

TH-AC56

ACADEMIE DE MONTPELLIER

**UNIVERSITE DE MONTPELLIER (MONTPELLIER II)
SCIENCES ET TECHNIQUES DU LANGUEDOC**

THESE

présentée à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc
pour obtenir le diplôme de **DOCTORAT**
Spécialité :

MECANIQUE, GENIE MECANIQUE, GENIE CIVIL

**FONCTIONNEMENT HYDRIQUE ET ORGANISATION SPATIALE
DU SYSTEME SOL-VIGNE : UNE PERSPECTIVE HIERARCHIQUE**

par

Thierry WINKEL

Soutenu le 19 décembre 1989 devant le Jury composé de :

MM. BOCQUILLON C.	Président
BORNAND M.	Rapporteur
di CASTRI F.	
JACQUINET J.C.	
LACAZE B.	
RAMBAL S.	
SEGUIN B.	Rapporteur

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma gratitude à tous ceux qui se sont intéressés à ce travail et m'ont permis de le mener à bien :

Serge Rambal et Bernard Lacaze ont initié et orienté mes recherches dans le domaine passionnant des changements d'échelles; je leur suis infiniment redevable de la confiance, du savoir, de l'appui matériel et surtout de la patience qu'il m'ont accordés;

Jean Claude Jacquinet, Anne Hippeau et les conseillers agricoles de la Chambre d'Agriculture de l'Aude ont concrétisé leur intérêt pour la recherche "fondamentale" par une efficacité et une gentillesse inappréciables;

Monsieur F. di Castri, directeur du Centre Louis Emberger, m'a permis de réaliser ce travail dans son laboratoire et a bien voulu faire partie du jury malgré ses nombreuses obligations;

Monsieur le Professeur Bocquillon a fait le pari d'ouvrir sa formation d'hydrologie mathématique à un biologiste-géographe, qu'il en soit remercié;

Michel Bornand et Bernard Seguin ont accepté d'être les rapporteurs de ce travail; leurs critiques et leurs encouragements m'ont été précieux, et les entretiens avec M. Bornand ne m'ont laissé qu'un seul regret : celui de n'avoir fait appel plus tôt à sa compétence et à sa sympathie;

Marie Maistre et Michel Grandjanny ont été les "coeurs battants" des journées de terrain; leur énergie à toute épreuve et leur savoir faire n'ont eu d'égal que leur gentillesse et leur patience; je tiens à leur renouveler ici mes plus vifs remerciements;

Geneviève Debussche m'a prodigué une aide quotidienne; ce travail doit énormément à sa constante bienveillance (et à sa vigilance !);

Je remercie tout le personnel du Centre Emberger et, en particulier, Mesdames Auguet, Barbry, Bonnet, Gaussen, Gautier, Henderson, Jeanjean, Nau, Sophy, Trauchessec dont le dévouement et la bonne humeur n'ont jamais fait défaut, ainsi que Messieurs Arbieu, Carrière, Ferris, Lacombe, Villanova pour leur diligence et leur sympathie;

Enfin, les mots ne sauraient exprimer toute la reconnaissance que j'ai pour les amis rencontrés au Cepe durant ces six années. Aussi, à Angela, André, Arcadio, Bertrand, Catherine, Christine, Daniel, Didier, Dominique, Hamid, Hamida, Hamidou, Hélène, Hervé, Joaquin, Josiane, Lahcen, Li, Marielle, Michèle, Odile, Roger, Stéphane, Walid, Yasser et Zaher, je dis simplement Merci.

Ce travail a été réalisé au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive CEPE Louis Emberger (CNRS) dans le cadre de programmes financés par l'ATP-PIREN "Influence à l'échelle régionale des ouvertures pédologiques et végétales sur les bilans hydriques et minéraux du sol", la Communauté européenne (programme "Zones défavorisées") et le GUTLAR (programme "Stress hydrique"). La Chambre d'Agriculture de l'Aude a également fourni un appui logistique irremplaçable.

TABLE DES MATIERES

INTRODUCTION	2
Article 1. STOMATAL CONDUCTANCE OF SOME GRAPEVINES GROWING IN THE FIELD UNDER MEDITERRANEAN ENVIRONMENT	10
1. Introduction	10
2. Material and methods	11
2.1 Site description and data collection	
2.2 Modelling procedure	
2.3 Variables and functions	
3. Application of the model	14
3.1 Determination of parameters	
3.2 Validation of the model	
4. Discussion	16
Article 2. FIELD GROWN VINES FACING WATER STRESS : FROM THE LEAF TO THE WHOLE-PLANT RESPONSES	26
1. Introduction	26
2. Material and methods	28
3. Results and discussion	30
3.1 Expression of water homeostasis in grapevine	
3.2 The daily cycle of leaf water functioning	
3.3 Comparative study of seasonal plant water functioning	
4. Conclusion	35
Article 3. VARIABILITE SPATIALE ET PERSISTANCE TEMPORELLE DES REPNSES DE LA VIGNE A UN GRADIENT DE MILIEU	45
1. Introduction	45
2. Matériel et méthodes	46
2.1 Principes de l'analyse spectrale	
2.2 Description du site expérimental	
2.3 Variables mesurées	

3. Résultats et discussion	48
3.1 Description du transect complet	
3.2 Persistance des structures spatiales dans le temps	
3.3 Analyse des relations spatiales et spectrales entre la production de biomasse et les propriétés de surface du sol	
4. Conclusion	52
Article 4. INTEGRATION SPATIALE DE LA VARIABILITE DU SOL ET DE LA VEGETATION A L'ECHELLE DE LA PARCELLE	60
1. Introduction	60
2. Matériel et méthodes	61
2.1 Site d'étude et variables mesurées	
2.2 Méthodes statistiques	
3. Résultats et discussion	62
3.1 Analyse du transect complet	
3.2 Analyse du transect réduit	
3.2.1 Statistiques classiques	
3.2.2 Analyse des structures spatiales	
4. Conclusion	70
Article 5. LA PARCELLE, PREMIER FACTEUR DE STRUCTURATION DE L'ESPACE A L'ECHELLE DE L'UNITE MORPHOPEDOLOGIQUE	79
Article 6. REGIONAL MAPPING OF POTENTIAL AND MAXIMAL EVAPOTRANSPIRATION IN LANGUEDOC-ROUSSILLON	84
1. Introduction	84
2. Experimental method	84
2.1 Remote sensing data and image processing system	
2.2 Test-site and meteorological data	
3. Résultats	86
3.1 Potential evapotranspiration	
3.2 Maximum evapotranspiration	
4. Conclusion	90
CONCLUSION	98
BIBLIOGRAPHIE GENERALE	104

INTRODUCTION

L'évaporation de l'eau à l'interface sol-végétation-atmosphère demeure l'un des aspects les plus méconnus du cycle de l'eau, et son estimation à l'échelle régionale rencontre de sérieuses difficultés (Brutsaert, 1982). L'importance de ce phénomène est pourtant cruciale, au niveau global, où de nombreux aspects de la circulation atmosphérique sont directement reliés à la distribution des flux au voisinage de la surface terrestre, mais également au niveau local, où la restriction des ressources en eau pour l'agriculture, qu'elle soit liée aux conditions pédoclimatiques ou à la concurrence d'autres formes d'utilisation (industrie, agglomérations urbaines), renforce l'intérêt pour une évaluation précise des besoins en eau des cultures.

Au niveau local, les transferts hydriques peuvent, en première approximation, être considérés comme un processus caténaire se déroulant à travers un gradient de potentiel allant du sol (0, -1.0MPa) à la feuille (-0.2, -2.0MPa) et à l'air (-10, -100MPa) (Rutter, 1975). La différence de potentiel hydrique environ cent fois plus forte entre la feuille et l'air qu'entre le sol et la feuille, montre que la principale résistance aux transferts d'eau dans le continuum sol-plante-atmosphère se localise à l'interface végétation-atmosphère, et se trouve donc associée au phénomène de transpiration régulé par les stomates. Mais l'identification des stomates comme agents primordiaux de contrôle du flux d'évapotranspiration ne doit pas faire oublier les nombreux mécanismes de découplage pouvant exister entre sol, végétation et atmosphère. Ces mécanismes contribuent, par le jeu de délais dans les dynamiques et de combinaisons d'effets indirects, à atténuer l'impact des influences atmosphériques et édaphiques sur le couvert végétal. Se développant sur toute une gamme d'échelles d'espace et de temps (Jarvis & McNaughton, 1986; Hall *et al.*, 1988), ils compliquent fortement l'estimation même ponctuelle du flux d'évapotranspiration.

Dès que le champ d'investigation s'élargit, les problèmes d'échantillonnage dans un système sol-végétation hétérogène se surajoutent aux difficultés d'estimation de l'évapotranspiration rencontrées au niveau local. Changer d'échelle implique ici de maîtriser la variabilité spatiale de l'écosystème à ses différents niveaux d'intégration. Les mécanismes locaux de découplage de la végétation vis-à-vis du milieu physique conditionnent certainement les patrons de variabilité observables à ces différents niveaux, et la théorie systémique suggère un lissage de l'hétérogénéité à travers les niveaux d'organisation successifs (Waide & Webster, 1976). Le développement récent des méthodes d'analyse spatiale dérivées de la théorie des variables régionalisées (Matheron, 1965) ou de l'analyse spectrale (Chatfield, 1975), a favorisé un grand nombre d'études sur la variabilité spatiale du sol (cf. les nombreux travaux de R. Webster), les études combinées sur le sol et la végétation étant plus rares (e.g. Ruelle *et al.*, 1986; Williams *et al.*, 1987).

Davantage que la variabilité spatiale, c'est, sur un plan plus général, le changement des structures elles-mêmes et de leur dynamique qui caractérise le passage d'une échelle à l'autre : l'eau dans le système sol-plante-atmosphère parcourt ainsi des

structures allant du stomate à l'hydrosphère, suivant des dynamiques qui s'étendent de la seconde au siècle. Cette gamme d'échelles ne forme pas un continuum monotone : différentes entités en émergent, plus ou moins découplées les unes des autres, et dont la définition-même va dépendre de la question traitée. Dooge (1983) présente une discussion approfondie des différents concepts liés à l'eau et de leur dépendance vis-à-vis des échelles d'espace et de temps (tableau 1).

Discipline	Subject of Study	Length, m	Time, s
Physical chemistry	water molecule	10^{-10}	10^{-13}
	water cluster	10^{-8}	10^{-11}
Continuum mechanics	continuum point	10^{-5}	10^{-6}
Hydraulics	turbulent flow	10^{-2}	10^{-2}
Hydrology	experimental plot	10	10
	basin module	10^2	10^2-10^3
	Subbasin	10^3	10^3
	basin	10^4-10^5	10^4
Climate studies	general atmospheric circulation	10^5	10^6

Tableau 1. Echelles d'espace et de temps en science de l'eau (*in* Dooge, 1986)

La multiplicité de ces échelles et la subtilité de leurs connexions confèrent au système hydrologique sa complexité en même temps qu'un certain degré d'organisation. Ces deux caractéristiques limitent la portée d'une approche purement analytique (possible pour des systèmes organisés simples) ou au contraire strictement statistique (appropriée aux systèmes complexes inorganisés) (Dooge, 1986). En revanche, les notions de complexité et d'organisation sont naturellement associées au concept de hiérarchie (von Bertalanffy, 1950; Simon, 1962; Prigogine & Stengers, 1988). Décomposant le système en unités fonctionnelles opérant à différentes échelles spatio-temporelles, la théorie des hiérarchies permet, une fois choisi un niveau de référence n , de le considérer en relation avec les échelles voisines, recherchant dans le niveau sous-jacent ($n-1$) l'explication des phénomènes, et identifiant dans le niveau supérieur ($n+1$) les contraintes qui agissent sur le niveau n mais aussi la signification (ou la portée) des processus observés au niveau de référence (O'Neill *et al.*, 1986; Urban *et al.*, 1987).

Bien que cette méthode apparaisse très riche d'un point de vue théorique, son application, en particulier pour la structuration de modèles de simulation des phénomènes multi-échelles, reste tout à fait embryonnaire (Risser, 1986; O'Neill, 1988). La théorie des hiérarchies se présente avant tout comme une "théorie de l'observation" (Allen, 1987), qui n'apporte pas à l'heure actuelle de solution directe aux questions posées, mais plutôt livre quelques règles du jeu pour affronter la complexité des structures et des processus qui constituent le système étudié. D'autres méthodes existent qui permettent une description mathématique de la complexité des systèmes naturels : l'analyse harmonique, la géostatistique ou la géométrie fractale fournissent le moyen d'identifier objectivement différents niveaux d'échelle (Loehle, 1983; Milne, 1988; Palmer, 1988; Legendre & Fortin, 1989). Analysant la distribution spatiale ou

temporelle de la variance des caractéristiques d'un système, elles décèlent les échelles communes à plusieurs processus, suggérant des possibilités de couplage direct entre eux. Elles permettent aussi de définir les domaines de généralisation des différents processus et, par conséquent, les limites d'application des modèles qui en sont proposés (Wiens, 1989).

Le travail présenté ici, en prenant comme objet les transferts d'eau dans le système sol-vigne, se donne un champ d'échelles allant du stomate à la région, et met l'accent sur l'étude du fonctionnement hydrique à travers toute la hiérarchie du système (fig.1). L'objectif est ambitieux non seulement à cause de l'étendue des échelles spatiales à considérer (10^{-5} à 10^5 m) mais aussi de la diversité des méthodes et des points de vue développés dans ce domaine par les physiologistes, micrométéorologues, hydrologues et écologues. Passioura (1979) souligne la nécessité, dans une démarche hiérarchique, de recourir à des disciplines diverses ayant chacune son langage propre, et Jarvis & McNaughton (1986) en illustrent la difficulté, prenant l'exemple de l'opposition qui a longtemps séparé physiologistes et micrométéorologues au sujet du contrôle des transferts d'eau dans le système sol-plante-atmosphère.

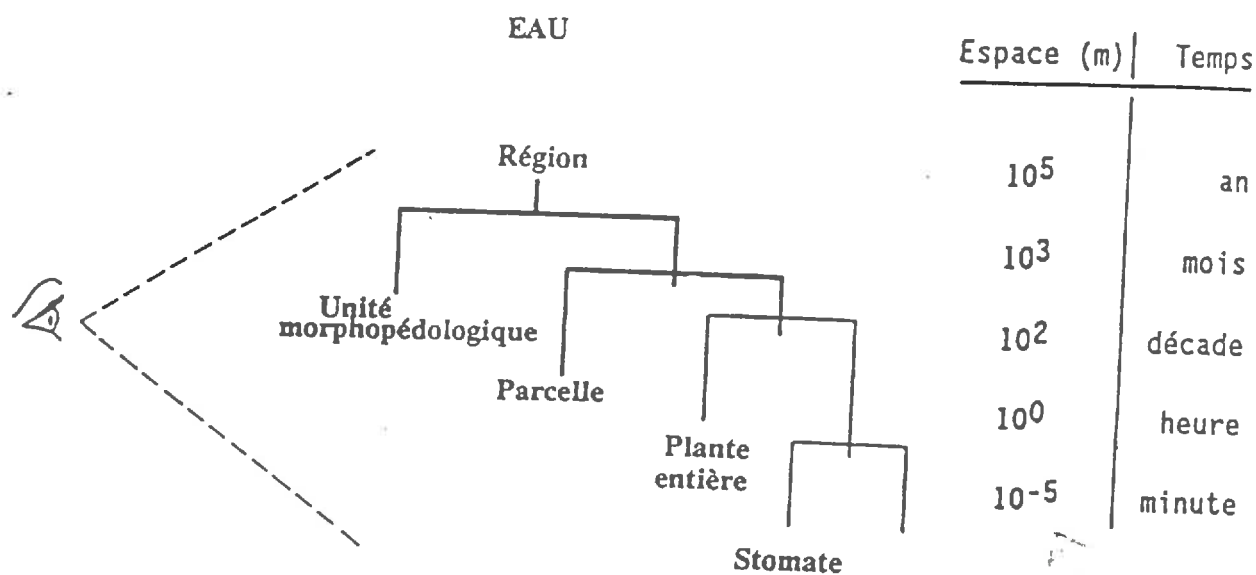


Figure 1. Hiérarchie des échelles d'espace et de temps dans le système eau-sol-vigne (adapté d'après Woodmansee, 1988).

Les différents niveaux d'intégration abordés dans cette étude (feuille, plante entière, parcelle, unité morphopédologique, région) sont arbitraires : ils correspondent aux unités concrètes familières aux différentes disciplines citées plus haut. Un des

objectif de ce travail sera précisément de déterminer le niveau le plus pertinent pour l'extrapolation à l'échelle régionale du bilan hydrologique local.

D'un point de vue pratique, l'estimation spatialisée des transferts hydriques sur un domaine hétérogène de grande étendue, pose le problème de la collecte des données de base. La détermination des propriétés hydrodynamiques du sol en particulier est une opération longue et coûteuse, impossible à envisager pour de grandes superficies. Cependant des travaux nombreux ont démontré la possibilité d'estimer ces paramètres à partir de variables d'accès aisé telles que la composition texturale du sol (Clapp & Hornberger, 1978; Rawls *et al.*, 1982). Cette approche indirecte est utilisée pour la paramétrisation des modèles climatiques à mésoéchelle (Noihlan & Planton, 1989), ainsi que dans l'étude de la variabilité spatiale du fonctionnement hydrique des sols à l'échelle du bassin-versant ou de l'unité morphopédologique (Voltz, 1986; Gascuel-Oudou, 1987). Faisant l'hypothèse qu'une telle approche peut s'appliquer quel que soit le milieu étudié, la variabilité des propriétés hydrodynamiques du sol sera considérée analogue à celle de ses propriétés texturales, et ces dernières-seules seront analysées dans le cadre du travail présenté ici.

