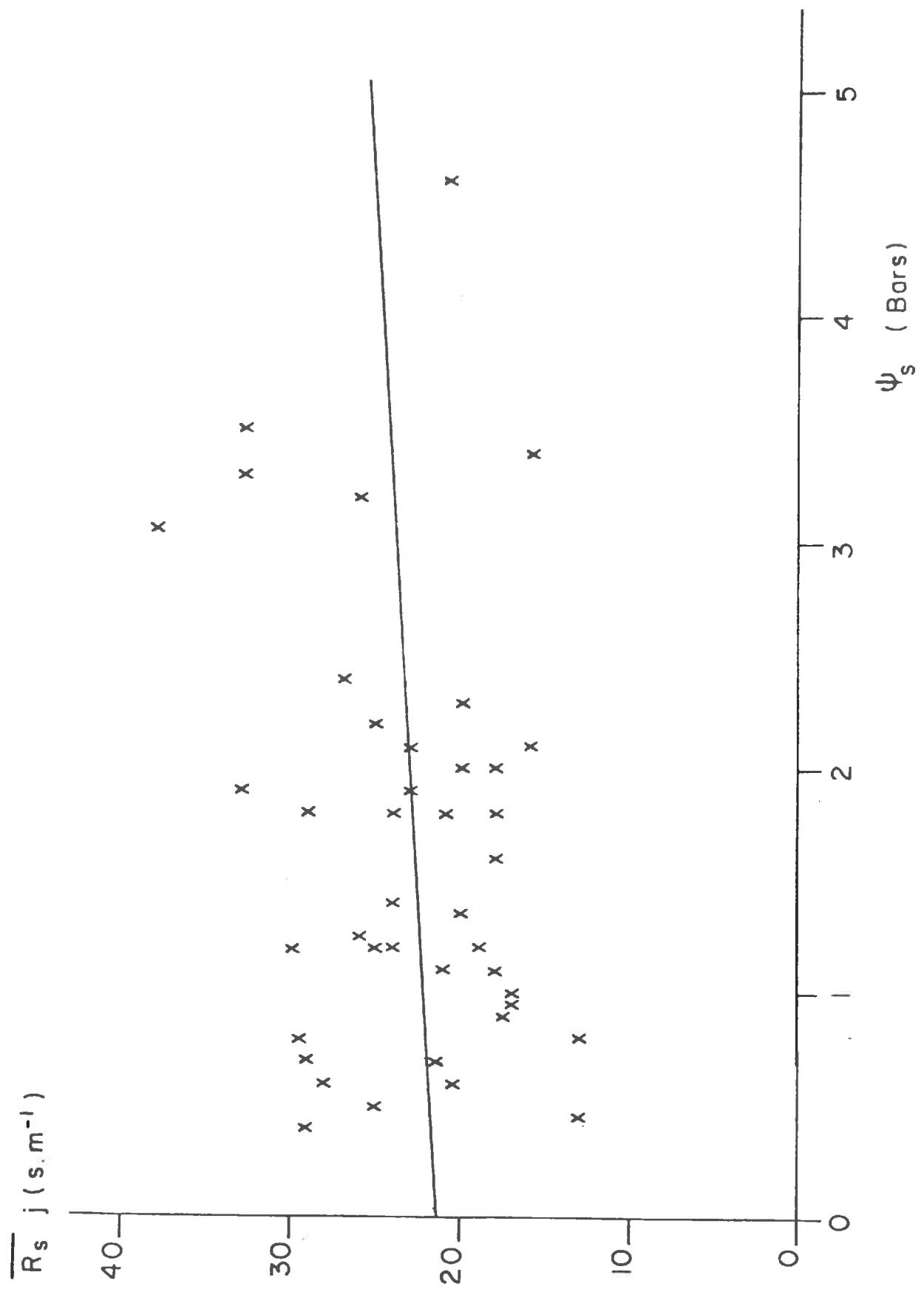


Fig. 88 : Variation de la résistance moyenne journalière \bar{R}_s en fonction de ψ_s .