X

La télédétection est un autre outil d'extrapolation mis en oeuvre dans cette étude. Elle permet la saisie d'information spatialisées couvrant de grandes superficies, à des échelles d'espace et de temps variées en fonction de la résolution spatiale et de la fréquence de passage du capteur. Elle offre ainsi le moyen d'étendre notre champ de perception au-delà des échelles habituelles et, en même temps, bouleverse le principe formulé par Wiens (1989) selon lequel la possibilité d'obtenir des informations répétitives diminue à mesure que s'accroît l'échelle d'investigation.

Le choix de la vigne comme modèle pour une étude hiérarchique des transferts d'eau se justifie à plusieurs titres. Aux échelles les plus larges, cette culture qui prédomine sur tous les autres modes d'occupation des terres en Languedoc-Roussillon, garantit l'homogénéité au moins spécifique du système sol-plante avec une grande extension spatiale, facilitant ainsi la transition des niveaux les plus bas de la hiérarchie (plante, parcelle) vers les niveaux supérieurs (unité morphopédologique, région). Pour les mêmes raisons, elle favorise l'utilisation des données de télédétection. Aux échelles plus fines, le choix d'un matériel biologique pérenne permet une certaine reproductibilité interannuelle des observations. Par ailleurs, les pratiques culturales propres à la viticulture (taille des sarments en hiver, faible taux d'amendement) permettent de penser que la production annuelle de biomasse aérienne reflète étroitement l'équilibre fonctionnel établi par rapport au régime hydrique résultant des conditions climatiques et édaphiques locales.

Le site retenu pour l'étude se localise dans la Basse Vallée de l'Aude (fig.2), au niveau de deux zones-test représentant les deux extrêmes d'un gradient de sécheresse édaphique : l'une des zones, établie sur les alluvions récentes du lit majeur de l'Aude, constitue le pôle "humide" du gradient, le pôle "sec" étant représenté par une terrasse du Quaternaire ancien à forte charge caillouteuse (Alvernhe, 1988). Les deux zones, distantes de 3.7 km, sont soumises au même climat régional, méditerranéen semi-aride

(précipitations annuelles inférieures à 500 mm) (Astruc *et al.*, 1982). La topographie très plane et les nombreux points d'amers fournis par le littoral et les reliefs avoisinants sont également propices à l'utilisation des informations satellitaires à faible résolution.

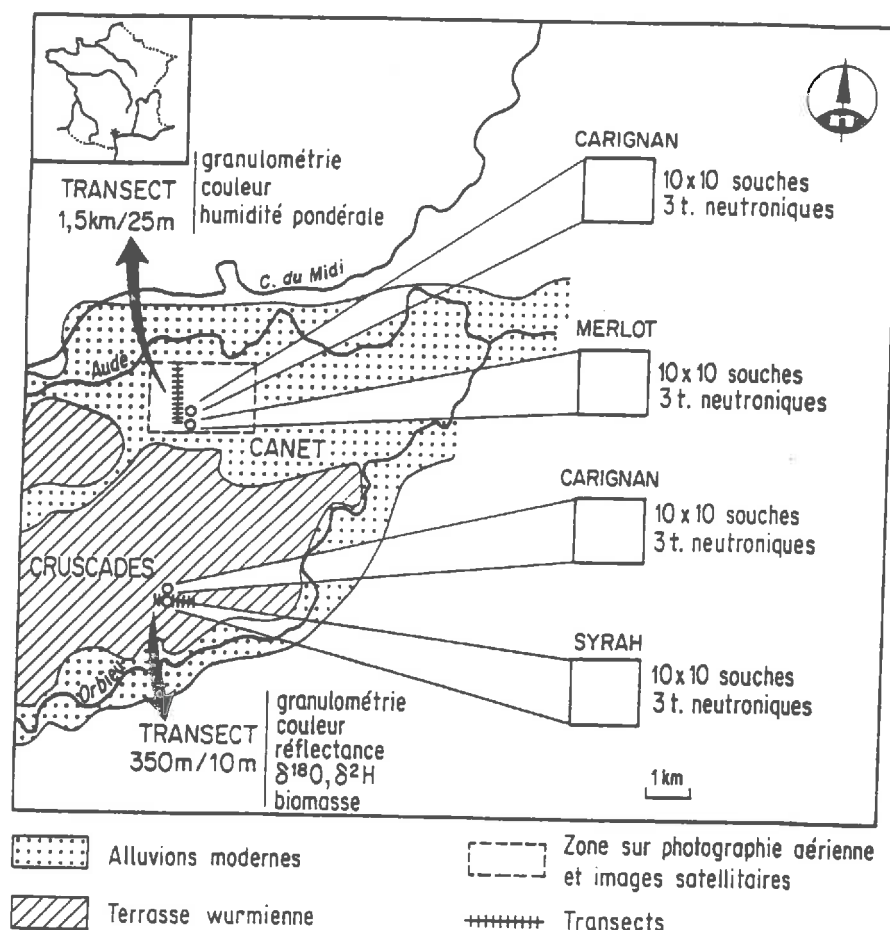


Figure 2. Localisation du protocole expérimental.

Cette situation expérimentale contrastée, combinée à l'hétérogénéité a priori très forte en milieu alluvial (Voltz, 1986) doit faciliter l'étude des réponses de la végétation à la variabilité spatiale du substrat édaphique, notamment afin de tester l'hypothèse d'un lissage de cette variabilité au niveau du couvert.

La démarche méthodologique adoptée s'appuie sur la comparaison des caractéristiques du couvert dans des conditions de milieu différentes. Cette approche comparative est la façon plus féconde, sinon la seule, d'aborder la question de l'adaptation de la végétation à une contrainte du milieu (Bradshaw, 1987).

Ce mémoire, présenté sous forme d'articles, comporte six parties qui correspondent à des niveaux d'intégration croissants. Le premier article présente un modèle semi-empirique du fonctionnement stomatique diurne de la vigne. Comparant trois cépages différents, il cherche à tester l'existence d'une éventuelle variabilité dans le contrôle des flux de transpiration au niveau le plus fin de la hiérarchie, c'est-à-dire la feuille.

Le deuxième article, portant le champ d'étude de la feuille jusqu'à la plante entière, analyse les réponses biologiques à la contrainte hydrique se développant à court et à long terme (i.e. cycles diurnes et variations saisonnières). Il tentera ainsi d'expliquer la relative stabilité de l'état hydrique de la vigne observée pour des cépages et des conditions de milieu pourtant différents.

Le troisième article se fonde sur les mécanismes d'adaptation à la sécheresse mis en évidence précédemment pour analyser les effets de l'hétérogénéité du sol sur le fonctionnement de la végétation au sein d'une parcelle. L'étude de ce fonctionnement à deux échelles de temps différentes (flux de transpiration instantané, production annuelle de biomasse) permet d'analyser la persistance dans le temps des patrons de variabilité spatiale de la végétation. Des hypothèses sont ensuite proposées pour expliquer le lissage de la variabilité du sol par le couvert végétal.

Le quatrième article associe l'analyse géostatistique au sein d'une parcelle à une démarche ascendante alliant l'échantillonnage au sol, la radiométrie rapprochée et l'imagerie aérienne. Le but est ici de comprendre comment la variabilité observable sur le sol et la végétation se relie à la structure spatiale des données de télédétection.

Le cinquième article expose les résultats d'une analyse de la variabilité spatiale présente au niveau d'une unité morphopédologique. L'analyse variographique a été menée sur des données radiométriques dont la résolution au sol s'échelonne entre 5 et 120 mètres. Elle vise à identifier les sources les plus importantes de l'hétérogénéité présente sur les images de télédétection, et de tester la permanence des structures spatiales saisies à travers des degrés de résolutions décroissants.

Le dernier article présente un essai d'estimation spatialisée des évapotranspirations potentielle et maximale à l'échelle régionale. La méthode utilisée combine, d'une part les mesures satellitaires de température de surface et les observations météorologiques réalisées au sol, d'autre part l'indice de végétation mesuré par télédétection et les coefficients cultureux empiriques établis pour la vigne.

La conclusion s'efforce de restituer la cohérence de notre démarche, parfois occultée par la présentation sous forme d'articles. Elle en dégage les résultats essentiels concernant les conditions ainsi que les limites du transfert d'échelles de la feuille à la région dans le système sol-vigne.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allen T.F.H., 1987. Hierarchical complexity in ecology : a non-euclidian conception of the data base. *Vegetatio*, 69: 17-25.
- Alvernhe F., 1988. *Contribution à l'étude pédologique des Corbières septentrionales*. Mémoire de DEA, U.S.T.L., E.N.S.A.M.. 29 p. + annexes.
- Astruc H., Jacquinet J.C. et Héritier J., 1982. Un exemple de zonage synthétique : l'Aude. Actes du Séminaire "Agrométéorologie et Vigne", 12-13 nov.1981, Bordeaux, I.N.R.A. pp. 57-63.
- von Bertalanffy L., 1950. An outline of general systems theory. *Brit J. Phil. Sci.*, 1: 134-165.
- Bradshaw A.D., 1987. Functional ecology = comparative ecology ? *Functional Ecol.*, 1: 71.
- Brutsaert W., 1982. *Evaporation into the atmosphere. Theory, history, and applications*. D. Reidel Publ. Cie, Dordrecht. 299 p.
- Chatfield C., 1985. *The analysis of time series : an introduction*. Chapman & Hall, London. 3rd edition. 286 p.
- Clapp R.B. and Hornberger G.M., 1978. Empirical equations for some soil hydraulic properties. *Water Resour. Res.*, 14: 601-604.
- Dooge J.C., 1983. On the study of water. *Hydrol. Sci. J.*, 28: 23-48.
- Dooge J.C., 1986. Looking for hydrologic laws. *Water Resour. Res.*, 22: 46-58.
- Gascuel-Oudoux C., 1987. Variabilité spatiale des propriétés hydriques du sol, méthodes et résultats; cas d'une seule variable : revue bibliographique. *Agronomie*, 7: 61-71.
- Hall F.G., Strebel D.E. and Sellers P.J., 1988. Linking knowledge among spatial and temporal scales : vegetation, atmosphere, climate, and remote sensing. *Landscape Ecol.*, 2: 3-22.
- Jarvis P.G. and McNaughton K.G., 1986. Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. *Adv. Ecol. Res.*, 15: 1-49.
- Legendre P. and Fortin M.J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80: 107-138.
- Loehle C., 1983. The fractal dimension and ecology. *Specul. Sci. Techn.*, 6: 131-142.
- Matheron G., 1965. *Les variables régionalisées et leur estimation*. Masson, Paris. 305 p.
- Milne B.T., 1988. Measuring the fractal geometry of landscapes. *Appl. Math. Computation*, 27: 67-79.
- Noihlan J. and Planton S., 1989. A simple parameterization of land surface processes for meteorological models. *Monthly Weather Rev.*, (à paraître).
- O'Neill R.V., 1988. Hierarchy theory and global change. in: Roswall T., Woodmansee R.G. and Risser P.G. (Eds.) "Scales and Global Change". John Wiley & Sons Ltd, Chichester. pp. 29-45.
- O'Neill R.V., de Angelis D.L., Waide J.B. and Allen T.F.H., 1986. *A hierarchical concept of ecosystems*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 253 p.
- Palmer M.W., 1988. Fractal geometry : a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio*, 75: 91-102.

- Passioura J.B., 1979. Accountability, philosophy and plant physiology. *Search*, 10: 347-350.
- Prigogine I. et Stengers I., 1988. *Entre le temps et l'éternité*. Fayard, Paris. 222 p.
- Rawls W.J., Brakensiek D.L. and Saxton K.E., 1982. Estimation of soil water properties. *Trans. ASAE*: 1316-1320.
- Risser P.G., 1986. *Spatial and temporal variability of biospheric and geospheric processes*. I.C.S.U. Press, Paris. 53 p.
- Ruelle P., Ben Sallah D. et Vauclin M., 1986. Méthodologie d'étude de la variabilité spatiale d'une parcelle agronomique. Application à l'échantillonnage. *Agronomie*, : 529-539.
- Rutter A.J., 1975. The hydrological cycle in vegetation. in: Monteith J.L. (ed.) "*Vegetation and the Atmosphere*", Academic Press, London. pp. 111-154.
- Simon H.A., 1962. The architecture of complexity. *Proc. Am. Phil. Soc.*, 106: 467-482.
- Urban D.L., O'Neill R.V. and Shugart H.H., 1986. Linkages in hierarchical models. in: Dyer M.I. and Crossley D.A. (Eds.) "*Coupling of Ecological Studies with Remote Sensing : Potentialities at Four Biosphere Reserves in the United States*". pp. 116-124.
- Urban D.L., O'Neill R.V. and Shugart H.H., 1987. Landscape ecology. A hierarchical perspective can help scientists understand spatial patterns. *BioScience*, 37: 119-127.
- Voltz M., 1986. *Variabilité spatiale des propriétés physiques du sol en milieu alluvial. Essai de cartographie quantitative des paramètres hydrodynamiques*. Thèse D.I., E.N.S.A.M., Montpellier. 198 p.
- Waide J.B. and Webster J.R., 1976. Engineering systems analysis : application to ecosystems. in: Patten B.C. "*Systems Analysis and Simulation in Ecology*" Vol. IV. Academic Press, New York. pp. 329-371.
- Wiens J.A., 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecol.*, 3: 385-397.
- Williams R.D., Ahuja L.R., Naney J.W., Ross J.D. and Barnes B.B., 1987. Spatial trends and variability of soil properties and crop yield in a small watershed. *Trans. ASAE*, 30: 1653-1660.

ARTICLE 1 : STOMATAL CONDUCTANCE OF SOME GRAPEVINES GROWING IN THE FIELD UNDER A MEDITERRANEAN ENVIRONMENT

2ème version - Mai 1989
acceptée pour publication dans *Agric. For. Meteor.*

T. WINKEL and S. RAMBAL
Centre National de la Recherche Scientifique
Centre Louis Emberger, BP 5051, F-34000 Montpellier (France)

ABSTRACT

A semi-empirical model of stomatal conductance was used to analyse porometer measurements on different grapevine cultivars in field conditions. Stomatal conductance was expressed as a function of quantum flux density, water vapour deficit, air temperature, and leaf water potential. Where possible, the parameters describing the partial functions were estimated from field data and provide physiological insights into the transpiration process. They indicated differential stomatal sensitivity to air humidity in the various cultivars, a characteristic which could be related to their geographical origins.

1. INTRODUCTION

The most generally successful model of evaporation from closed canopies is the well-known Penman-Monteith equation (Monteith, 1965). This model has been applied both to single leaves and to canopies. In the latter case, it has been chiefly used where fluxes might be expected to be predominantly one-dimensional. In orchards or vineyards, horizontal heterogeneity requires a description in more than one dimension. For such row crops the vegetation, by means of the stomata, plays a determining role in the control of bulk evaporation flux (Van Bavel et al., 1967; Hicks, 1973). Discontinuous canopies are aerodynamically rough and wind is only weakly attenuated (Riou et al., 1987), so that aerodynamic conductance of water vapour, which is proportional to eddy velocity and roughness length, is likely to be very high (Thom, 1975). In such cases, transpiration from the vegetation is strongly coupled with the airstream above the canopy and, because transpiration rate is then closely proportional to the product of stomatal conductance and water vapour pressure deficit of the air, changes in stomatal conductance become of paramount importance (Thom, 1975; Jarvis and McNaughton, 1986).

Modelling mass transport and evaporation from this type of canopy should therefore involve the most realistic possible identification of the variables and laws governing the stomatal functioning in field conditions. Among environmental factors that affect stomatal opening, solar radiation, soil water availability, atmospheric vapour

pressure deficit and temperature are known to be important (Sheriff, 1979; Schulze, 1986; Turner, 1986a). Age, position in the canopy, internal CO₂ concentration and hormonal equilibrium of the leaves, and previous growing conditions also influence the stomatal behaviour (Thomas et al., 1976; Blackman and Davies, 1985; Field, 1987). Whereas these intrinsic factors have been little investigated, several models have been proposed that relate stomatal aperture to simultaneous variations of weather factors, soil water deficit and plant water potential (Jarvis, 1976; Jones, 1983; Avissar et al., 1985).

When based on physical parameters, these models allow investigation of the regulation of water exchanges under natural conditions with relatively simple input data (Whitehead et al., 1981). Vegetation types can also be compared to improve understanding of the differential sensitivity to drought, and generate hypotheses concerning the underlying mechanisms of water stress adaptation. In the case of cultivated vegetation this knowledge will help to assess and compare the water requirements of various crops growing under given climatic conditions. In this paper, we examine the effects of weather variables and leaf water potential on the stomatal response of three grapevine cultivars grown in the field under Mediterranean climatic conditions.

2. MATERIAL AND METHODS

2.1. SITE DESCRIPTION AND DATA COLLECTION

Field plots were located in the Aude valley, Southern France (43°13'N, 2°50'E), at two sites 3.8 km apart with similar climatic conditions. The area has a Mediterranean-type climate with a potential evaporation rate of around 1100 mm/year and a mean annual rainfall (1961-1980) of about 600 mm, of which less than 14% occurs during the summer (Canet, 1983). Different cultivars of grape were studied at the two sites, which differed by their soil type and soil water storage capacity. Available soil water has been used to indicate the difference between both sites; it was calculated from field capacity and minimum water storage, measured in 1986-1987 with a neutron moisture gauge. Soil was assumed at field capacity after a few days of drainage following a rainy period.

The first site consisted of two plots on a loamy soil in a flood plain, planted with cultivars of carignane and merlot. Available soil water was 180 mm for the 0-130 cm layer. The second site consisted of two plots on a stony terrace with a thick calcareous hard pan at 80-120 cm depth; plots were planted with carignane and shiraz vines. The available soil water, measured as described, was only 120 mm.

Vines were between 6 and 15 years old and were therefore assumed to have fully developed root systems: soil water profiles show root water uptake beyond 2 m depth in the plots on the terrace. The carignane were goblet-pruned, while merlot and shiraz were cordon-trained.