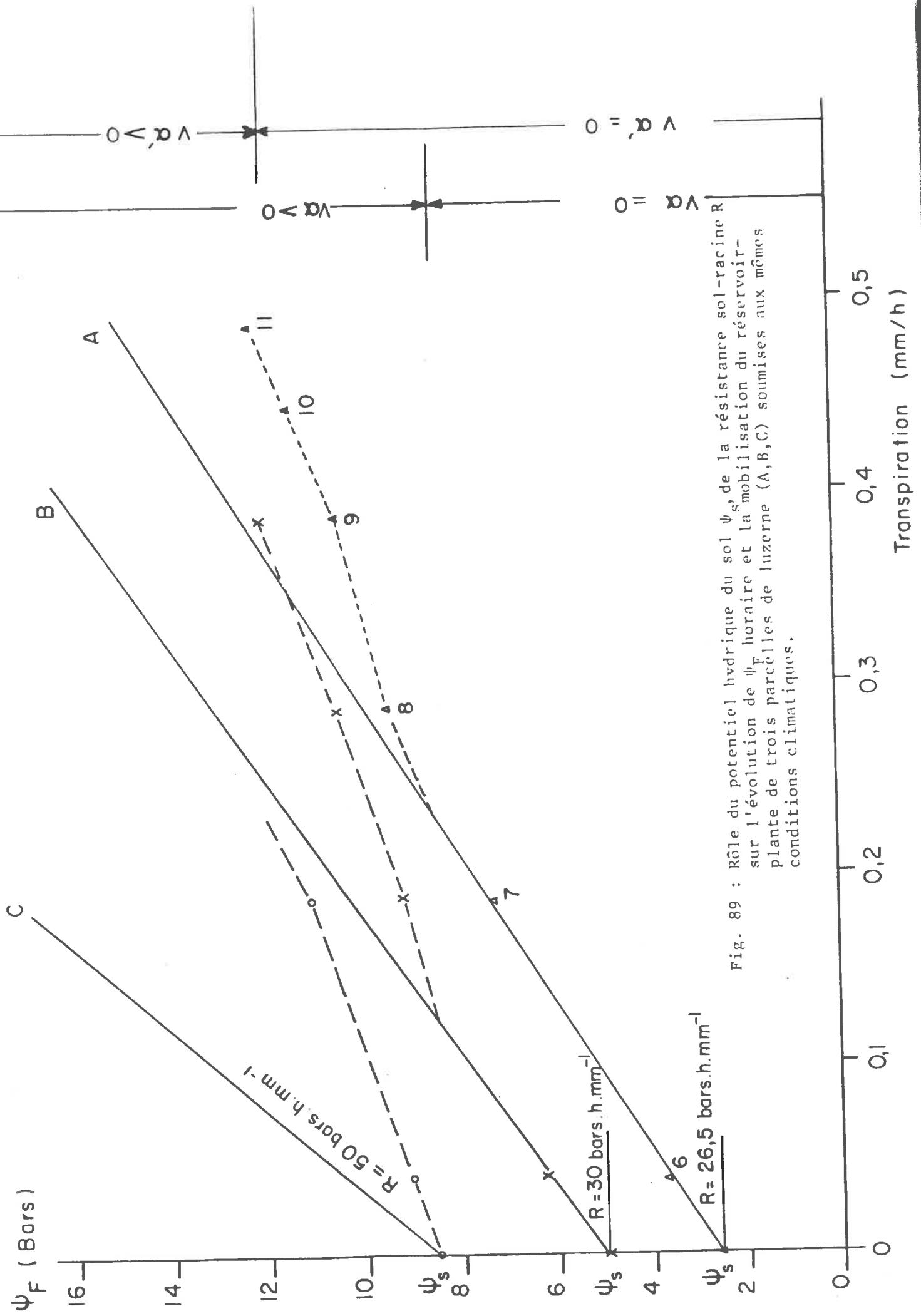


Fig. 89 : Rôle du potentiel hydrique du sol ψ_s , de la résistance sol-racine R sur l'évolution de ψ_F horaire et la mobilisation du réservoir-planterie trois parcelles de Luzerne (A, B, C) soumises aux mêmes conditions climatiques.

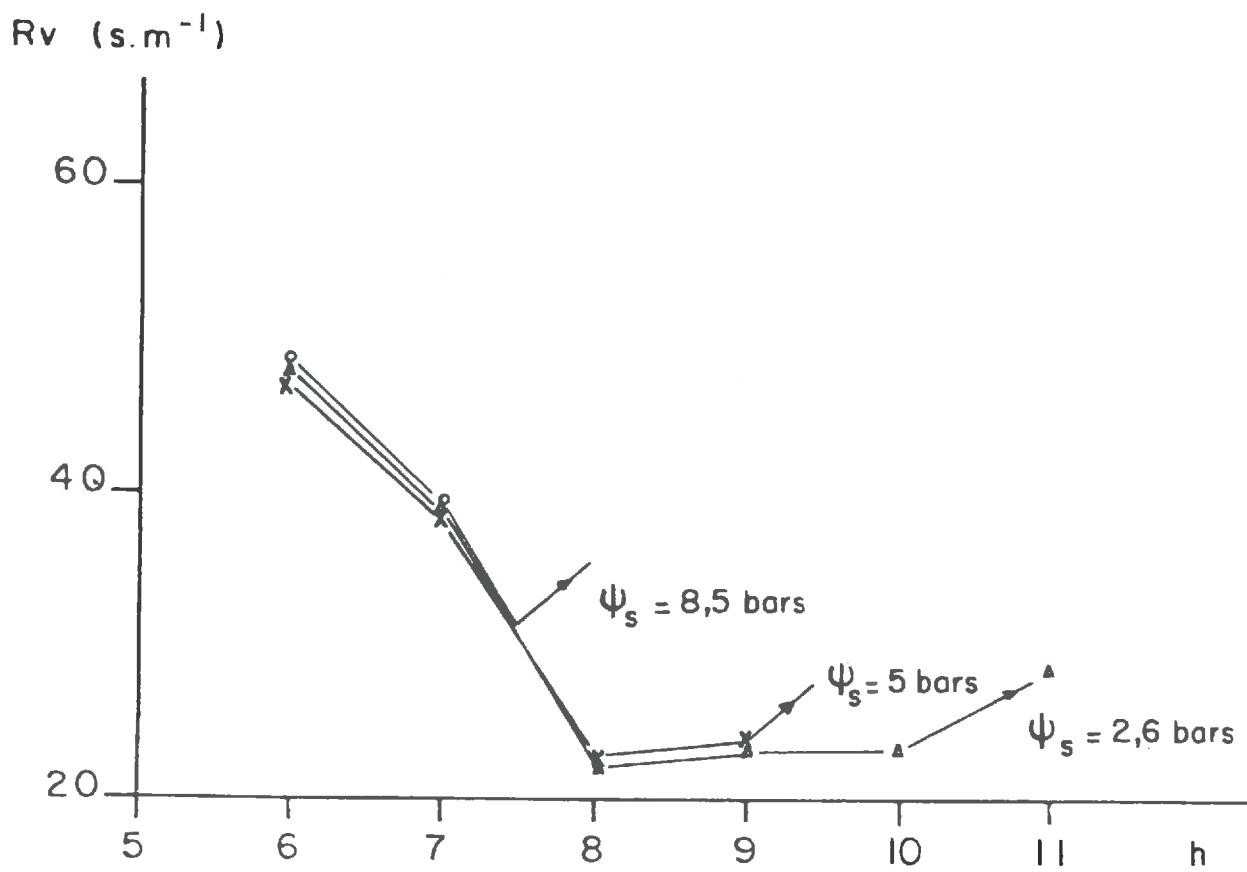


Fig. 90 : Rôle du potentiel hydrique du sol ψ_s sur l'évolution de la résistance du couvert. La flèche indique l'heure à partir de laquelle devrait apparaître la régulation stomatique d'origine hydrique.

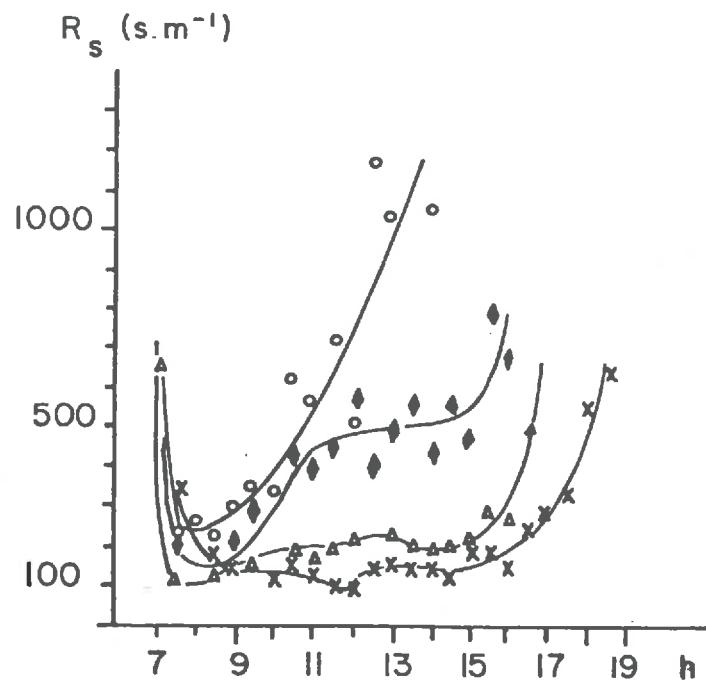


Fig. 91 : Courbes journalières de la résistance stomatique des feuilles de tournesol. Chaque courbe correspond à un état hydrique édaphique différent (d'après BERGER 1970).