A steady-state porometer (LI-1600, LI-COR Ltd., Lincoln, Nebraska, USA) was used for simultaneous measurements of stomatal conductance, quantum flux density, water vapour deficit and air temperature (these latter two measured within the porometer cup). These measurements were replicated six times. Concurrent measurements of leaf water potential, replicated three times, were obtained with a standard Scholander-type pressure chamber (PMS 1000, PMS Inst., Corvallis, Oregon, USA). Data were collected on mature leaves in the sunny part of the canopy from dawn to about 16 hours (LST) on eight days spaced throughout most of the growth cycle (13 June, 27 June, 9 July and 15 August 1986; 24 May, 2 June, 9 July and 11 September 1987).

2.2. MODELLING PROCEDURE

The method we used was detailed by Jarvis (1976) and Jones (1983). The model was based upon known relations between stomatal conductance (g_s , $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) and quantum flux density (Q , $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$), water vapour pressure deficit (D , kPa), air temperature (T_a , °C) and leaf water potential (ψ , MPa). Its general form is:

$$g_s = g_{sm} \cdot g(Q) \cdot g(D) \cdot g(T_a) \cdot g(\psi) \quad (1)$$

where g_{sm} is maximum conductance of a given vine cultivar, and each g is the partial function for the indicated independent variable ($0 \leq g \leq 1$) (Figure 1).

The parameters that describe stomatal opening in response to the four independent variables were estimated from field measurements by nonlinear least squares regression using Marquardt's method (Draper and Smith, 1966) or trial and error estimations. This approach enabled us to take into account the functional relationships controlling stomatal behaviour and to interpret parameters in a physical sense (Reed et al., 1976). As stated by Jarvis (1976), such a model is not mechanistic, because it does not link environmental factors with stomatal functioning at the cellular level. Nevertheless, its semi-empirical character makes it useful for interpretation of field observations and prediction of stomatal conductance, even for environmental conditions not directly tested.

Two limitations of this approach must be outlined. First, probable interactions between variables are ignored. Response functions given in the literature were obtained in controlled environments in which only one or two factors were varied at a time. In reality, all the factors act simultaneously in interconnected processes, and interactions are expected. However, to our knowledge, such complex combinations between factors have not been yet formalized. Secondly, the data sets collected in the field usually show strong correlations between variables, resulting in possible bias in estimation of the parameters (Jarvis, 1976). The narrow range of certain variables could also be a handicap.

2.3. VARIABLES AND PARTIAL FUNCTIONS

Solar radiation

Stomatal response to sunlight is influenced by several internal factors, including leaf age and plant water status (Squire and Black, 1981; Field, 1987). This leads to quite variable relationships between conductance and sunlight (Cowan, 1977). However, for well-watered plants, it is usually considered that stomatal conductance shows a hyperbolic response to sunlight. This relationship can be described by the equation:

$$g(Q) = 1 - \exp(-Q/K_1) \quad (2)$$

where Q stands for the quantum flux density or photosynthetically active radiation. The parameter, K_1 , is derived from the minimal Q value required for a nearly maximum stomatal aperture. For a number of species, this Q value is approximately $400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Squire and Black, 1981; Jones, 1983), in accord with the values of 200W.m^{-2} of global radiation given by Kriedemann and Smart (1971) and of $300 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ found by Liu et al. (1978) for grapevine cultivars. Assuming 95% relative stomatal conductance at a quantum flux density of $400 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, we calculate a K_1 value of $133 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. This value is applied for all the studied grapevine cultivars, making the hypothesis that light acts on stomatal aperture by stimulating metabolic processes at the cellular level, which are independent of varietal type.

Water vapour pressure deficit

Many species close their stomata in response to increased water vapour pressure deficit (Sheriff, 1979; Schulze, 1986). Stomatal response to humidity could be linear or curvilinear depending on the control system involved; a direct feedforward response results in a linear relationship (Camacho-B et al., 1974; Farquhar et al., 1980), whereas a feedback response via leaf water status leads to a non-linear relation (Johnson and Ferrel, 1983). We compared both types of relationships:

$$g(D) = 1 - K_2.D \quad \text{if } D < 1/K_2 \quad (3)$$

$$g(D) = 0 \quad \text{if } D \geq 1/K_2$$

and

$$g(D) = \exp(-K_2.D) \quad (3')$$

where D is the vapour pressure deficit of the air near the leaf and K_2 is a parameter estimated from the data set.

Air temperature

The effect of air temperature on stomatal conductance is difficult to separate from that of humidity because vapour pressure deficit and air temperature are correlated. However, it is widely accepted (Stalfelt, 1962) that stomatal conductance reaches a maximum at 30-35°C. Such a response curve may be written (Jones, 1983):

$$g(T) = 1 - K_3 \cdot (T_a - T_0)^2 \quad \text{if } (T_a - T_0)^2 < 1/K_3 \quad (4)$$

$$g(T) = 0 \quad \text{if } (T_a - T_0)^2 \geq 1/K_3$$

where T_a is the air temperature near the leaf and T_0 is optimal temperature for stomatal opening ($g(T_0) = 1$); T_0 and K_3 were estimated from the field measurements.

Leaf water potential

Although bulk leaf water potential is the biological variable most often considered in studies of stomatal function, it is not considered to directly control plant water loss. Instead, turgor pressure in guard cells and hormonal regulators are reported to play the dominant roles (Zeiger, 1983; Schulze, 1986). Moreover, Turner (1986b) pointed out how different rates of soil drying and air vapour deficit could induce a lack of correlation between leaf conductance and leaf water potential. Nevertheless, partly because of ease of measurement in the field, leaf water potential remains a widely-used state variable for functional, rather than mechanistic models such as we are seeking. The response of conductance to leaf water potential can be modelled with a two parameters relationship (Rambal, 1980; Jones, 1983; Campbell, 1985):

$$g(\psi) = 1 / (1 + (\psi / \psi_{1/2})^{K_4}) \quad (5)$$

where $\psi_{1/2}$ is the critical leaf water potential (i.e. the value required to reduce maximum conductance by half) and K_4 is an empirically derived parameter that describes the rate of decrease of g_s with ψ .

3. APPLICATION OF THE MODEL

3.1. DETERMINATION OF PARAMETERS

The model requires seven parameters: g_{sm} , K_1 , K_2 , T_0 , K_3 , $\psi_{1/2}$ and K_4 . For each vine plot, field measurements of each independent variable were randomly assigned to one of two data sets, one for estimation of the parameters (Table 1) and the other for validation of the model.

Maximum stomatal conductance of each of the three cultivars was directly estimated from the field measurements, by taking the highest value observed in 1986-1987 (mean of six replicated measurements). Assuming this parameter being only under

genotypic dependence, the same value was adopted for carignane on both sites. Statistical differences appear between the carignane and the shiraz cultivars ($p=0.01$), while merlot with an intermediate value differs from the other two only at the 10% probability level. Values were similar to those given in the literature for field grown cultivars (Körner et al. 1979; Katerji and Daudet, 1986).

The parameter K_1 , which describes stomatal response to quantum flux density, was set at a value of $133 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for the four plots, as previously explained.

Estimation of the other parameters from field observations was less straightforward. Plots of g_s against each independent variable generally show considerable scatter, and the upper boundary of points - theoretically representative of the stomatal response to one variable when the others are not limiting - usually appears discontinuous and irregular (Jarvis, 1976). In addition, the functional relation between g_s and each driving variable was difficult to fully characterize partly because range of variables was restricted (Table 2). These field measurements are however representative of the "non-ideal data of the kind frequently gathered" (Reed et al., 1976). In view of these difficulties, we initialized the model by setting the values of the parameters T_0 , $\psi_{1/2}$ and K_4 . This was done by trial and error, keeping values realistic with respect to the limits of leaf functioning and efficient towards the percentage of explained variance. K_2 and K_3 were obtained by nonlinear regression.

From our field measurements, a temperature of 30°C was found optimal for the stomatal conductance of the three cultivars, and K_4 was set to 2, representing the progressive decrease of g_s with decrease in leaf water potential. The estimates of $\psi_{1/2}$ adopted to run the model were -1.4 MPa for the carignane, -1.6 MPa for the merlot, and -1.8 MPa for the shiraz. These values correspond fairly well with those derived by stratifying the data and using a boundary-line analysis (Webb, 1972) (Figure 2). The estimated values of K_2 and K_3 for different cultivars showed positive correlation, reflecting the interdependence between air temperature and humidity. They revealed significant differences between vine cultivars, especially regarding their reaction to water vapour deficit. As for K_3 , its estimates may be relevant only to the range of observed air temperature, as they imply complete stomatal closure at about 15°C , which seems an unrealistic value.

The model accounts for 80 to 88% of the variation in the four data sets (Table 1). Because the alternative assumptions of linear and exponential response of conductance to air humidity explained similar proportions of variation, we adopted the simpler one (Equation 3).

3.2. VALIDATION OF THE MODEL

The model was tested by comparing the observations of the second data set with the stomatal conductances estimated from the input variables of this set, with the parameters derived from the first set of measurements. Though figure 3 shows large

spread of points, simulated and measured values did not differ significantly, except in the case of the merlot (Table 3). Likewise, diurnal variations of simulated conductances were similar to those measured in the field, the model being particularly able to represent the closure of the stomata at midday (Figure 4).

The most noticeable divergence between predicted and observed values occurred early in the day, when rapid changes in light level and wind speed may outpace the capacity for stomatal response (Williams, 1983). Systematic differences also occurred on certain dates. Estimated conductance was relatively accurate in the four plots on 9 July, but was generally under-estimated on 15 August and over-estimated on 13 June. This may represent the effect of season on plant development. In particular, the maximum stomatal conductance is known to increase during the cycle of development of the plant (Jones, 1983; Chaves and Rodrigues, 1987) and, the adoption of a constant value for g_{sm} would tend therefore to over-estimate conductance at the beginning of the vegetation period, when the leaves are not yet fully expanded. Under-estimation of conductance in mid-season (15 August) is less easy to explain, but may have been linked to the growth history. Preconditioning by repeated soil water depletion can lead to a progressive decrease in the threshold leaf water potential for stomatal closure (Thomas et al., 1976; Ackerson, 1980). For the grapevine, though they did not concern studies with repeated water stress cycles, the results of Düring and Loveys (1982), and Chaves and Rodrigues (1987), gave an explanation for this phenomenon. They showed that, in stressed vines (i.e. with low bulk water potential), the turgor pressure necessary for the stomatal aperture is maintained by a decrease in osmotic potential. This decrease results from an active accumulation of solutes in the leaf tissues when water stress develops.

4. DISCUSSION

Our results, with data from the literature, permit some hypotheses on the mechanisms that regulate water transport at the leaf level. The similarity of parameters estimated for the two different plots of carignane, and the divergence between cultivars suggest that genetic differences in stomatal response to the environment were more important than site differences.

A degree of differentiation among cultivars was first apparent in values of g_{sm} ; maximum stomatal conductances of the merlot and shiraz cultivars were respectively 20 and 35% below that of carignane, the difference being significant between carignane and shiraz only ($p=0.01$). Although a genetic component seems likely to be involved, this would need to be confirmed by systematic comparison of grapevine cultivars. Moreover, the maximum stomatal conductance of the shiraz was likely to have been limited by previous conditions of cultivation, particularly lack of irrigation since planting time, which would have been a harsh constraint for this cultivar, known for its drought sensitivity. Analysis of stomatal responses to vapour pressure deficit and leaf water potential provides some insight into development of drought resistance by grapevines.

The low rate at which the stomata react to a decrease in leaf water potential (parameter K_4) is typical of plants grown in the field, where soil water depletion usually occurs gradually and allows plants to respond by osmotic adjustment or control via phytohormones, and continuous root growth (Turner, 1986a; Rambal, 1988). Osmotic adjustment in particular has been demonstrated for grapevines growing under semi-arid conditions (Düring and Loveys, 1982).

This process provides an explanation for the decrease in the critical potential for stomatal closure in plants subjected to progressive water stress. It also explains the differences between field and controlled environment studies. In our experiment, $\psi_{1/2}$ reached a value of -1.8 MPa for the shiraz, whereas Kriedemann and Smart (1971) found a critical potential of -1.3 MPa for the same cultivar grown in containers without irrigation. The lower critical potential of shiraz, as compared to merlot or carignane, could be linked to vegetative characteristics. Ludlow (1980) stated that plants exhibiting stomatal adjustment cannot survive without some tolerance to dehydration, since stomata that adjust osmotically remain partially open and water loss continues. He also added that this tolerance to dehydration is usually associated with slow rates of growth and development. On the other hand, Turner (1986b) outlined the advantage presented by this type of functioning in maintenance of water uptake; it allows continued root growth at low water potential and enables the plant to explore a greater volume of soil. We observed both features in shiraz; its rooting depth exceeded 2 m and its vegetative development appeared significantly reduced, compared to the neighbouring carignane plants (respectively 450 and 590 g of dry mass of shoot per plant in 1987).

Plants that cannot endure dehydration avoid low water potential by sensitive control of water loss from the leaves. Direct stomatal response to air humidity here plays a determining role. Evidence for this response in grapevines is contradictory, particularly regarding the sensitivity of unstressed plants (Düring, 1976; Lange and Meyer, 1979; Kliewer et al., 1983; Düring, 1987). Considering the processes underlying this humidity sensing, the distinction between feedforward (Equation 3) and feedback (Equation 3') control is of importance as it involves quite different behaviours regarding economy in use of water. Cowan (1977) demonstrated theoretically how a feedforward response confers a distinct advantage in dry environments. Our data do not allow to distinguish between the two possibilities, though they clearly indicate a differential sensitivity to air vapour deficit for vine cultivars grown in the field.

The more pronounced humidity response of the carignane and merlot vines, which also show the higher threshold potentials, is in accord with Ludlow's statement that humidity response is of special importance for plants lacking tolerance to dehydration (Ludlow, 1980). Via this mechanism, transpiration loss is restricted when atmospheric demand becomes too high, helping to increase the daily water use efficiency. The very high productivity of these two cultivars (Winkler et al., 1974) supports this contention. Loveys and Kriedemann (1973) and then Düring (1976) found greater stomatal responses to humidity in stressed vines; while Schulze and Küppers (1979) found that long-term stress did not alter the slope of the conductance/humidity relation, but rather decreased the range of stomatal response. In our study, one or the other of

these processes should have induced differences among the two carignane vines according to their contrasting soil water resources. This was not observed, which suggests stress avoidance by the carignane grown on the terrace, probably by means of its deep root system.

Further, similarity of K_2 for the two different plots of carignane suggests that this parameter is a species characteristic. Kriedemann (1977) points out that, even though inference of genetic influences from physiological observations is highly tentative, geographic origins of grapevine taxa can provide useful information about their physiological characteristics. This seems to be true also for grapevine cultivars traditionally linked to a given region, in which physiological characters may have been influenced by their evolution in specific environments (Rives, 1975). The carignane, merlot and shiraz cultivars we studied originated respectively from Spain (Aragon), the Bordeaux region and the Rhône valley. Aragon undergoes a strong semi-arid climate (Font Tullat, 1983), while the other two regions present summer rain deficits partly limited by periods of mist (Rey, 1957). The contrasting responses of carignane and shiraz ($p=0.01$) therefore appear consistent with their geographical origin; carignane, well known for its hardiness, could have adapted to climatic drought by developing sensitivity to air vapour deficit, a capacity that shiraz, native to a more mesic region, would not have developed to the same level. While the contrast between carignane and shiraz could be analyzed through their stomatal reaction to only one environmental factor (viz. air humidity), understanding the intermediate position of merlot (high stomatal sensitivity, mesic origin) needs to consider the plant as a whole. Plant response to water stress involves, beside regulation at the stomatal level, several mechanisms acting at larger time scales (Rambal, 1988); hydraulic resistance to water flow between roots and leaves, and root/shoot ratio could also provide explanation for the differences in water relations between cultivars.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are most grateful to M. Grandjanny and M. Maistre for help with the field work. Special thanks is extended to J.C. Jacquinet and his staff of agricultural advisers of the Chambre d'Agriculture de l'Aude. We also thank V. Ghersi-Egea and P. Alpert for improving the quality of the text. This study was conducted with the support of the Programme Interdisciplinaire de Recherches sur l'Environnement (PIREN) of the C.N.R.S (Grants n^{os} 8682-613, 8760-5069, 8860-5053).

REFERENCES

- Ackerson, R.C., 1980.** Stomatal response of cotton to water stress and abscissic acid as affected by water stress history. *Plant Physiol.*, 65: 455-459.
- Avissar, R., Avissar, P., Mahrer, Y. and Bravdo, B.A., 1985.** A model to simulate response of plant stomata to environmental conditions. *Agric. For. Meteorol.*, 34: 21-29.
- Van Bavel, C.H.M., Newman, J.E. and Hilgeman, R.H., 1967.** Climate and estimated water use by an orange orchard. *Agric. Meteorol.*, 4: 27-37.
- Blackman, P.G. and Davies, W.J., 1985.** Cytokinins, abscissic acid and the control of plant water balance. *Acta Hort.*, 171: 255-262.
- Camacho-B, S.E., Hall, A.E. and Kaufmann, M.R., 1974.** Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.*, 54: 169-172.
- Campbell, G.S., 1985.** Soil physics with basic. Transport models for soil-plant systems. Elsevier, Amsterdam. 150 p.
- Canet, I., 1983.** Eléments climatologiques du Languedoc-Roussillon. Ecole Nat. Météorol., Note N°34, 154 p. + maps.
- Chaves, M.M. and Rodrigues, M.L., 1987.** Photosynthesis and water relations of grapevines growing in Portugal. Response to environmental factors. In: J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange and W.C. Oechel (Editors), *Plant Response to Stress. Functional Analysis en Mediterranean Ecosystems.* NATO ASI Series G, 15: 379-390.
- Cowan, I.R., 1977.** Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.*, 5: 117-227.
- Draper, N.R. and Smith, H., 1966.** Applied regression analysis. John Wiley & Sons, New-York, London, Sidney, 407 p.
- Düring, H., 1976.** Untersuchungen zur Umweltabhängigkeit der stomatären Transpiration bei Reben. I. Beleuchtungstärke und Luftfeuchtigkeit. *Vitis*, 15: 82-87.
- Düring, H., 1987.** Stomatal responses to alterations of soil and air humidity in grapevines. *Vitis*, 26: 9-18.
- Düring, H. and Loveys, B.R., 1982.** Diurnal changes in water relations and abscissic acid in field grown *Vitis vinifera* cultivars. I. Leaf water potential components and leaf conductance under humid temperate and semiarid conditions. *Vitis*, 21: 223-232.
- Farquhar, G.D., Schulze, E.D. and Küppers, M., 1980.** Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Austr. J. Plant Physiol.*, 7: 315-327.
- Field, C.B., 1987.** Leaf-age effects on stomatal conductance. In: E. Zeiger, G.D. Farquhar and I.R. Cowan (Editors), *Stomatal Function.* Stanford Univ. Press, Stanford, California, pp. 367-384.
- Font Tullat, I., 1983.** Climatología de España y Portugal. Inst. Nac. Met., Madrid, 296 p.
- Hicks, B.B., 1973.** Eddy fluxes over a vineyard. *Agric. Meteorol.*, 12: 203-215.
- Jarvis, P.G., 1976.** The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. London B.*, 273: 593-610.