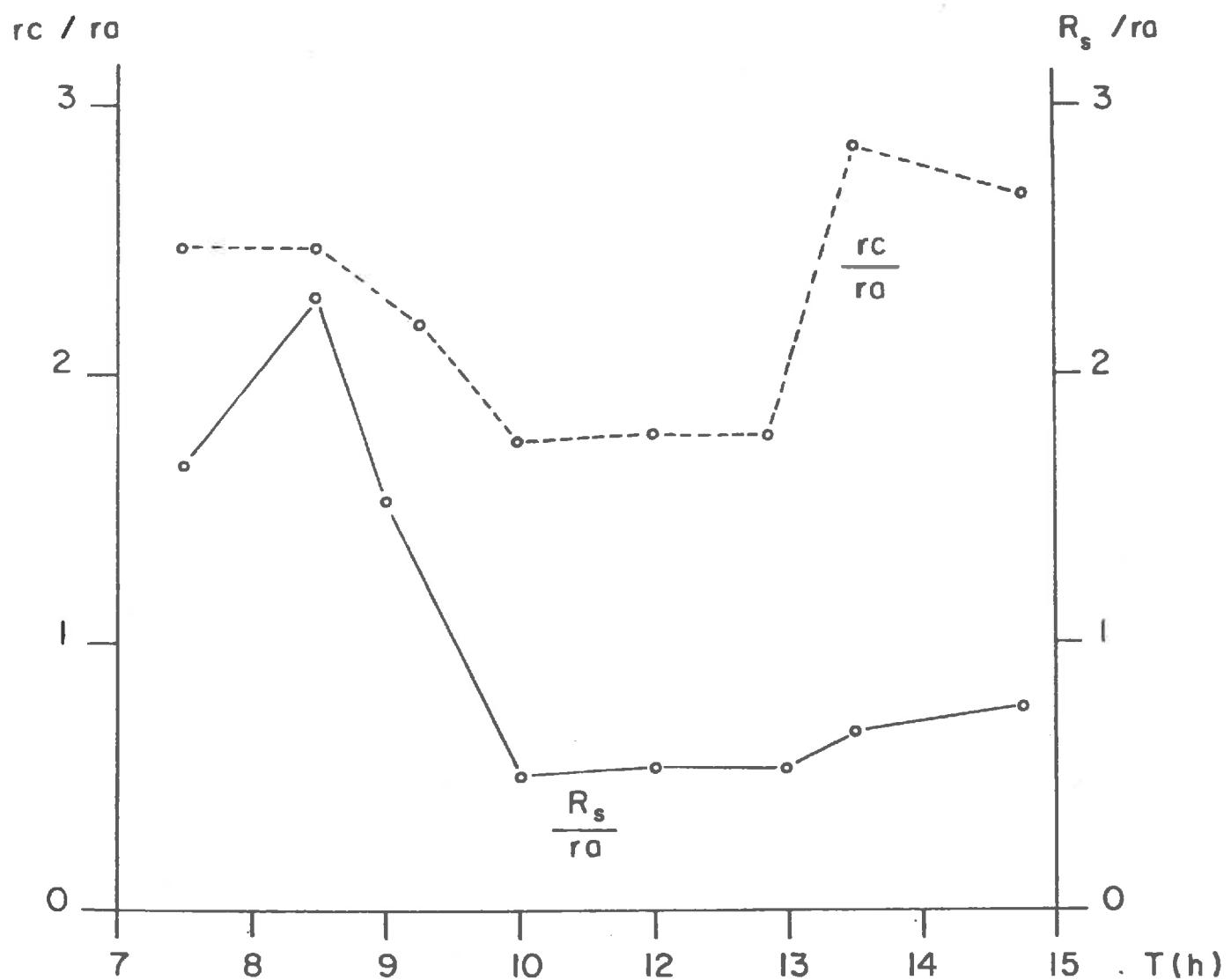


Fig. 92 : Evolution journalière de R_s / ra et rc / ra .

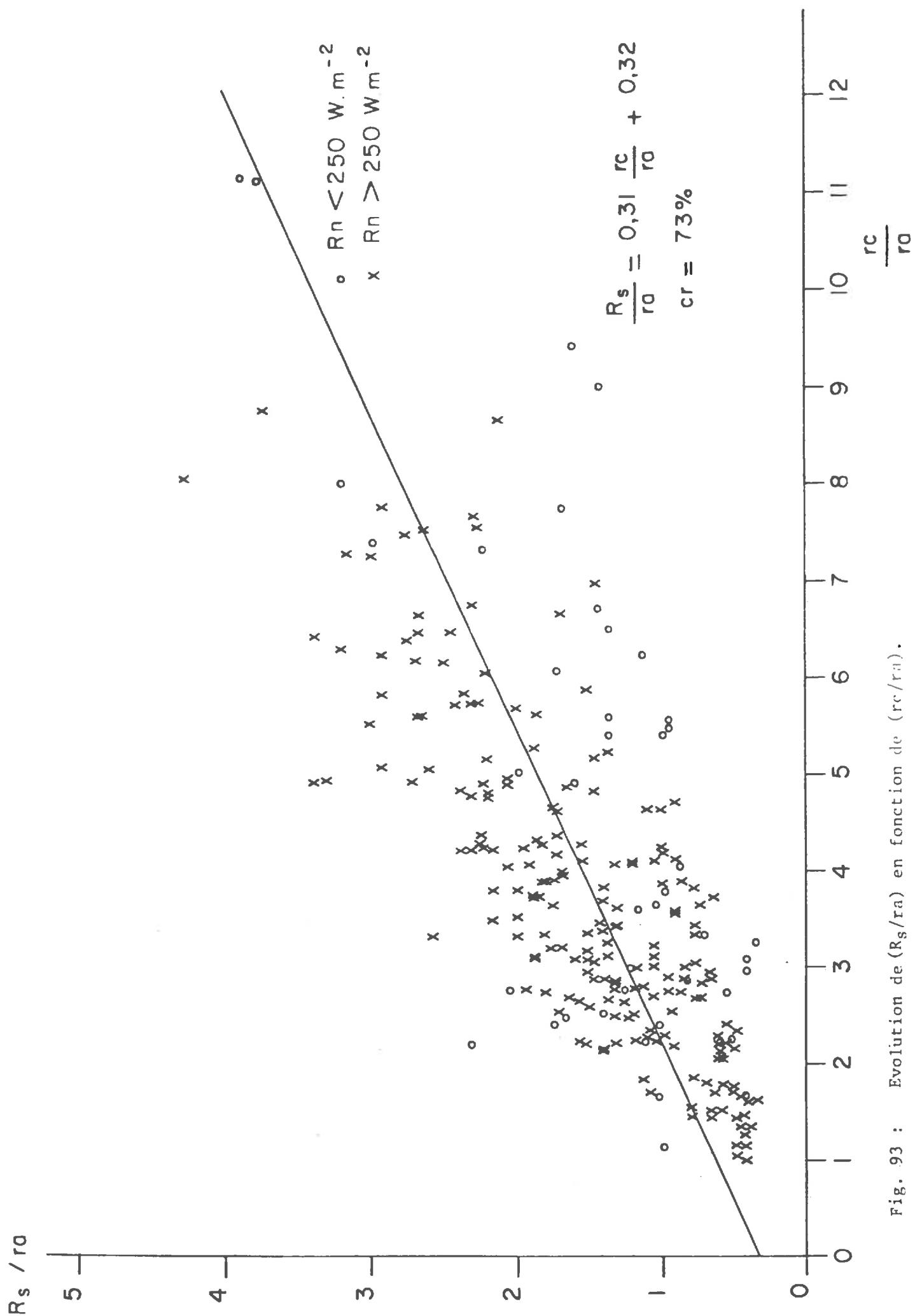


Fig. 93 : Evolution de (R_s/r_a) en fonction de (r_c/r_a) .