- Jarvis, P.G. and McNaughton, K.G., 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Adv. Ecol. Res.*, 15: 1-49.
- Johnson, J.D. and Ferrell, W.K., 1983. Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. *Plant, Cell Environ.*, 6: 451-456.
- Jones, H.J., 1983. *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology.* Cambridge Univ. Press, Cambridge, 323 p.
- Katerji, N. et Daudet, F.A., 1986. Etude in situ du fonctionnement hydrique et photosynthétique d'une vigne conduite en lyre. *Agronomie*, 6: 709-716.
- Kliwer, W.M., Freeman, B.M. and Hoosom, C., 1983. Effect of irrigation, crop level and potassium fertilization on Carignane vines. I. Degree of water stress and effect on growth and yield. *Am. J. Enol. Vitic.*, 34: 186-196.
- Körner, C., Scheel, J.A. and Bauer, H., 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13: 45-82.
- Kriedemann, P.E., 1977. Vineleaf photosynthesis. *Proc. Int. Symp. "Quality of the Vintage"*: 67-87.
- Kriedemann, P.E. and Smart, R.E., 1971. Effects of irradiance, temperature and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. *Photosynthetica*, 5: 6-15.
- Lange, O.L. und Meyer, A., 1979. Mittäglicher Stomataschluss bei Aprikose (*Prunus armeniaca*) und Wein (*Vitis vinifera*) im Freiland trotz guter Bodenwasser-Versorgung. *Flora*, 168: 511-528.
- Liu, W.T., Wenkert, W., Allen, L.H. and Lemon, E.R., 1978. Soil-plant water relations in a New York vineyard: resistances to water movement. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 103: 226-230.
- Loveys, B.R. and Kriedemann, P.E., 1973. Rapid changes in abscissic-like inhibitors following alterations in vine leaf water potential. *Physiol. Plant.*, 28: 476-479.
- Ludlow, M.M., 1980. Adaptative significance of stomatal responses to stress. In: N.C. Turner and P.J. Kramer (Editors), *Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress.* Wiley Interscience, pp. 123-138.
- Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. In: *The State and Movement of Water in Living Organisms.* 19th Symp. Soc. Exp. Biol., pp. 205-234.
- Rambal, S., 1980. Modélisation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale d'une steppe à *Rhantherium suaveolens*. Desf. de la zone aride sud tunisienne. Thèse D.I., USTL, Montpellier, 188 p.
- Rambal, S., 1988. The differential role of mechanisms for drought resistance in plants: a simulation approach. (submitted for publication).
- Reed, K.L., Hamerly, E.R., Dinger, B.E. and Jarvis, P.G., 1976. An analytical model for field measurement of photosynthesis. *J. Appl. Ecol.*, 13: 925-942.
- Rey, P., 1957. Le déterminisme écologique de la répartition des plantes méditerranéennes en Aquitaine. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 92: 131-156.
- Riou, C., Pieri, P. et Valancogne, C., 1987. Variation de la vitesse du vent à l'intérieur et au-dessus d'une vigne. *Agric. For. Meteorol.*, 39: 143-154.

- Rives, M., 1975. Les origines de la vigne. *La Recherche*, 6: 120-129.
- Schulze, E.D., 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 37: 247-274.
- Schulze, E.D. and Küppers, M., 1979. Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana* L.. *Planta*, 146: 319-326.
- Sheriff, D.W., 1979. Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. *Plant, Cell Environ.*, 2: 15-22.
- Squire, G.R. and Black, C.R., 1981. Stomatal behaviour in the field. In: P.G. Jarvis and T.A. Mansfield (Editors), *Stomatal Physiology*. Cambridge Univ. Press, London, pp.223-245.
- Stalfelt, M.G., 1962. The effect of temperature on opening of the stomatal cells. *Physiol. Plant.*, 15: 772-779.
- Thom, A.S., 1975. Momentum, mass and heat exchange of plant communities. In: J.L. Monteith (Editor), *Vegetation and the Atmosphere*. Academic Press, London, pp. 57-109.
- Thomas, J.C., Brown, K.W. and Jordan, W.R., 1976. Stomatal response to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field. *Agron. J.*, 68: 706
- Turner, N.C., 1986a. Crop water deficits: a decade of progress. *Adv. Agron.*, 39: 1-51.
- Turner, N.C., 1986b. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Austr. J. Plant Physiol.*, 13: 175-190.
- Webb, R.A., 1972. Use of the boundary line in the analysis of biological data. *J. Hort. Sci.*, 47: 309-319.
- Whitehead, D., Okali, D.U.U. and Fasehun, F.E., 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.*, 18: 571-587.
- Williams, W.E., 1983. Optimal water-use efficiency in a California shrub. *Plant, Cell Environ.*, 6: 145-151.
- Winkler, A.J., Cook, J.A., Kliewer, W.M. and Lider, L.A., 1974. *General viticulture*. Univ. California Press, Berkeley, California. 710 p.
- Zeiger, E., 1983. The biology of stomatal guard cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 34: 441-475.

TABLES

	FLOOD PLAIN		TERRACE					
	merlot	carignane	carignane		shiraz			
g_{sm} ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	440 (41) ⁺	560 (41)	560 (41)		360 (14)			
K_1 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	133							
T_0 ($^{\circ}\text{C}$)	30							
K_4	2							
$\psi_{1/2}$ (MPa)	1.6	1.4	1.4		1.8			
K_2 ($\text{kPa}^{-1}\cdot 10^{-3}$)	88 ^L (13)	114 ^E (18)	95 ^L (13)	116 ^E (18)	96 ^L (12)	125 ^E (17)	24 ^L (12)	26 ^E (14)
K_3 ($^{\circ}\text{C}^{-2}\cdot 10^{-4}$)	46 ^L (4)	45 ^E (4)	51 ^L (4)	50 ^E (4)	47 ^L (4)	50 ^E (4)	40 ^L (4)	40 ^E (4)
r^2 (%) n=114	80 ^L	82 ^E	85 ^L	85 ^E	83 ^L	84 ^E	88 ^L	88 ^E

+Numbers in parentheses show standard error of the mean

Table 1. Parameters values of the model derived from the first data set (^L and ^E refer to linear and exponential humidity responses respectively, r is the coefficient of determination, n the number of observations)

	FLOOD PLAIN		TERRACE	
	merlot	carignane	carignane	shiraz
Q ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	7-2080	27-2060	34-2050	6-2140
T _a (°C)	15.6-38.4	15.6-37.6	17.2-38.0	16-38.6
D (kPa)	0.42-4.27	0.44-4.45	0.72-5.0	0.48-5.22
ψ (MPa)	0.25-1.57	0.28-1.40	0.32-1.53	0.45-1.63

Table 2. Range of environmental variables used for estimation of the parameters

	FLOOD PLAIN		TERRACE	
	merlot	carignane	carignane	shiraz
Mean residual	-0.07*	-0.01 ^{ns}	-0.03 ^{ns}	-0.03 ^{ns}
r	0.67	0.65	0.77	0.74
n	45	42	45	52

Table 3. Comparison of stomatal conductances observed and simulated for the four experimental plots (r is the coefficient of correlation, n the number of observations)

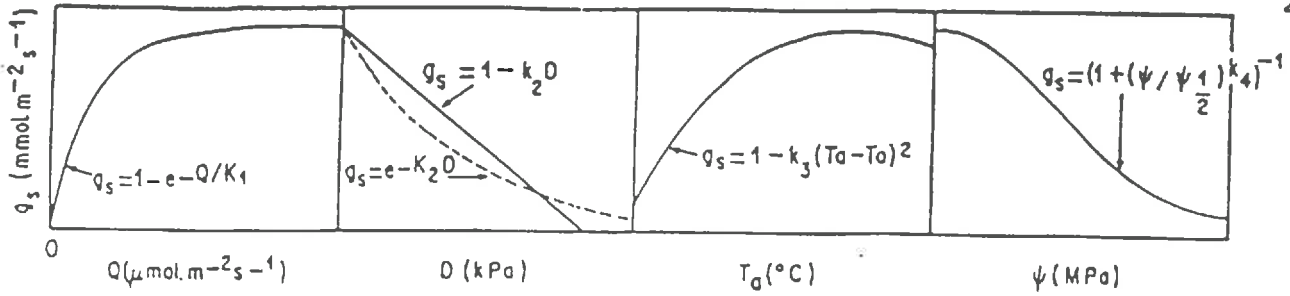


Figure 1. Partial functions of the stomatal conductance response to quantum flux density (Q), water vapour deficit (D), air temperature (T) and leaf water potential (ψ) (redrawn after Jones, 1983).

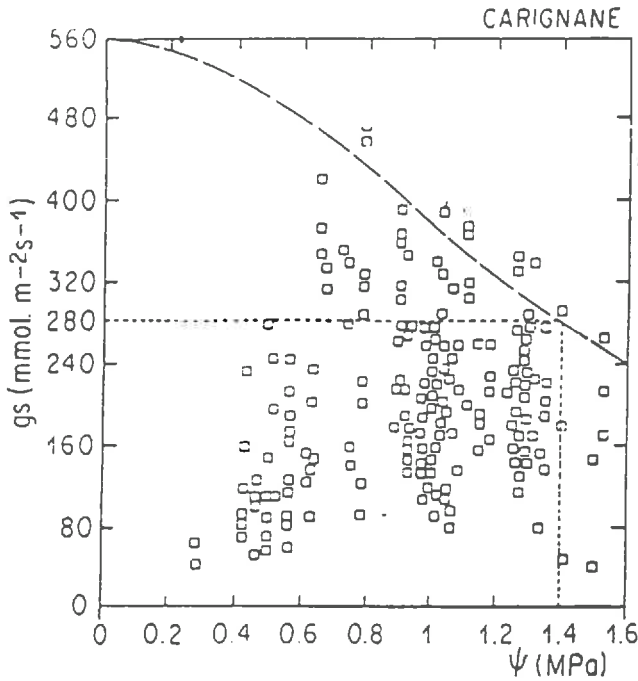


Figure 2. Scatter diagram of stomatal conductance (g_s) against leaf water potential (ψ) measured on the two carignane plots, with the curve derived from equation (5) with $\psi_{1/2} = -1.4$ MPa and $K_4 = 2$.

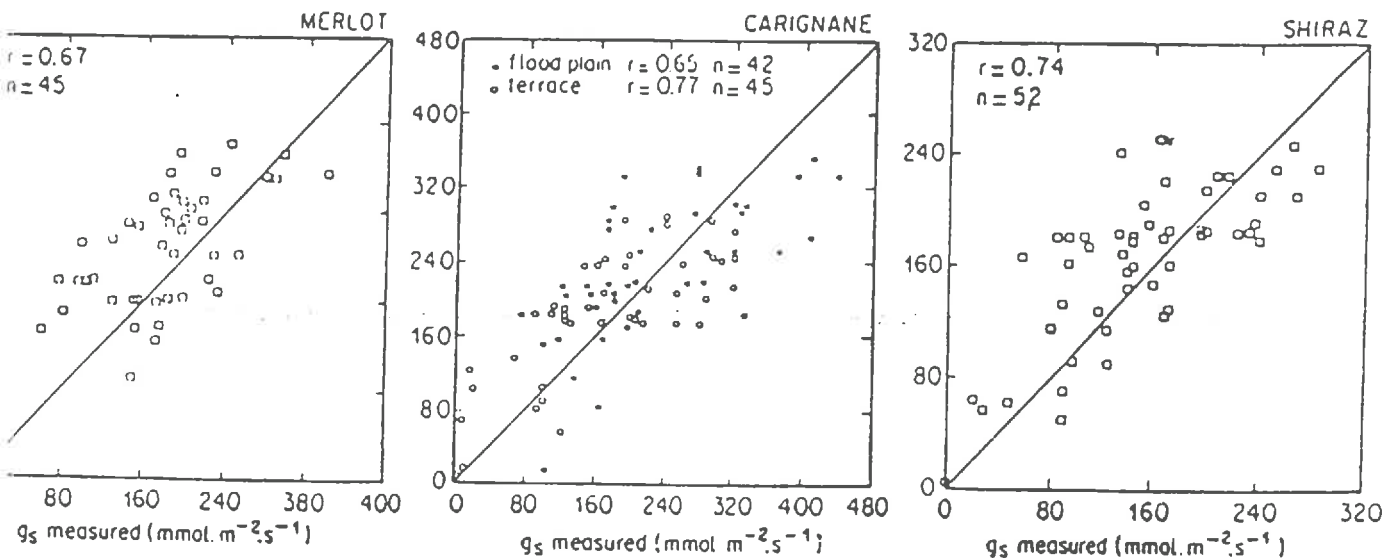
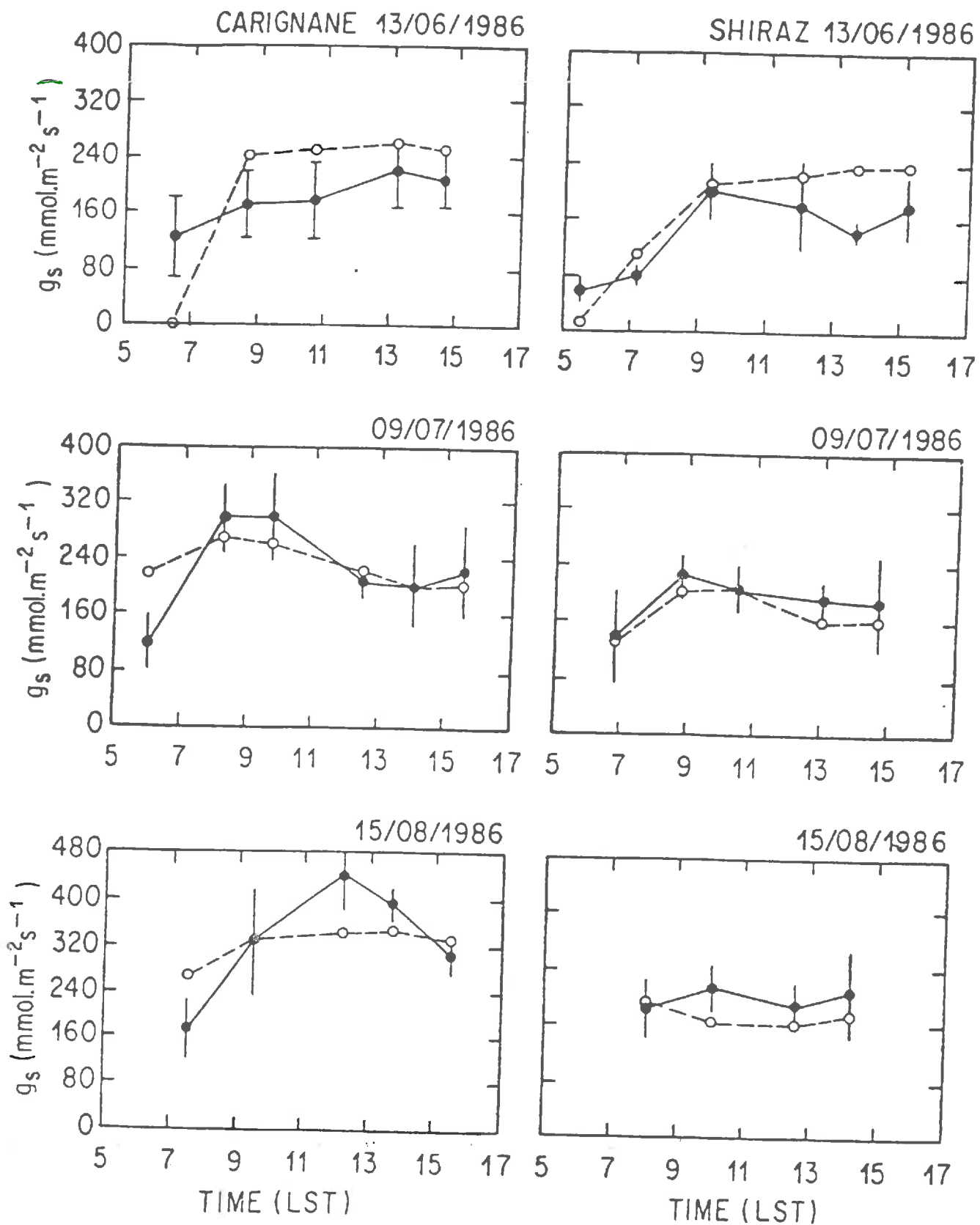


Figure 3. Relation between measured and simulated values of stomatal conductance (r is the coefficient of correlation, n the number of points).



Figures 4. Diurnal variations of observed (solid line) and simulated (dotted line) stomatal conductance (the vertical bars show the standard deviation of the observed values).

ARTICLE 2 : FIELD GROWN VINES FACING WATER STRESS : FROM THE LEAF TO THE WHOLE-PLANT RESPONSES

1st version - September 1989 - submitted to *The New Phytologist*

by T.WINKEL and S.RAMBAL

Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive

C.E.P.E. Louis Emberger

BP 5051 F-34033 MONTPELLIER Cédex (FRANCE)

ABSTRACT

A comparative study of soil-plant water relations was conducted on three grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L. cv carignane, merlot, shiraz) in order to investigate their adaptation to short-term and long-term water stress under field conditions. Adaptation appears in the relative stability of the internal plant water status on both time scales. On a diurnal scale, stomatal closure in response to air dryness contributes to this stability. Indirect evidence is also given of an influence of the soil water status on the diurnal stomatal activity. On a seasonal scale, sufficient leaf hydration requires high whole plant hydraulic conductance. This is achieved by daily stomatal regulation or reduction of the foliage area. Physiological adaptation to drought provided by stomatal control appears well developed in the Mediterranean vine cultivar, while morphological plasticity involving reduction in the leaf area allows for the drought resistance of the vine from mesic origin.

RUNNING TITLE : Field grown vines facing water stress

KEY-WORDS : *Vitis vinifera*, stomatal conductance, water potential, leaf area, total hydraulic conductance, diurnal changes, seasonal changes.

1. INTRODUCTION

Many evidences are available indicating that, for several plant species, the daily minimum value of leaf water potential remains in a narrow range even among different genotypes and under contrasted environmental conditions (Jarvis, 1976; Aston & Lawlor, 1979; Whitehead et al., 1984; Schulze, 1986; Tenhunen et al., 1989). Of course, this value changes in the short term, mainly in relation with the solar radiation, and also during the crop development, in response to the seasonal course of the environmental conditions. But, as Salleo & Lo Gullo (1985) pointed out for Mediterranean species, the seasonal decrease in leaf water potential is often in the same order of magnitude as the diurnal drop in the same parameter during a warm sunny day. For these plants, the level of leaf hydration appears bounded within certain limits assuring a real homeostasis of their internal water status (Jarvis, 1975; Meidner, 1983).

Now, the only mechanisms by which plants achieve homeostasis are changes in the conductance of their water pathways (Meidner, 1983). The question then arises of the water use strategies developed by those plants to avoid, at least partly, the potential stress to which they are exposed (Salleo & Lo Gullo, 1985). Such a question necessarily refers to the time-scale characteristics of the plant water functioning, which experiences two major temporal constraints : a daily cycle with a maximum evaporative demand near noon, and an annual cycle with a maximum water stress occurring, under temperate and Mediterranean climates, during the summer period.

The plant responses to these constraints take place at two different levels : i) the instantaneous control of the transpirational flux via the stomata, ii) the ability to survive drought periods of several weeks, which rely on the long-term water relations between the whole-plant and the soil.

The first level has been widely investigated, including for the grapevine. Many physiological studies carried on potted or field-grown vines showed the dependence of stomatal activity on solar radiation, air vapour pressure deficit (Düring, 1976; Lange & Meyer, 1979, Giulivo, 1981) and, more recently, on soil water status (Natali et al., 1985; Beran, 1987; Düring, 1987). This detailed knowledge allowed the development of empirical models of stomatal activity (e.g. Winkel & Rambal, 1989). However, such models remains of limited interest in understanding the water relations in the canopy as a whole. Passioura (1986, in Myers, 1988) outlined that the short-term effects of water deficits may have only a trivial influence on the overall plant growth. But on another side, stomatal control may contribute strongly to the regulation of the whole canopy transpiration, especially in vineyards which are aerodynamically rough surfaces.

The second level, vz the whole plant functioning as an integrated process, remains almost unknown (Schulze et al., 1987). This comes in part from the lack of data on the long-term dynamic of morphological parameters, such as those controlling the root/shoot ratio, in relation with the seasonal variations of water availability. A further complication arises from the complex feedback between root and shoot which may override some underlying mechanisms, thus blurring the understanding of the whole plant water relations (Schulze, 1986).

Concerning grapevine, after recalling the important and very pioneering work of Stephen Hales (1727) on transpiration rates and root pressure, one can mention recent studies on the hydraulic properties of twig sections (Salleo et al., 1985; Salleo & Lo Gullo, 1985) as also on distinct phenological stages (e.g. Sperry et al., 1987 on vine bleedings). At a more integrative level, the whole plant water relations were studied in the field by Liu et al. (1978) who showed, from a one day data set, that roots were the main source of resistance to liquid flow in the plant. Working at a wider time scale (vz a

14 days drying cycle) on young potted vines, Schultz & Matthews (1988a, b) followed the increase of hydraulic resistance and the associated growth response. They concluded that the shoot component of the soil-plant resistance was significant and variable, and also that cavitation of the xylem could restrain the vegetative growth even at moderate water deficits. Lastly, one can mention several studies reporting the effects of the water regime and the total leaf area on the final grape production (Buttrose, 1966; Hardie & Considine, 1976; Mériaux et al., 1979, 1981). But, to our knowledge, the functional relationships developed throughout an entire annual cycle between hydraulic transport and vegetation growth of field grown vines have not been yet investigated. However, the work of Meinzer et al. (1988) on *Larrea tridentata* demonstrated the interest of a functional parameter like the total hydraulic resistance for the analysis of the diurnal and seasonal variations in stomatal conductance. Calkin & Pearcy (1984) on their side, used the soil-plant conductance in order to compare the water use efficiency of several species as the seasonal drought intensified. In both studies, the analysis of the temporal patterns of soil-plant water conductivity led to hypotheses on the root growth and the interactions between water regime and carbon partitioning.

In this paper we explore, by measurements of plant and soil water relations performed in the field both on a diurnal and on a seasonal scale, the adaptation of various grapevine cultivars to short-term and long-term water stress under different soil moisture regimes.

2. MATERIAL AND METHODS

The study area is located in the Aude valley, Southern France (43°13N, 2°50E). A detailed description is given in Winkel & Rambal (1989). Four vineyards were studied, at two sites with contrasted soil water conditions :

- the first site, located on the flood plain at 1.6 km from the Aude river, represents the wet site of our study (available soil water of 180 mm for the 0-130 cm layer). Experimental plots are planted with carignane grafted on R110 or merlot grafted on SO4;
- the second site, on a quaternary stony terrace, is marked by a thick calcareous hard pan restraining the soil water resource (available soil water of 120 mm for the 0-130 cm layer). The plots are planted with carignane and shiraz cultivars, both grafted on R110.

Vines being between 6 and 15 years old, their root systems are assumed to reach maximum extension. Carignane vines are goblet-pruned, while merlot and shiraz are cordon trained. The planting density is 3300 plants/ha, except for the carignane plot on the wet site where it reaches 4000 plants/ha.

Field measurements were made along ten days in 1986-1987 (12 May, 13 June, 27 June, 9 July, 15 August 1986; 24 May, 2 June, 9 July, 11 September and 21 October 1987). Diurnal variations in leaf water potential (ψ_L), stomatal conductance (g_s), transpiration flux (TR), air temperature and humidity, and global radiation were recorded. Leaf water potential was determined by the pressure chamber technique (PMS 1000, PMS Inst.) on sunny leaves in the middle of the shoots, with three replicates at a time. A steady-state porometer (Li 1600, Li-COR) provided the measurements of stomatal conductance and transpiration flux, replicated six times.

Meteorological data were obtained from shielded thermistors and capacitive hygrosensors placed at ca. 2 m height in both sites and from a pyranometer installed on the wet site. Data on air temperature and humidity allowed the calculation of the water vapour pressure deficit by the formula of Henderson-Sellers (1984). Daily precipitation were registered 500 m away from the plots on the dry site and were considered as representative of the two study sites.

The soil volumetric water content of each plot was measured with a neutron gauge, until depths of -130 cm on the wet site, and -190 cm on the dry site. Data recorded between 20 May and 8 July 1986 allowed to estimate root water uptake by vines for successive soil layers. The hypotheses for this calculation are the following : i) the upper 10 cm of soil, are the only ones influenced by the evaporation process and, due to cultivation practices, they do not contain roots; ii) the very low precipitations of this time period (<10 mm/month) were immediately retaken by the evaporation; iii) water drainage and redistribution between soil layers are negligible during the summer period.

Vegetative growth of the vine was followed in the four plots during the 1987 year. After the method described by Carbonneau (1976a, b), the total leaf area per plant was assessed in a non-destructive way from both the relation "single leaf area/sum of the lengths of the two lateral nervures" and the estimation of the mean number of leaves per plant at each date. The regression between leaf area (A , cm^2) and nervures length (L , cm) was calculated from a single sample of 314 leaves taken from the four plots along the entire growing season ($A = 0.95L + 0.36L^2$, $r^2 = 0.99$). The mean number of leaves per vine was estimated from three to four plants per plot on each date. The derivative of the curve relating the total leaf area against the time allows for the evaluation of the mean daily growth rate of the foliage area (m^2 leaves/day).

The total hydraulic conductance between soil and leaf (C_{SL}) was calculated from relation (1), analog to the Ohm's law:

$$TR = C_{SL} * (\psi_L - \psi_b) \quad (1)$$

with the hypothesis that predawn leaf water potential (ψ_b) is equivalent to the mean soil water potential in the root zone. In order to fulfil the requirements of permanent water flux implied by this relation, the only measurements of TR and ψ_L taken into account were those made between 9:30 and 15:30 (LST), i.e. when stabilization of the leaf water potential indicates the establishment of a dynamic equilibrium between absorption and transpiration fluxes. Liu et al.(1978) and Schultz & Matthews (1988) did the same, yet pointing out that this remains an approximate method as the water partitioning through the plant, particularly during the active growing phase, is unknown, as is the possible contribution of the water stored in the stem and shoots. Nevertheless, this latter factor seems to be negligible, the volume of wood, and hence the capacitance, of a vine plant being low in comparison with most other woody species. As for the water flux involved in growth, it also must be near zero at mid-day, when transpiration is fast and leaf water potential low enough to inhibit cellular extension (Boyer, 1985).

3. RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Expression of water homeostasis in grapevine

Figure 3.1 presents on both seasonal and diurnal scales, the leaf water potentials (ψ_L) measured on our experimental plots without differentiating among the four plots nor the two years of measurements.

Daily minimum values of leaf water potential (ψ_{\min}) show a simple seasonal trend with a peak near -2.0 MPa at the end summer (Fig.3.1a). Despite the two climate contrasted years and the varied soil/cultivar combinations, the range of ψ_{\min} at a given time does not exceed 0.5 MPa. Values of ψ_{\min} reported in the literature for non-irrigated vines growing under field conditions (numbers 2 to 9, Fig.3.1a) are well in accord with the extremum and range observed on our experimental plots. And yet, the values of the literature refer to a still broader set of climatic conditions, soil moisture levels, cultural practices, cultivars, plant ages, etc. Such an observation could led to the idea of some physical barrier restraining ψ_L values of living grapevines within the dashed zone of figure 1a whatever the environmental conditions. Nevertheless, experiments on potted vines demonstrate that this does not come true : Chaves & Rodrigues (1987) measured ψ_{\min} of -2.2 MPa (number 1, Fig.3.1a) and even -3.0 MPa on water stressed vines, without severe damage for the plants since they fully recovered after rewatering. Thus, grapevine shows the potential to survive water stress much stronger than those it undergoes in the field, with the obvious condition that extreme stress do not last too long.

Figure 3.1b shows the instantaneous values of ψ_L recorded during two sunny days in the summer. Here again, merging the data from the different plots and years reveals

some consistency in the leaf water status of the grapevine : following fairly the diurnal course of the sun, ψ_L drops from -0.2 MPa at dawn, down to -1.7 MPa at noon, with an instantaneous range (dashed zone width) of about 0.5 MPa throughout the day.

Then, resuming the statement of Salleo & Lo Gullo (1985) about three Mediterranean species, it appears that grapevine experiences both slow (seasonal) and rapid (diurnal) changes in its leaf water potential, with the same order of magnitude in both cases, *vz* about 1.5 MPa. It is as if, whatever the time-scale characteristic of the water constraint (diurnal cycle of evaporative demand or seasonal variations in soil moisture and air dryness), the leaf water status of vines growing in the field, even under Mediterranean climate and without irrigation, would remain within the narrow bounds necessary to some internal equilibrium. In this respect, taking the carbon assimilation as an example, it is interesting to observe that, net photosynthesis of grapevine can be maintained until ψ_{\min} values of about -1.5 MPa, and then decreases sharply (Kriedemann & Smart, 1971; Chaves, 1981).

3.2. The daily cycle of leaf water functioning

Figure 3.2 shows the diurnal courses of leaf water potential and stomatal conductance (g_s) observed for the two carignane plots on three days representative of the summer period. The diurnal variations of climatic factors (global radiation, vapor pressure deficit) are also indicated.

For sunny days on early summer (13 June, 9 July), the plant water status does not differ between the two sites (mean differences of 0.07 MPa on 13 June, 0.12 MPa on 9 July, not significant at $p < 0.05$). On 9 July, the stomatal conductance also follows similar variation on both sites : rapidly open after sunrise, the stomata partially close in mid-morning, their conductance remaining then fairly constant until late afternoon. However, the stomatal closure is faster for the vine on the dry site and, on this plot, the stomatal regulation also occurs earlier in the season as shown by the data of the 13 June. These latter data illustrate how a same leaf water status may correspond to very contrasted plant water relations : in the wet site, the diurnal course of g_s with a maximum on midday remains strongly linked to the atmospheric factors, whereas on the dry site, the maintenance of a ψ_L value of -1.0 MPa passes through the regulation of the transpirational flux by means of a partial stomatal closure at midday.

Data from the end summer show that leaf water status remains the same only in a certain range of water stress: on 15 August, after 14 weeks of drought (40 mm of precipitations since 1 May), the predawn leaf water potential reaches -0.5 MPa on the dry site and, despite the cloudy sky conditions and the very low VPD (0.8 kPa at 12:00), the vine dehydrates severely ($\psi_{\min} = -1.5$ MPa) and the stomata partially close at noon. In contrast, for the vine growing on the wet site, the stomatal opening does not undergo

any limitation and the high level of soil water resource, attested by a ψ_b value of -0.2 MPa, even allows the rehydration (increase in ψ_L) of the leaf tissues on midday.

These daily patterns of g_s and ψ_L , as those described by Turner et al. (1985) or Meizner et al. (1988), clearly show that the diurnal variations in g_s can not be easily attributed to the influence of ψ_L . The same is true for the relationship between g_s and VPD, as indicated by the data of the dry site. This emphasizes how the interpretation of stomatal behavior should necessarily take account for several driving forces acting simultaneously (Willmer, 1988). It also suggests that, besides physiological and weather variables, the leaf water functioning is partly mediated by soil and/or whole-plant hydraulic factors.

Assuming i) that soil factors vary on time scales of several days or weeks and, ii) that whole-plant properties are specific of each cultivar, the plant water relations were characterized on a seasonal scale by a comparative study of the four experimental plots.

3.3. Comparative study of the seasonal plant water functioning

Figure 3.3 shows the daily values of predawn and minimum leaf water potential (ψ_b and ψ_{\min} respectively), as well as the midday and maximum values of the stomatal conductance (g_{mid} and g_{max}) measured on the four experimental plots in 1986.

On both wet and dry sites, the carignane shows the highest seasonal variations in g_{max} . Without water stress (wet site), g_{max} increases throughout the season from 150-200 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ in May up to 450-500 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ at the end of the summer, then declining again as the leaves become senescent (250 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ in October 1987). During the summer period (June-September), g_{max} of the carignane appears independent on the site but is, in both locations, significantly higher than for the other cultivar (Table 3.1).

Over the same time period (excepted on 15 Aug.1986 and 11 Sept.1987), the midday value of g_s remains fairly constant among the different days and plots, around 200 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Fig.3.3). As a consequence, the carignane shows the strongest stomatal regulation (difference between g_{max} and g_{mid}), particularly in comparison with the shiraz (Table 3.1) : on a sunny day, this regulation could reach 200 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ for the former, while it never exceeds 50 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ for the latter. Thus, there are indications of a differential plasticity in stomatal functioning among the experimental plots, and the similitude of the values measured on both carignane (Table 3.1) suggests this plasticity to be a varietal characteristic, unaffected by the contrast in soil conditions.

The ability of the carignane to actively control its daily transpiration flux via stomatal closure certainly contributes to smooth possible fluctuations in its internal water

status throughout the dry season. This stomatal activity is less developed in the other two cultivars, and yet they do not undergo stronger water stress : their values of ψ_{\min} , though generally lower, are not significantly different from those of the carignane vine on the same site (Table 3.1, Fig.3.3).

Thus, stomatal behaviour alone cannot be invoked to explain the similarity in plant water status of the four experimental plots, and the total soil-leaf hydraulic conductance was calculated as an index of the water functioning at the whole plant level.

Figure 3.4 allows the comparison of the seasonal changes in soil-leaf conductance (C_{SL}) calculated for the carignane plots on both sites. Estimations of the two years have been reported on the same graph for a better visualization of the seasonal responses. This figure also shows the mean daily growth rate of the total leaf area per plant (LGR) measured on these plots in 1987.

In vines on dry site, C_{SL} presents a single-peaked seasonal pattern : increasing continuously from May until end of June, it decreases by almost 50% on early July, and then declines slowly over the remainder of the season. On the wet site, the pattern is a little more complex : after a roughly similar variation as on the dry site until early July, C_{SL} retrieves high values in August and September, and then converges again with C_{SL} of the dry plot at the end of the season.

Three stages distinguish themselves on this annual cycle, which could be analyzed in terms of the interrelations of the plant hydraulic properties with phenological development and soil water depletion.

The first period (from bud burst until end of June) corresponds to the spring growing season, during which the expansion of the total leaf area rises up to a maximum of $0.07 \text{ m}^2 \cdot \text{d}^{-1}$. These data concord with other observations on the grapevine aerial growth for a range of experimental conditions and cultivars (Carbonneau, 1976; Huglin, 1986). Assuming that in grapevine as in other plant species (Rogers & Head, 1969; Montenegro et al., 1982), the productions of new roots and new leaves are closely correlated, the increase in C_{SL} during this period may result from the reduction in the root component of the plant resistance by fast root extension in a still well-watered soil.