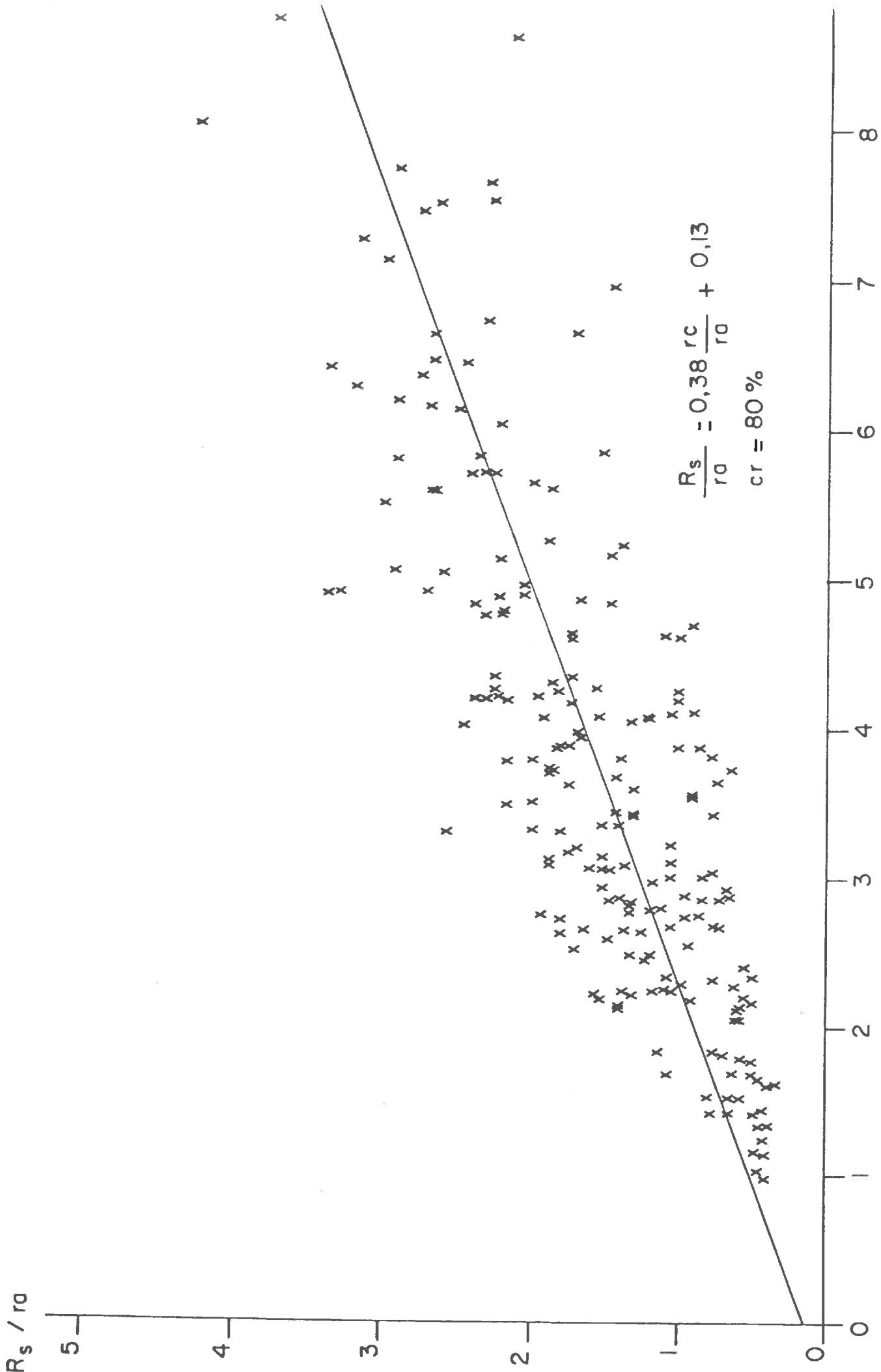


Fig. 94 : Evolution de (R_s/r_a) en fonction de (r_c/r_a) , (Etude basée sur des mesures obtenues dans des conditions du rayonnement supérieures à 250 Wm^{-2}).