The second period begins on early July with a sharp decrease in C_{SL} on both sites. At this time, LGR has dropped by about 50% of its maximum in June and the mean total leaf area per plant reached 90% of its value at full development. Such a decrease in C_{SL} occurring early in the drying cycle in coincidence with the inhibition of leaf and shoot growth, has also been reported for the vine by Schultz & Matthews (1988). Their study demonstrates that cavitation of the xylem vessels by air bubbles occurs, even in well-watered vines, during the hours of rapid transpiration. These au-

thors suggest this phenomenon to be the main reason for shoot growth inhibition as it severely restrains the water transport towards expanding tissues.

Regarding the plant water relations at this time-period, our observations on grapevine fully confirm the statement of Tenhunen et al. (1989) that the rapid drying of the upper soil levels, concomitant with the onset of summer weather conditions, usually does not affect ψ_b but is correlated with decreases in g_{max} , sensitive response of stomata to VPD and relatively conservative water use. This latter feature was also outlined by Larsen et al. (1989) for field grown vines under arid climate.

Later in the summer, our data indicate considerable divergence in the plant hydraulic properties of the two plots. As early as August, C_{SL} in the dry plot falls to a level comparable to that observed subsequently in October (about $50 \text{ mg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$), whereas on the wet plot, C_{SL} in August and September rises up near $200 \text{ mg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$. Such a difference reflects the contrast in water regime between the two plots : on the dry site, the available soil water storage declines continuously over the summer period (-19 mm between 9 July and 15 Aug.1986, -31 mm between 9 July and 11 Sept.1987, 10-190 cm soil layer), while on the wet site, important flood irrigations on the plots near by ours result in the maintenance of a nearly constant soil water storage (+2.2 mm and +2.5 mm for the same time periods as above, 10-130 cm soil layer). Moreover, the vines on the wet site had their shoots trimmed at mid July, what reduced their total leaf area without modifying the root system and, hence, improved their total hydraulic conductance.

It is noteworthy that the values of C_{SL} on wet site at the end summer are in the same order as those found on the dry site at the end of the active growing phase. It seems that, in the case of sufficient soil water resource, C_{SL} will remain constant, at a level determined by the functional equilibrium between the full grown vines and their substrate. Then, it may be hypothesized that difference of about $120 \text{ mg.m}^{-2}.\text{s}^{-1}.\text{MPa}^{-1}$ between C_{SL} of both plots on 15 Aug.1986 or 11 Sept.1987 results mainly from the soil water deficit on the dry site, via decreased soil water conductivity in the root zone and impaired water transport through the xylem.

The last phase of this annual cycle is exemplified by the data of October 1987. Despite the high soil water content, C_{SL} stays at very low values in both sites. This could be due to the physiological changes accompanying leaf senescence (Kriedemann, 1977; Field, 1987) and maybe also to damages on the shoots and leaves at the time of the vintage.

Comparison of C_{SL} between the four plots over the first two periods or the entire season shows generally significant differences for the vines on the wet site, while the shiraz does not differ from the carignane on the dry site (Table 2).

With similar foliage areas in both plots (Table 3.3), the constantly lower C_{SL} values in the merlot compared to the carignane plot may reflect above all the differential ability of their respective root systems to supply water. Profiles of soil water withdrawal reveal contrasted patterns in the two plots (Fig.3.5) : for the carignane, the main zone of water uptake shifts downwards as the upper soil layers become progressively dry from May to July. Such pattern is promoted by the rootstock (R110), known to deeply pervade the soil. For the merlot vine, the root water uptake over the same time period appears mainly located in the upper 70 cm of the soil profile (Fig.3.5). In this case, the rootstock (SO4) spreads more superficially than does the R110 (Jacquinet, pers. comm.). The lower planting density, resulting in lower interindividual competition, may also encourage such a rooting pattern in the merlot plot. Then, the maintenance of a sufficient soil water availability over all the season (cf. low ψ_b values) would result from an increase in rooting density in the upper portions of the soil by lateral extension of the root system (Garcia de Lujan Gil de Bernabe & Gil Monreal, 1982). However, the capacity of such a superficial root system to supply leaves with water may be exceeded during the hours of high evaporation demand (Meinzer et al., 1988), thus leading to systematically lower hydraulic conductance through the whole plant.

The situation appears quite different on the dry site : both grafted on R110, the plots of shiraz and carignane show similar rooting patterns, extending well below 2 m depth (Fig.3.5). Allowing for the contrasted stomatal behaviours of these two cultivars, lower values of C_{SL} would be expected for the shiraz. Yet, this is not the case and the explanation seems to lie at the whole plant level : throughout the year, the total leaf area is significantly lower ($p=0.05$) for the shiraz than for the carignane, by 33% on 2 June 1987, and still 16% on 27 July 1987 (Table 3.3). With deep roots supplying a reduced foliage area, the shiraz can compensate for its poor stomatal regulation by maintaining high values of the whole plant water conductance and, in this way, preserve a suitable leaf water status.

4. CONCLUSION

Emphasizing processes rather than just properties and, considering plants as water-processing systems, our study is in full agreement with the definition of functional ecology proposed by Calow (1987). As such, it attempts, by means of a comparative approach, to elucidate how regulatory processes contribute to the homeostasis of the system. Focusing on various vine/soil combinations, it reveals specific abilities of the different cultivars to react at the two levels where a plant can modify its transpirational flux, viz the stomata and the whole root-leaf conductive system.

Midday stomatal closure allows for the optimization of the water on a daily scale (Rambal, 1989). It results in a high carbon gain (Farquhar et al., 1980; Hall & Schulze, 1980), which could sustain extra root growth and hence, contributes to drought avoidance by continued water extraction in absence of rain (Turner, 1986). Sensitivity to air humidity strongly determines this stomatal reactivity and, in a previous study (Winkel & Rambal, 1989), we hypothesized this sensitivity to be cultivar specific, correlating with the geographical origin of each vine sort. The present work reinforces this assumption, demonstrating that the carignane (originated from Aragon) maintains over the whole season the highest capability for instantaneous control of the transpiration flux, while the shiraz (native from the Rhône Valley) shows the weakest.

At the whole plant level, a high hydraulic conductance between roots and shoots is necessary to achieve a sufficient hydration of the leaves and hence, a suitable carbon metabolism. For drought adapted plants, midday stomatal control helps to prevent xylem cavitation during hours of high evaporative demand and also promotes root growth by increased water use efficiency. Thus, stomatal regulation provides a powerful mechanism assuring a high conductivity for the water through the whole plant. But, for cultivars like the shiraz, lacking an efficient stomatal control, high values of C_{SL} under water deficit involve a different functional equilibrium between roots and shoots, reached through a reduction of the transpiring surface.

This discussion illustrates how a functional approach inevitably leads to consider processes as adaptation to the environment (Calow, 1987). Water homeostasis certainly has adaptive significance since it enables plants to perform well under some water stress. For grapevine particularly, it ensures the maintenance of a leaf water potential that does not become detrimental for the carbon assimilation (Kriedemann & Smart, 1971, Chaves, 1981). Then, bearing in mind Calow's notice against imprecise links between function and adaptation, we would however conclude this study of the water relations in grapevine by the following assumption : under drought conditions, cultivars from mesic origin would tend to maximize their water resources by morphological plasticity, whilst Mediterranean cultivars would conserve water by physiologically-adapted processes resulting from the selection in chronically dry habitats. Both types of response take place at specific time scales : morphological plasticity develop throughout the growing season depending on drought intensity, whereas physiological response would primarily cope with short-term environmental variations. Thus, field grown vines facing both spatial and temporal variations in their moisture regime, will yet achieve relative stability of their internal water status and hence, could be seen as dynamic entities smoothing both spatial variability in the soil water resource and seasonal changes in water stress.

REFERENCES

- ASTON, M.J. & LAWLOR, D.W. (1979). The relationship between transpiration, root water uptake and leaf water potential. *Journal of Experimental Botany* 30, 169-181.
- BERAN, N. (1987). Der Einfluss der Temperatur und der Bodenwassergehalten auf der Blattdiffusionwiderstand der Rebe (*Vitis vinifera* L.). *Die Wein-Wissenschaft* 6, 363-382.
- BUTTROSE, M.S. (1966). The effect of reducing leaf-area on the growth of roots, stems and berries of Gordo grape-vines. *Vitis* 5, 455-464.
- CALKIN, H.W. & PEARCY, R.W. (1984). Leaf conductance and transpiration, and water relations of evergreen and deciduous perennials co-occurring in a moist chaparral site. *Plant, Cell and Environment* 7, 339-346.
- CALOW, P. (1987). Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecology* 1, 57-61.
- CARBONNEAU, A. (1976 a). Principes et méthodes de mesure de la surface foliaire. Essai de caractérisation des types de feuilles dans le genre *Vitis*. *Annales d'Amélioration des Plantes* 26, 327-343.
- CARBONNEAU, A. (1976 b). Analyse de la croissance des feuilles du sarment de vigne : estimation de sa surface foliaire par échantillonnage. *Connaissance de la Vigne et du Vin* 10, 141-159.
- CHAVES, M. (1981). Photosynthetic characteristics and environmental control in some grapevine cultivars. In: *Components of Productivity of Mediterranean-Climatic Regions. Basic and Applied Aspects* (Ed. by N.S. Margaris & H.A. Mooney), pp.105-113. W. Junk Publ., The Hague.
- 1, 2. CHAVES, M.M. & RODRIGUES, M.L. (1987). Photosynthesis and water relations of grapevines growing in Portugal. Response to environmental factors. In: *Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*. (Ed. by J.D. Tenhunen et al.), pp.379-390. NATO ASI Series G, Vol. 15.
- CHAVES, M.M. & RODRIGUES, M.L. (1987). Water-stress effects on CO₂ exchange in two grapevine cultivars. *Progress in Photosynthesis Research* 4, 181-184.
3. DOWNTON, W.J.S., GRANT, W.J.R. & LOVEYS, B.R. (1987). Diurnal changes in the photosynthesis of field-grown grape vines. *ew hytologist* 105, 71-80.
- DÜRING, H. (1987). Stomatal responses to alterations of soil and air humidity in grapevines. *Vitis* 26, 9-18.
- DÜRING, H. (1976). Untersuchungen zur Umweltabhängigkeit der stomatären Transpiration bei Reben. I. Beleuchtungsstärke und Luftfeuchtigkeit. *Vitis* 15, 82-87.
4. DÜRING, H. & LOVEYS, B.R. (1982). Diurnal changes in water relations and abscissic acid in field grown *Vitis vinifera* cultivars. I. Leaf water potential components and leaf conductance under humid temperate and semiarid conditions. *Vitis*, 21, 223-232.
- FARQUHAR, G.D., SCHULZE, E.D., & KÜPPERS, M. (1980). Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Australian Journal of Plant Physiology* 7, 315-327.
- FIELD, C.B. (1987). Leaf-age effects on stomatal conductance. In: *Stomatal Function* (Ed. by E. ZEIGER, G.D. FARQUHAR & I.R. COWAN), pp. 367-384. Stanford Univ. Press, Stanford, California.

- GARCIA DE LUJAN GIL DE BERNABE, A. & GIL MONREAL, M. (1982). Sobre la distribución del sistema radicular de la vid. *Anales del Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Serie Agricultura* 20, 35-67.
- GIULIVO, C. & RAMINA, A. (1981). Studies on water relations of grapevines (*Vitis vinifera*). *Acta Horticulturae* 119, 109-121.
- HALES, S. (1727). *Vegetable staticks*. W. and J. Innys and T. Woodward (Eds), London. Reprinted by Macdonald and Co., London, 1961, 1969.
- HALL, A.E. & SCHULZE, E.D. (1980). Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO₂ assimilation. *Plant, Cell and Environment* 3, 467-474.
- HARDIE, W.J. & CONSIDINE, J.A. (1976). Response of grapes to water deficit stress in particular stages of development. *American Journal of Enology and Viticulture* 27, 55-61.
- HENDERSON-SELLERS, B. (1984). A new formula for latent heat of vaporization of water as a function of temperature. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society* 110, 1186-1190.
- HUGLIN, P. (1986). *Biologie et écologie de la vigne*. Payot Lausanne, Paris.
- JARVIS, P.G. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 273, 593-610.
- JARVIS, P.G. (1975). Water transfer in plants. In: *Heat and Mass Transfer in the Biosphere* (Ed. by D.A. De Vries and N.H. Afgan), pp.369-394. Scripta Book Cie, Washington.
5. KATERJI, N. & DAUDET, F.A. (1986). Etude in situ du fonctionnement hydrique et photosynthétique d'une vigne conduite en lyre. *Agronomie* 6, 709-716.
6. KLIEWER, W.M., FREEMAN, B.M. & HOOSOM, C. (1983). Effect of irrigation, crop level and potassium fertilization on Carignane vines. I. Degree of water stress and effect on growth and yield. *American Journal of Enology and Viticulture* 34, 186-196.
7. KLEPPER, B. (1968). Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiology* 43, 1931-1934.
- KRIEDEMANN, P.E. (1977). Vineleaf photosynthesis. Proceedings of the International Symposium "Quality of the Vintage", 67-87.
- KRIEDEMANN, P.E. & SMART, R.E. (1971). Effects of irradiance, temperature and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. *Photosynthetica* 5, 6-15.
- LANGE, O.L. & MEYER, A. (1979). Mittäglicher Stomatenschluss bei Aprikose (*Prunus armeniaca*) und Wein (*Vitis vinifera*) im Freiland trotz guter Bodenwasser-Versorgung. *Flora* 168, 511-528.
- LARSEN, F.E., HIGGINS, S.S. & AL WIR, M.E. (1989). Diurnal water relations of apple, apricot, grape, olive and peach in an arid environment (Jordan). *Scientia Horticulturae* 39, 211-222.
- LIU, W.T., WENKERT, W., ALLEN, L.H. & LEMON, E.R. (1978). Soil-plant water relations in a New York vineyard: resistances to water movement. *Journal of the American Society for Horticultural Science* 103, 226-230.

8. LOVEYS, B.R. & DÜRING, H. (1984). Diurnal changes in water relations and abscissic acid in field-grown *Vitis vinifera* cultivars. II. Abscissic acid changes under semi-arid conditions. *New Phytologist* 97, 37-47.
- MEIDNER, H. (1983). Our understanding of plant water relations. *Journal of Experimental Botany* 34, 1606-1618.
- MEINZER, F.C., SHARIFI, M.R., NILSEN, E.T. & RUNDEL, P.W. (1988). Effects of manipulation of water and nitrogen regime on the water relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Oecologia* 77, 480-486.
- MERIAUX, S., ROLLIN, H. & RUTTEN, P. (1974). Effets de la sécheresse sur quelques phénomènes de croissance de l'appareil végétatif de la vigne. *Connaissance de la Vigne et du Vin* 2, 109-128.
- MERIAUX, S., ROLLIN, H. & RUTTEN, P. (1979). Effets de la sécheresse sur la vigne. I. Etudes sur Cabernet-Sauvignon. *Annales d'Agronomie* 30, 553-575.
- MERIAUX, S., ROLLIN, H. & RUTTEN, P. (1981). Effets de la sécheresse sur la vigne (*Vitis vinifera* L.) II. Etudes sur Grenache. *Agronomie* 1, 375-381.
- MONTENEGRO, G., ARAYA, S., ALJARO, M.E. & AVILA, G. (1982). Seasonal fluctuations of vegetative growth in roots and shoots of central Chilean shrubs. *Oecologia* 53, 235-237.
- MYERS, B.J. (1988). Water stress integral: a link between short-term stress and long-term growth. *Tree Physiology* 4, 315-323.
- NATALI, S., XILOYANNIS, C. & CASTAGNETO, M. (1985). Effect of soil water content on leaf water potential and stomatal resistance of grapevine (*Vitis vinifera*) grafted on different rootstocks. *Acta Horticulturae* 171, 331-340.
- PASSIOURA, J.B. (1986). Resistance to drought and salinity : avenues of improvement. *Australian Journal of Plant Physiology* 13, 191-201.
- RAMBAL, S. (1989). From daily transpiration to seasonal water balance : an optimal use of water ? (submitted for publication).
- ROGERS, W.S. & HEAD, G.C. (1969). Factors affecting the distribution and growth of roots of perennial woody species. In: *Root Growth* (Ed. by W.D. Whittington), pp.280-295. Butterworths, London.
- SALLEO, S. & LO GULLO, M.A. (1985). Hydraulic architecture of plants in the Mediterranean environment. *Annali di Botanica* 43, 257-274.
- SALLEO, S., LO GULLO, M.A. & OLIVERI, F. (1985). Hydraulic parameters measured in 1-year old twigs of some Mediterranean species with diffuse-porous wood: changes in hydraulic conductivity and their possible functional significance. *Journal of Experimental Botany* 36, 1-11.
- SCHULZE, E.D. (1986). Whole-plant responses to drought. *Australian Journal of Plant Physiology* 13, 127-141.
- SCHULZE, E.D., ROBICHAUX, R.H., GRACE, J., RUNDEL, P.W. & EHLENRINGER, R. (1987). Plant water balance. *BioScience* 37, 30-37.
- SCHULTZ, H.R. & MATTHEWS, M.A. (1988 a). Vegetative growth distribution during water deficits in *Vitis vinifera* L. *Australian Journal of Plant Physiology* 15, 641-656.

- SCHULTZ, H.R. & MATTHEWS, M.A. (1988 *b*). Resistance to water transport in shoots of *Vitis vinifera* L. Relation to growth at low water potential. *Plant Physiology* **88**, 718-724.
9. SMART, R.E. (1974). Aspects of water relations of the grapevine (*Vitis vinifera*). *American Journal of Enology and Viticulture* **25**, 84-91.
- SPERRY, J.S., HOLBROOK, N.M., ZIMMERMANN, M.H. & TYREE, M.T. (1987). Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiology* **83**, 414-417.
- TENHUNEN, J.D., REYNOLDS, J.F., LANGE, O.L., DOUGHERTY, R.L., HARLEY, .C., KUMMEROW, J. & RAMBAL, S. (1989). QUINTA: a physiologically-based growth simulator for drought adapted woody plant species. In: *Biomass Production by Fast-Growing Trees* (Ed. by J.S. Pereira and J.J. Landsberg), pp.135-168. Kluwer Acad. Press.
- TURNER, N.C. (1986). Crop water deficits : a decade of progress. *Advances in Agronomy* **39**, 1-51.
- WHITEHEAD, D., JARVIS, P.G. & WARING, R.H. (1984). Stomatal conductance, transpiration, and resistance to water uptake in a *Pinus sylvestris* spacing experiment. *Canadian Journal of Forest Research* **14**, 692-700.
- WILLMER, C.M. (1988). Stomatal sensing of the environment. *Biological Journal of the Linnean Society* **34**, 205-217.
- WINKEL, T. & RAMBAL, S. (1989). Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under Mediterranean environment. (accepted for publication in *Agricultural and Forest Meteorology*).

Table 3.1. Mean differences between experimental plots during the June-September period (data from 1986-1987)

	WET SITE carignane-merlot	DRY SITE carignane-shiraz	CARIGNANE PLOTS wet site-dry site
g_{max}	61.3*	111.2*	37.0
g_{mid}	30.7	20.7	76.0
$g_{max}-g_{mid}$	30.6	84.3**	55.7
ψ_{min}	0.06	0.11	0.10

g_{max} , g_{mid} : respectively, daily maximum and midday values of stomatal conductance ($mmol.m^{-2}.s^{-1}$); ψ_{min} : daily minimum leaf water potential (MPa)

*, ** : significantly different at the 5, 1% levels respectively

Table 3.2. Mean differences in C_{SI} among experimental plots during different time period (data from 1986-1987)

TIME PERIOD	WET SITE merlot/carignane	DRY SITE shiraz/carignane
May-June	22.4*	10.2
July-September	27.2	8.9
May-October	24.7***	6.1

*, *** : significantly different at the 5, 0.1% levels respectively

Table 3.3. Seasonal changes in total leaf area per plant (m^2) measured on the experimental plots in 1987

DATE 1987	WET SITE		DRY SITE	
	merlot	carignane	shiraz	carignane
30 April	0.3 (0.1)	0.4 (0.2)	0.1 (0.05)	0.2 (0.1)
2 June	1.2 (0.4)	1.8 (0.8)	1.2 (0.4)	1.8 (0.6)
9 July	3.5 (1.2)	3.9 (1.6)	3.4 (1.1)	4.1 (1.4)
28 July	4.3 (1.4)	3.8 (1.6)	3.7 (1.2)	4.4 (1.5)
20 October	3.4 (1.1)	3.4 (1.4)	3.1 (1.0)	4.2 (1.4)

numbers into brackets are leaf area indices (leaves m^2 /soil m^2)

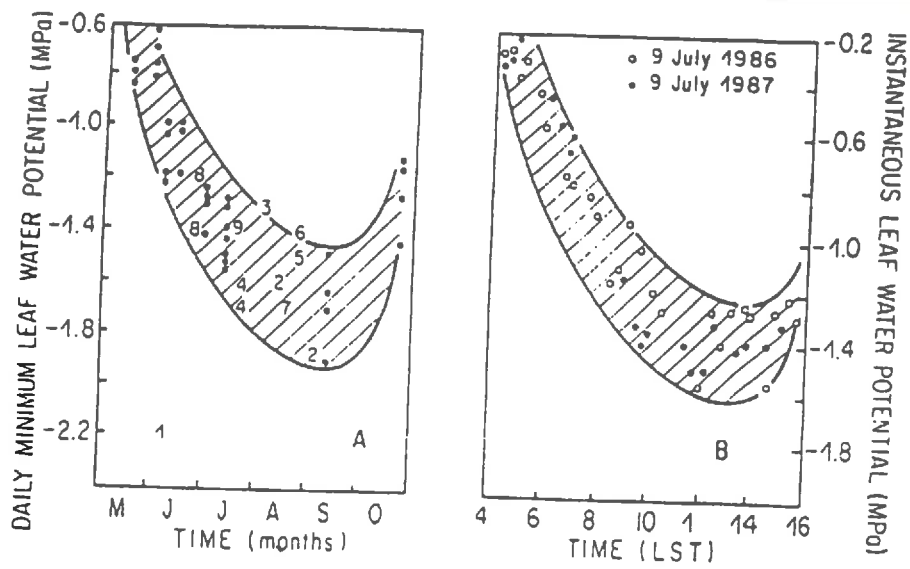


Figure 2.1. Seasonal and diurnal variations of leaf water potential in field grown vines. Points are daily minimum values (Fig.A) or instantaneous values (Fig.B) measured on our four plots in 1986-1987. Numbers refer to leaf water potentials given in the literature (see list of references at the end of the article).

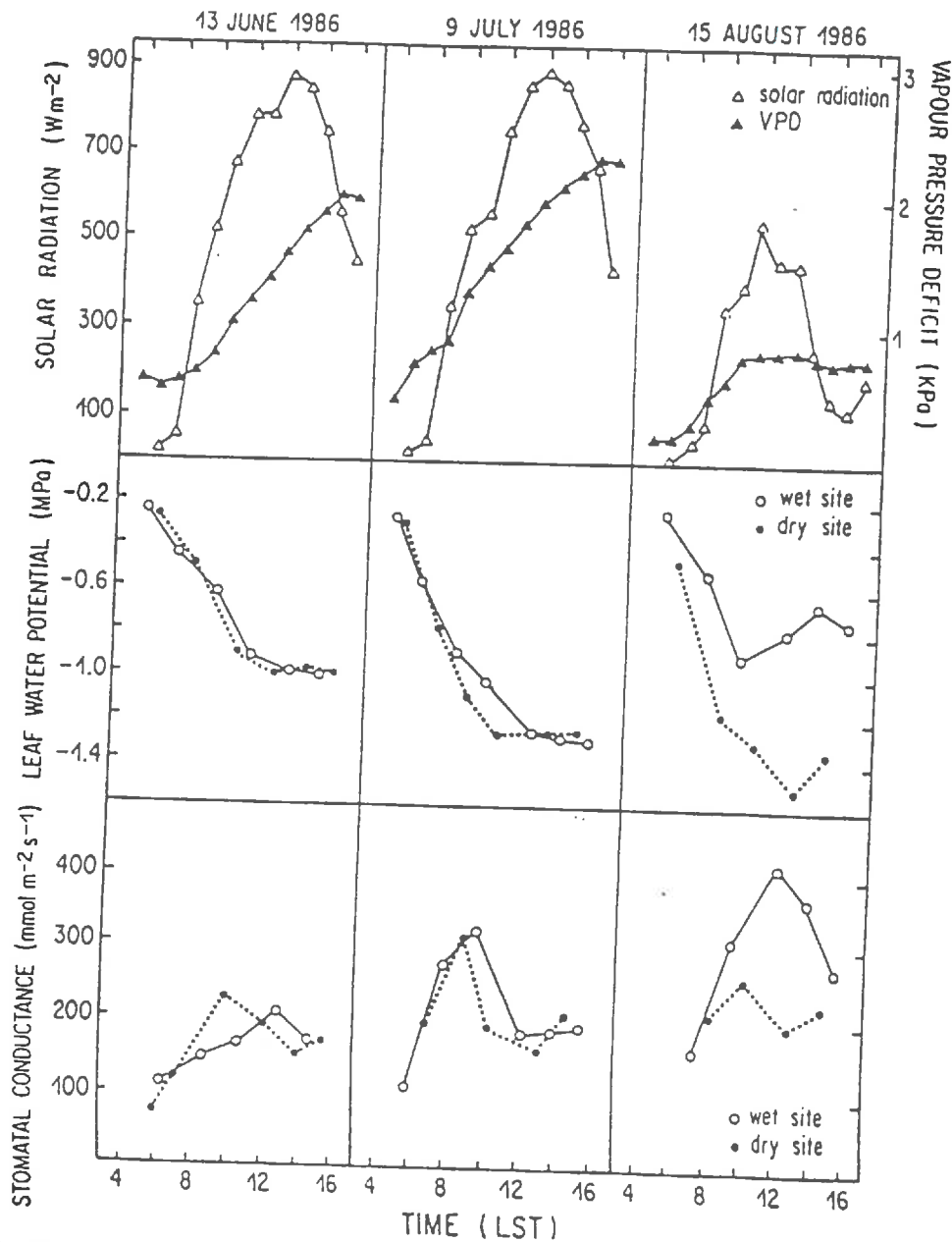


Figure 2.2. Diurnal courses of leaf water potential, stomatal conductance and weather conditions for grapevines (cv. carignane) on wet (open symbols) and dry sites (solid symbols).

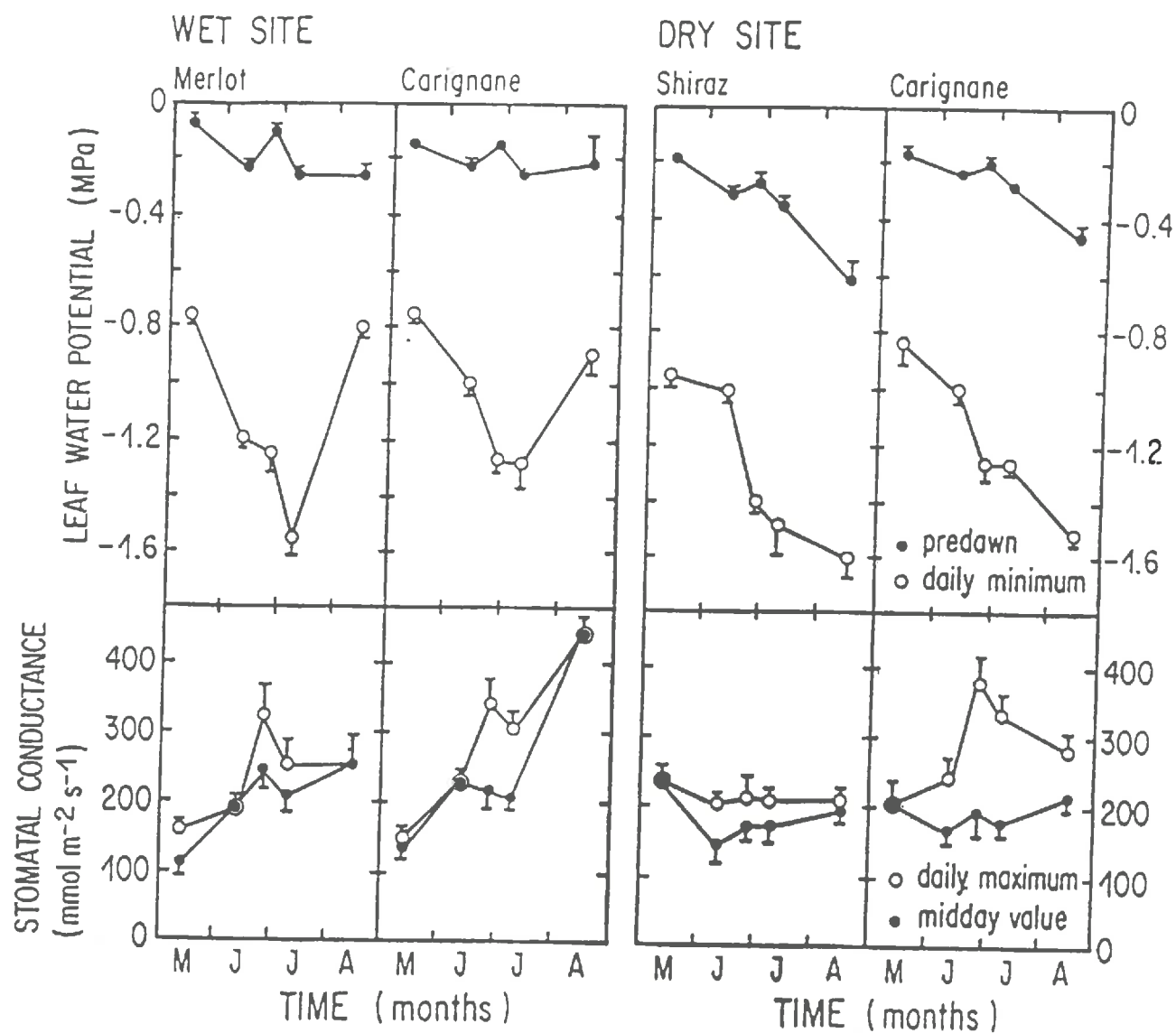


Figure 2.3. Seasonal courses of daily minimum and predawn leaf water potentials, and daily maximum and midday stomatal conductances on the four plots in 1986. The standard error is plotted unless eclipsed by the symbol.

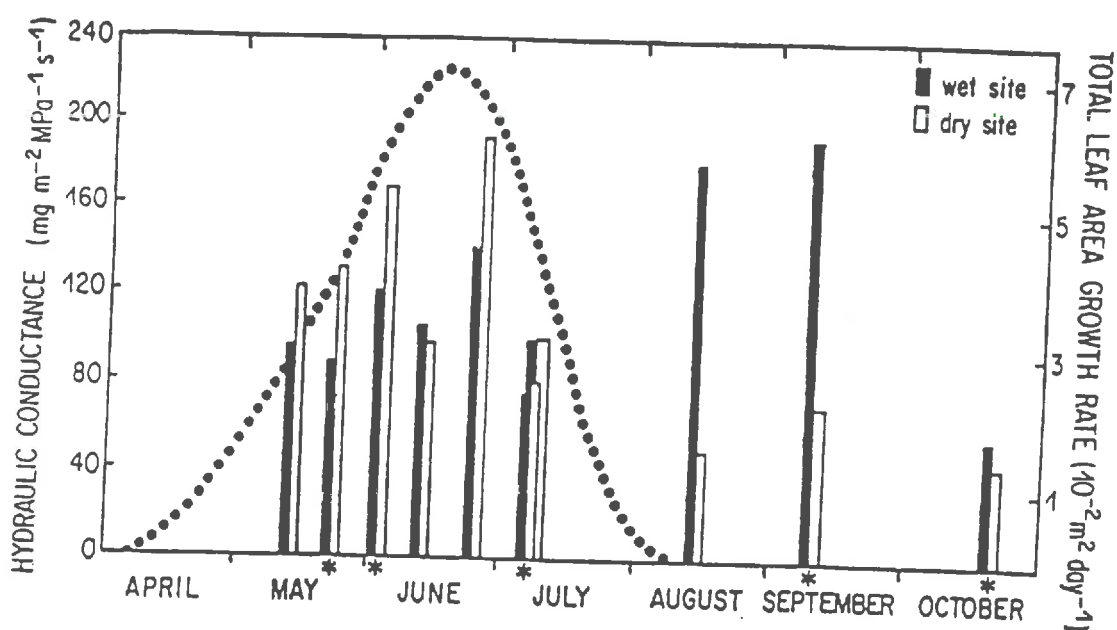


Figure 2.4. Seasonal courses of total leaf area growth rate (dotted line), and of soil-leaf hydraulic conductance for grapevines (cv. carignane) on wet (black) and dry sites (white). Stars show data collected in 1987, others are from 1986.

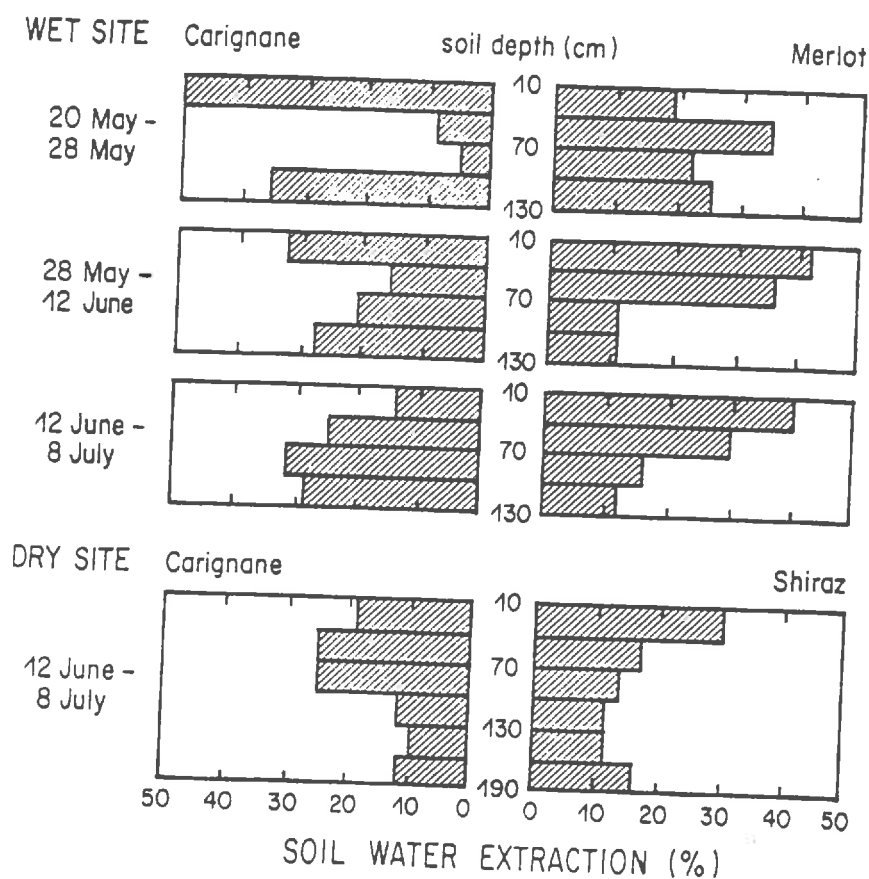


Figure 2.5. Profiles of soil water extraction in the four plots on different time periods in 1986.

ARTICLE 3 : VARIABILITE SPATIALE ET PERSISTANCE TEMPORELLE DES REPONSES DE LA VIGNE A UN GRADIENT DE MILIEU

1. INTRODUCTION

Depuis plusieurs années déjà les physiciens du sol et les hydrologues s'efforcent d'appliquer à des cas concrets (bassins-versants naturels, parcelles agricoles) les lois théoriques de l'hydrodynamique du sol connues depuis les années 30 (Hillel, 1971). Mais dans la plupart des cas cette application reste difficile, sinon impossible, se heurtant notamment à la variabilité très forte et complexe des propriétés physiques du sol à travers l'espace.