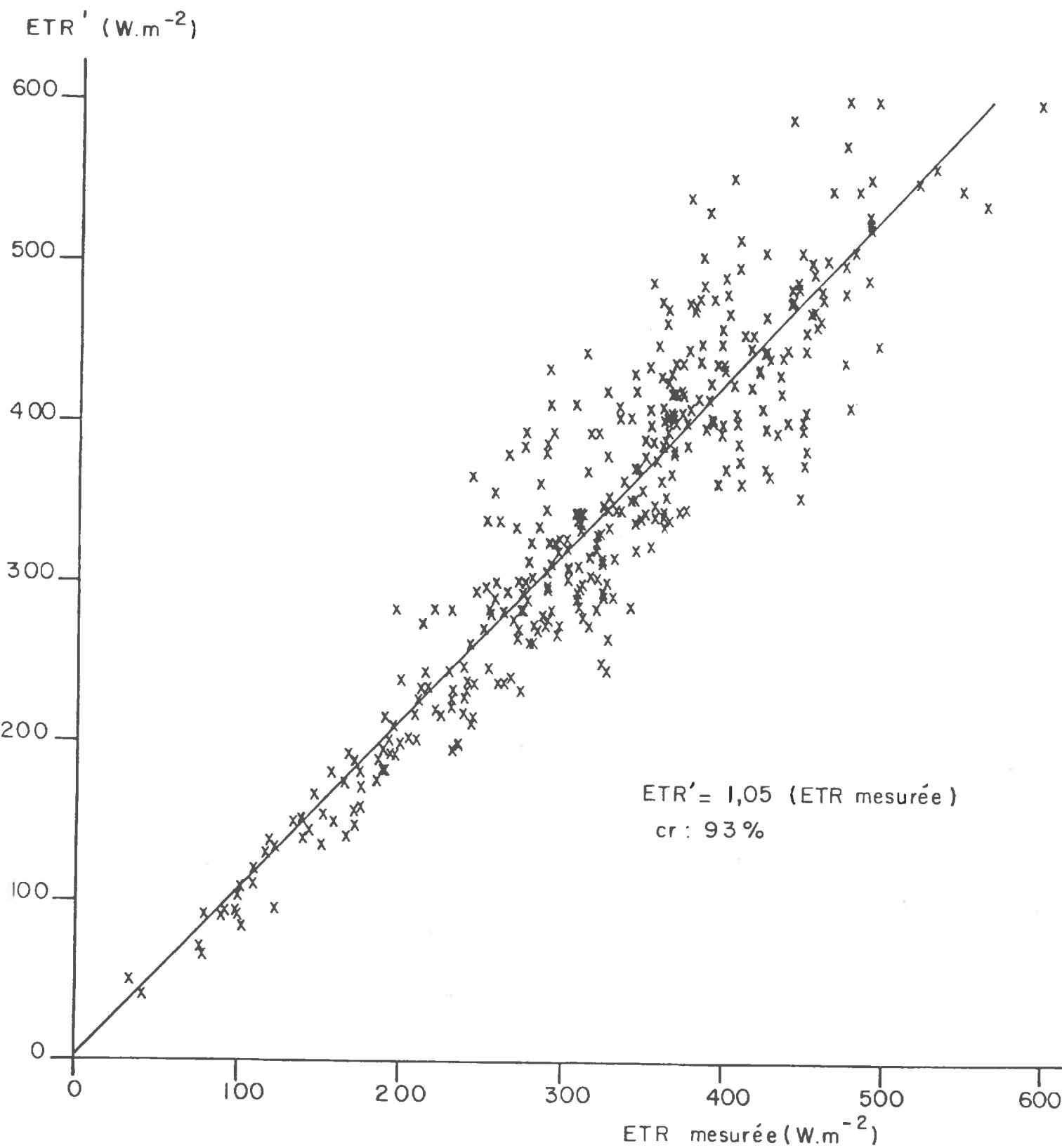


Fig. 95 : Comparaison entre les valeurs d'ETR calculées à partir de la relation ($R_s / ra = 0,31 \text{ rc} / ra + 0,32$) et celles mesurées par le BEARN.

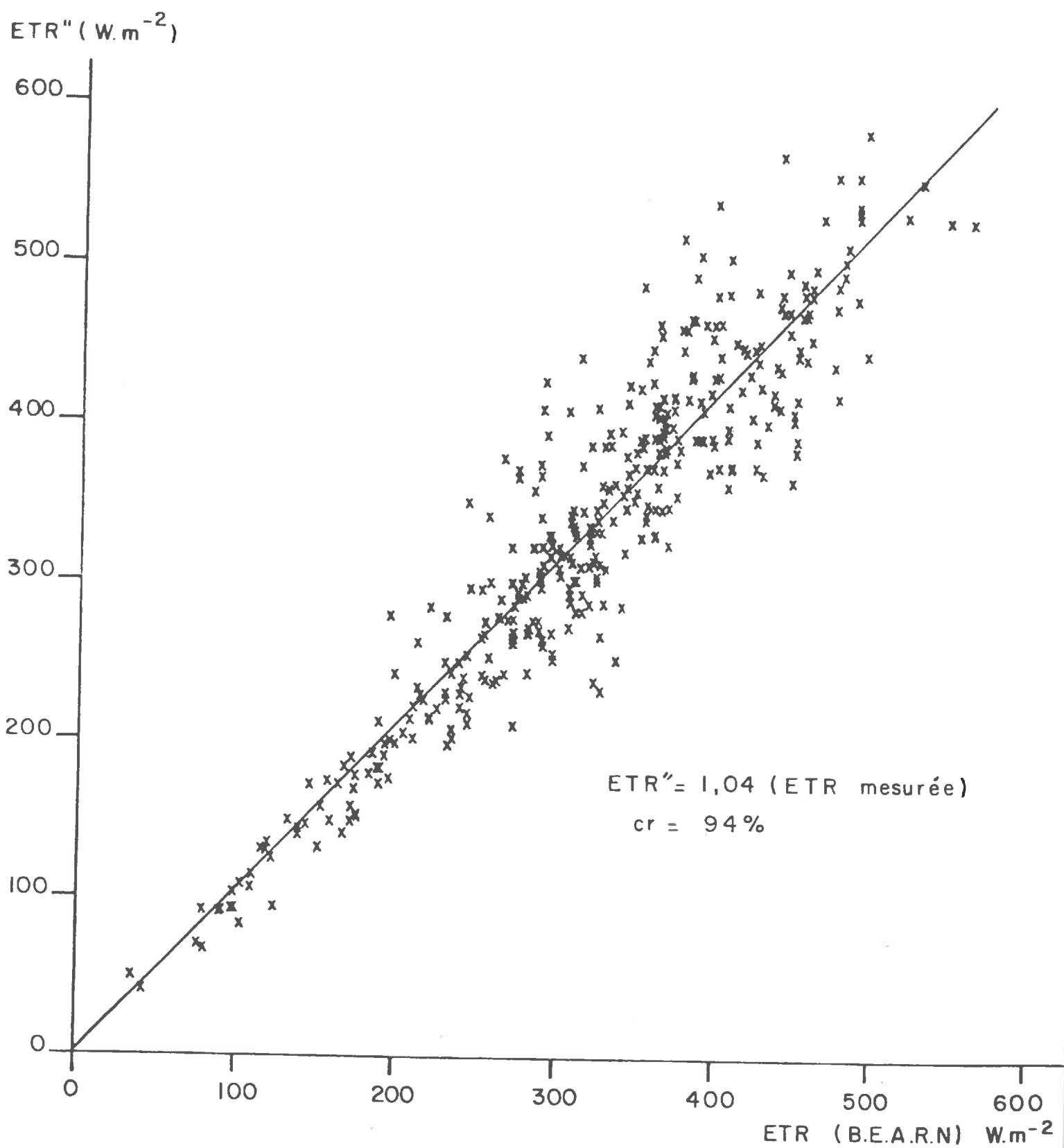


Fig. 96 : Comparaison entre les valeurs d'ETR calculées à partir de la relation ($R_s/ra = 0,38 \text{ rc}/ra + 0,13$) et celles mesurées par le BEARN.

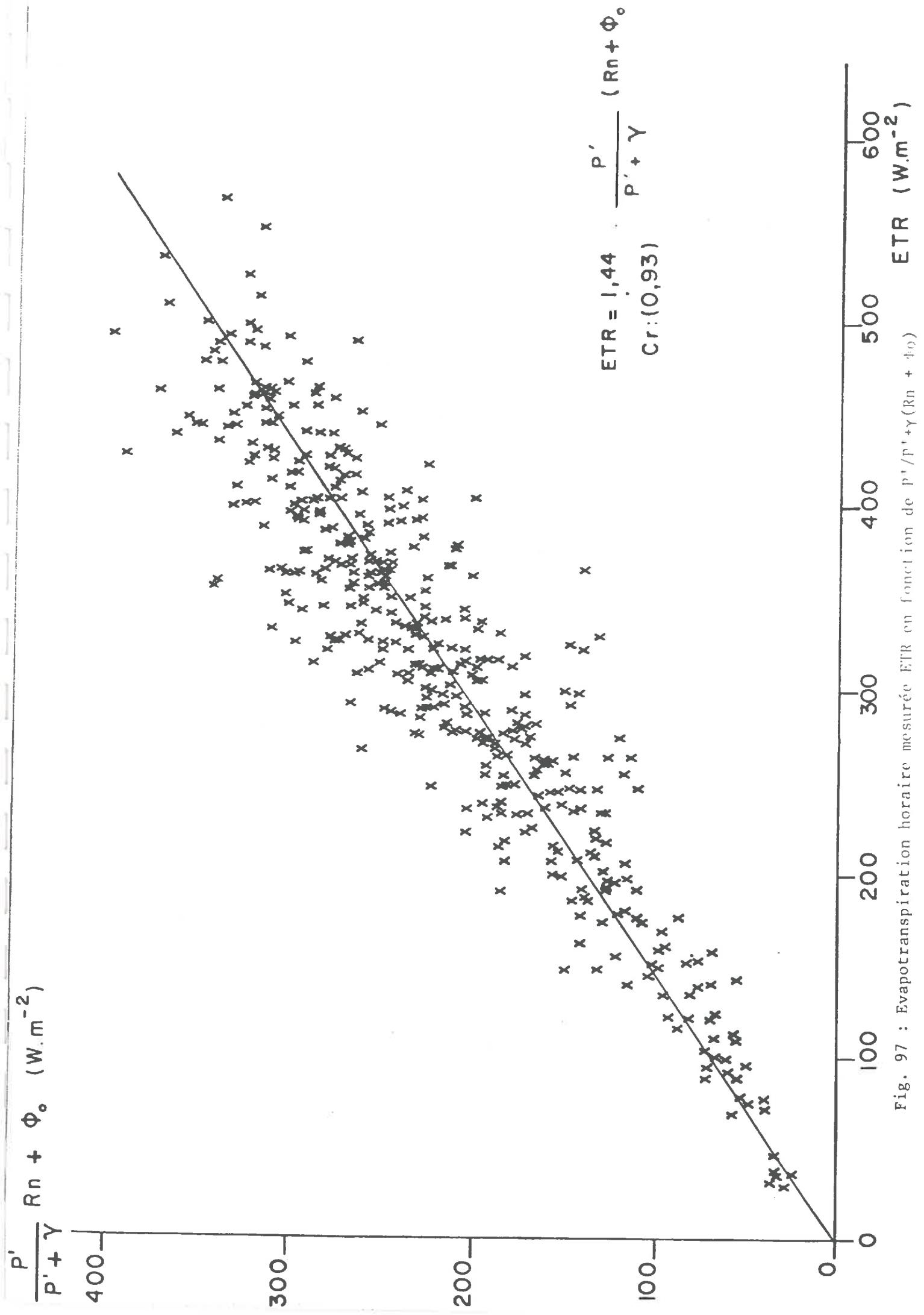


Fig. 97 : Evapotranspiration horaire mesurée ETR en fonction de $\frac{P'}{P' + \gamma} (R_n + \Phi_0)$

$$C = \frac{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{r_C}{r_A}}{1 + \frac{\gamma}{P' + \gamma} \frac{R_S}{r_A}}$$

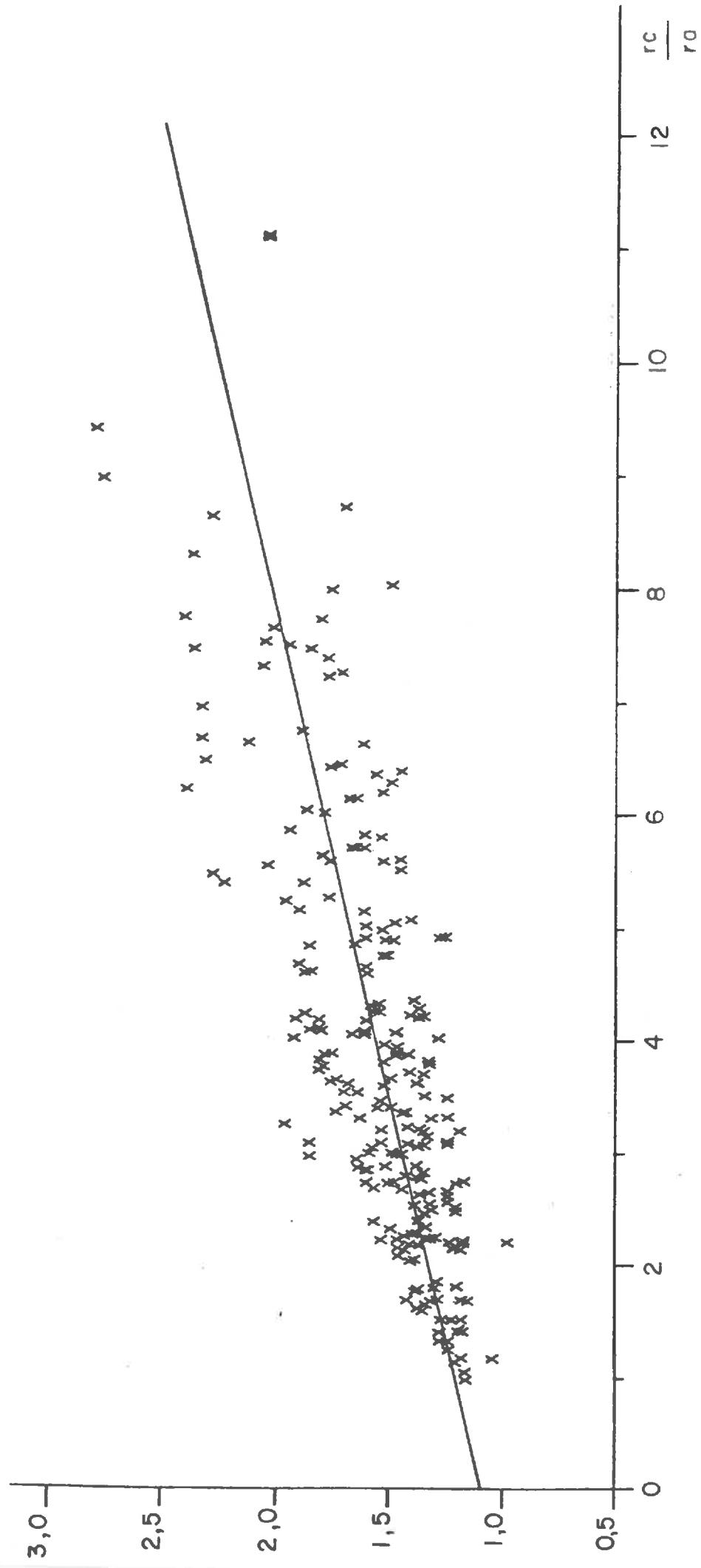


Fig. 98 : Variation du coefficient C en fonction du r_C/r_A .