Des études de plus en plus nombreuses cherchent à décrire et expliquer cette variabilité en utilisant l'analyse spectrale (Webster, 1977; Byers & Stephen, 1983; Kachanoski *et al.*, 1985a, 1985b; Böttcher & Strebel, 1988) ou encore les méthodes d'analyse des structures spatiales développées en recherche géologique et minière (géostatistique, krigeage). Quelques uns de ces travaux analysent simultanément l'hétérogénéité du sol et celle de la végétation qui s'y développe (McBratney & Webster, 1981; Burrough *et al.*, 1985; Ruelle *et al.*, 1986; Williams *et al.*, 1987). En effet, la variabilité spatiale des propriétés physiques du sol retentit sur le fonctionnement du couvert végétal, puisqu'elle induit une répartition souvent très hétérogène des ressources trophiques, et hydriques en particulier.

A la complexité spatiale du sol s'ajoute alors la complexité des réponses biologiques à la contrainte hydrique. De nombreuses espèces ont développé des stratégies d'évitement de la sécheresse qu'elle soit d'origine édaphique ou climatique. La régulation du flux instantané de transpiration par la fermeture partielle des stomates y tient une place essentielle. Cette régulation fait intervenir des médiateurs chimiques libérés par les racines aussitôt qu'un déficit hydrique au niveau du sol freine l'absorption d'eau par la plante (Davies & Sharp, 1981). La régulation stomatique assure également un certain découplage de la végétation par rapport à la demande évaporative de l'air. Ces deux mécanismes, contrôlant la consommation d'eau par les plantes, contribuent à préserver les ressources hydriques du sol sur une plus longue période de temps (Schulze, 1986) et, par conséquent, retardent et atténuent l'impact d'une contrainte d'origine édaphique sur la production végétale. A plus long terme, la croissance du système racinaire qui, chez les plantes pérennes, reprend chaque année à partir de l'acquis des années antérieures, peut également contribuer à affranchir la végétation de l'hétérogénéité tant latérale que verticale de son substrat.

La question se pose alors de savoir si les différents mécanismes d'adaptation à la contrainte hydrique déployés par un couvert pérenne ne parviennent pas à lisser une grande part de la variabilité du sol, ce qui rendrait assez vains, pour des applications agronomiques, les essais de caractérisation précise et surtout spatialisée des propriétés hydrodynamiques du sol.

$$I(f_i) = 1/2N(a_i + b_i) \quad i=1,\dots,q-1$$

et

$$I(f_q) = Na_q$$

où $I(f_i)$ est l'intensité à la fréquence f_i . Le périodogramme est donc défini pour des fréquences allant de $1/(2N\Delta)$ à $f_q = 1/(2\Delta)$ (fréquence de Nyquist). Ces deux fréquences délimitent le champ d'analyse qu'autorisent la longueur N de la série et le pas d'échantillonnage Δ . Le spectre de variance est obtenu après lissage du périodogramme sur toutes les fréquences jusqu'à la fréquence de Nyquist. Son intégrale équivaut à la variance totale de la série d'observations.

S'agissant de deux séries d'observations spatiales, leur corrélation peut également être analysée dans le domaine des fréquences à partir du spectre de cohérence calculé de façon analogue au périodogramme. Dans le cas où les deux séries représentent la même propriété mesurée à des temps différents, le spectre de cohérence caractérise la répartition de la persistance temporelle d'une structure à travers le domaine de fréquences exploré (Kachanoski & De Jong, 1988). Le niveau de signification de la cohérence peut être calculé à l'aide d'équations données par Brockwell & Davis (1988). Ces estimations dépendent largement du filtre utilisé pour lisser les périodogrammes, le choix d'un coefficient de lissage résultant d'un compromis entre la recherche du plus grand nombre de composantes périodiques et le maintien d'une stabilité satisfaisante du spectre.

2.2. DESCRIPTION DU SITE EXPERIMENTAL

L'étude a été menée sur une parcelle de vigne, le long d'un transect de 360m, orienté Ouest-Est, parallèlement aux rangs de végétation. Le site se trouve sur une terrasse d'alluvions anciennes du Quaternaire supérieur. Le sol brun calcaire est constitué d'un manteau limono-argileux recouvrant un horizon B d'accumulation plus ou moins induré. Ce "turet" discontinu est la principale source d'hétérogénéité dans la parcelle étudiée: situé à -90 cm de profondeur du côté Ouest de la parcelle, il a libéré une quantité importante d'éléments grossiers qui affleurent à la surface. A mesure que l'on s'éloigne vers l'Est, la proportion de sables et de cailloux diminue, indiquant que le turet s'enfonce plus profondément ou disparaît tout à fait.

Du point de vue cultural, la parcelle est uniforme: la vigne âgée de 6 ans est constituée d'un seul cépage (Syrah greffée sur Ruggieri 110), taillée en Guyot palissé et plantée avec un écartement de 1.5 m sur le rang. Les traitements phytosanitaires et le travail du sol sont les mêmes tout au long du rang. Aucune irrigation n'a été apportée depuis la date de plantation et l'on peut supposer que les éventuelles variations de production végétale reflètent la variabilité des conditions trophiques, en particulier hydriques, imposée par le turet plus ou moins continu.

2.3. VARIABLES MESUREES

La teneur en isotopes stables de l'eau des feuilles a été choisie pour caractériser le fonctionnement hydrique de la plante à un instant donné. Les dosages d' ^{18}O et d' ^2H ont été réalisés sur des échantillons de feuilles prélevés le 10 septembre 1987. La longueur et le coût des analyses de laboratoire, ainsi que la nécessité, sur le terrain, d'opérer en un temps limité, ont restreint l'échantillonnage à 90 prélèvements effectués entre 12:00 et 14:00 T.U., une souche sur deux (pas = 3m), en prenant à chaque fois trois feuilles exposées au soleil. Les analyses isotopiques ont été réalisées au Laboratoire de Biogéochimie des Isotopes Stables (Université Paris VI), selon une procédure décrite dans Bariac *et al.* (1989). Les échantillons ont été traités par spectrométrie de masse, par lots de nombre variable constitués d'échantillons tirés au hasard. Les résultats de chaque lot ont ensuite été normalisés et exprimés en notation "delta" selon le standard international V-SMOV. Les procédures d'analyse utilisées empêchent toute accumulation systématique d'erreurs sur une partie de la série d'échantillons.

La production totale de bois (sarments secs), qui est fonction du cumul saisonnier de la transpiration (Mériaux *et al.*, 1979), a fourni un indicateur du fonctionnement hydrique intégré sur tout un cycle de végétation. Le poids des sarments a été mesuré tout au long du transect, souche par souche (pas=1.5 m) en écartant les individus remplacés récemment et ceux taillés en gobelet (extrémités de rangs). Les mesures, effectuées le 3 février 1988 et le 20 février 1989, sont représentatives de la production totale de bois par souche pour les années 1987 et 1988 respectivement.

Les fractions texturales fines (argiles: $<2\mu\text{m}$, limons fins: $2-10\mu\text{m}$, limons grossiers: $10-20\mu\text{m}$, sables fins: $20-200\mu\text{m}$, sables grossiers: $0.2-2\text{mm}$) et la teneur en éléments grossiers ($2-10\text{mm}$) du sol ont été déterminés sur 61 échantillons prélevés le 18 août 1987 tout au long du transect, à des intervalles de 6 mètres. Les prélèvements ont été réalisés en surface, au milieu de l'interrang (soit à 1m du rang de vigne). Les teneurs sont exprimées en pourcentage de terre fine ($<2\text{mm}$) pour les sables, limons et argiles, et pourcentage de terre inférieure à 10 mm pour la fraction $2-10\text{mm}$. Là aussi, les échantillons ont été traités de façon aléatoire pour éviter l'introduction d'un biais systématique dans les séries de mesures.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. DESCRIPTION DU TRANSECT COMPLET

Les figures 3.2 à 3.4 présentent les valeurs brutes mesurées sur le transect, l'origine se trouvant à l'extrémité Ouest de la parcelle. Le transect étudié se différencie du point de vue pédologique en deux secteurs séparés par une zone de transition de 20 m environ :

- un premier segment compris entre 0 et 40 m se caractérise par une forte teneur en cailloux (>30%) et en sables totaux (>35%) coïncidant avec la présence du turet à proximité de la surface;
- entre 40 et 60 m de distance, la proportion d'éléments grossiers chute rapidement et le sol devient argilo-limoneux sur le reste du transect.

Les données sur la production annuelle de biomasse (Fig.3.3) ne montrent pas de concordance directe avec la répartition spatiale des propriétés de surface du sol: la biomasse de sarments a tendance à croître sur les 40 premiers mètres puis à osciller au-delà avec des minimums locaux vers 80, 170 et 270 mètres.

En revanche, la différenciation texturale de la surface du sol se retrouve nettement marquée par les teneurs en ^{18}O et ^2H des feuilles, significativement plus faibles sur les 40 premiers mètres que sur le reste du transect ($p < 0.01$) (Fig. 3.4). On sait que, du fait de la ségrégation isotopique qui accompagne les processus de vaporisation de l'eau, la teneur en isotopes lourds d'un sol augmente dans sa partie superficielle. Par ailleurs, la composition isotopique de l'eau contenue dans la plante est largement déterminée par celle de l'horizon préférentiel d'absorption racinaire (Bariac *et al.*, 1989). Dans ces conditions, nos observations démontrent qu'au sein d'une unité structurale (parcelle) les individus se développant sur le turet extraient l'eau plus en profondeur que ceux croissant sur un sol plus favorable. Ceci implique qu'au cours de la période d'installation de la vigne (6 à 8 premières années après la plantation), le système racinaire ait pu se développer à travers le turet, épais par endroits de 90cm, pour s'étendre ensuite dans les horizons sous-jacents plus humides. Des sondages neutroniques réalisés à cet emplacement montrent que c'est effectivement le cas, et confirment la puissance d'enracinement de la vigne déjà constatée par Seguin (1981) ou Garcia de Lujan Gil de Bernabe & Gil Monreal (1982).

3.2. PERSISTANCE DES STRUCTURES SPATIALES DANS LE TEMPS

La stabilité temporelle d'un phénomène spatialisé peut s'évaluer par une simple analyse de régression entre des séries d'observations appariées effectuées à des dates successives (Kachanosky & De Jong, 1988). On peut également définir pour une observation x_{it} en un point i au temps t l'écart absolu par rapport à la moyenne M_t des observations au temps t :

$$E_{it} = x_{it} - M_t \quad (4)$$

et tester l'invariance entre les temps t_1 et t_2 de cet écart absolu, soit :

$$E_{i1} = E_{i2} \quad (5)$$

On peut là aussi d'opérer par régression linéaire en cherchant à vérifier que la pente et l'ordonnée à l'origine de la régression de E_{i1} en E_{i2} sont respectivement égales à 1 et 0.

Les résultats des analyses statistiques sur les données de biomasse brutes et sur les écarts absolus sont présentés dans le tableau 3.1.

Paramètres statistiques		Coefficient de détermination r^2 (%)	Paramètres de la régression $1988=a*1987+b$				
moy. (g)	CV (%)		Données brutes		Ecart absolu		
			a	b	a	b	
1987	368	48	64.4	1.01 (0.05) *	119.9 (20.3)	0.99 (0.05)	1.23 (9.77)
1988	494	45					

* les valeurs entre parenthèses donnent l'erreur type des estimations.

Tableau 3.1 Paramètres statistiques concernant la biomasse par individu produite en 1987 et 1988.

Le coefficient de corrélation très significatif ($r=0.80$) entre les deux séries de mesures témoigne d'une forte persistance des structures spatiales entre les deux années. Le coefficient de détermination révèle que 64% de la variabilité spatiale observée en 1988 peut s'expliquer par la variabilité présente en 1987. Les valeurs de la pente et de l'ordonnée à l'origine de la régression sur les données brutes, respectivement voisines de 1 et de 120, indiquent que les deux séries de mesures ne diffèrent que par une constante de 1987 à 1988 : la biomasse a augmenté en moyenne de 120g/souche, vraisemblablement sous l'effet de l'augmentation des précipitations de la période de croissance active (avril-juillet) : 113 mm en 1987 et 213 mm en 1988. Les coefficients de variation sensiblement identiques pour les deux années montrent que, contrairement à ce qui a pu être observé pour des cultures annuelles (Williams *et al.*, 1988; Ruelle *et al.*, 1986), la sécheresse plus forte de l'année 1987 n'a pas entraîné une plus grande variabilité de la production végétale. Ce que confirme l'analyse des écarts absolus observés en 1987 et 1988 (Tabl.3.1) : une pente de 0.99 et une ordonnée à l'origine qui ne diffère pas statistiquement de zéro signifient que, d'une année à l'autre, chaque point du transect conserve sensiblement le même écart par rapport à la moyenne.

L'analyse des corrélations qui vient d'être faite démontre l'existence d'une nette stabilité temporelle des variations de la production annuelle de biomasse à travers une parcelle. Toutefois, seule l'analyse spectrale peut permettre d'étudier les relations entre persistance temporelle et échelle spatiale et, en même temps, de rechercher les liens déterministes pouvant exister entre la nature du sol et la production végétale.

3.3. ANALYSE DES RELATIONS SPATIALES ET SPECTRALES ENTRE LA PRODUCTION DE BIOMASSE ET LES PROPRIETES DE SURFACE DU SOL

Les spectres de variance et de cohérence ont été calculés d'une part sur les deux séries de mesures de biomasse produite en 1987 et 1988, d'autre part sur la biomasse produite en 1987 et les fractions texturales du sol.

Le tableau 3.2 donne les caractéristiques principales des analyses spectrales effectuées. Les calculs ont été restreints à la partie du transect comprise entre 60 et 360 m de distance afin d'éviter le secteur directement influencé par le turet, et ainsi de respecter les conditions de stationnarité requises par l'analyse spectrale. Pour limiter la forte variabilité de la production de biomasse d'une souche à l'autre, les mesures de biomasse ont été moyennées par groupes de quatre individus successifs. Ceci a également permis de porter le pas d'analyse de cette variable de 1.5 à 6 m et de le faire ainsi coïncider avec celui utilisé pour échantillonner le sol.

N		50
P	(m)	6
$ff=1/(NP)$	(m^{-1})	0.0033
$fN=1/(2P)$	(m^{-1})	0.083
Filtre de lissage du périodogramme		1/3 (-1,1)

Tableau 3.2 Nombre de mesures (N), pas d'échantillonnage (P), fréquence fondamentale (ff), fréquence de Nyquist (fN) et filtre de lissage utilisé pour l'analyse spectrale de la biomasse et de la texture du sol.

La cohérence des deux séries de biomasse est supérieure à 0.62 (seuil de signification à 95%) sur la majeure partie du spectre de fréquence (Fig.3.5). La valeur moyenne de la cohérence est liée au coefficient de corrélation entre les deux séries. Le spectre de cohérence montre que celle-ci oscille autour de 0.80, ce qui concorde avec la valeur du coefficient de corrélation global $r = 0.78$. La cohérence est maximale dans un domaine de fréquence allant de $0.04 m^{-1}$ (période = 25 m) à $0.055 m^{-1}$ (période = 18 m), et minimale au voisinage de $0.08 m^{-1}$ (période = 12 m). La stabilité interannuelle de la production de biomasse dépend donc de l'échelle à laquelle on la considère, plus faible aux courtes distances que dans une gamme d'échelles intermédiaires.

L'influence éventuelle du substrat édaphique sur ce patron de stabilité peut être décelée par une étude des relations de dépendance spatiales pouvant exister entre biomasse et texture du sol (pour simplifier la discussion, seule la série de biomasse de 1987 sera prise en compte). La figure 3.6 montre que la production de biomasse fluctue de façon assez régulière avec des maxima relatifs tous les 20-30 m (on rappelle que chaque poing sur la figure représente la moyenne de quatre individus voisins). Les variations des différentes fractions texturales sont plus difficiles à caractériser. Toutes ces fractions (exceptés les limons grossiers et les argiles) apparaissent fortement

corrélées avec la production de biomasse, de façon positive pour les sables, négative pour les limons (Tabl.3.3). Leurs spectres de variance montrent des pics nombreux, différents d'une fraction à l'autre (Fig.3.7). Tous montrent également une variance spectrale plus forte aux courtes fréquences, pouvant refléter une légère dérive dans les données. Kachanoski *et al.* (1985) signalent que, si en toute rigueur le spectre de variance ne peut être estimé en présence d'une dérive, en pratique l'analyse spectrale continue d'être applicable, d'autant plus que l'intérêt se porte généralement sur les fréquences intermédiaires alors que la dérive affecte les basses fréquences. Böttcher & Strebel (1988) présentent également des spectres de variance affectés de dérives.

SABLES			LIMONS			ARGILES
fins	grossiers	totaux	fins	grossiers	totaux	
0.35**	0.32*	0.39**	-0.30*	-0.24 ^{ns}	-0.39*	-0.21*

Tableau 3.3 Coefficients de corrélation de la biomasse produite en 1987 avec les fractions de texture du sol (*, **: significatif au seuil de 5 et 1% respectivement).

Le spectre de variance de la biomasse est moins complexe que ceux des fractions texturales (Fig.3.7). Il révèle que la variabilité se concentre surtout aux courtes distances (< 15 m) et entre 20 et 25 m. Les spectres de cohérence permettent d'examiner la distribution des corrélations entre biomasse et texture en fonction de l'échelle (Fig.3.5). La biomasse présente une cohérence significative avec les sables (fins et grossiers) et les limons grossiers pour des périodes centrées autour de 30 et 17 m, qui correspondent précisément aux deux minima de son propre spectre de variance.

Il semblerait donc que les échelles où la production de biomasse est le plus fortement corrélée à la texture du sol soient aussi celles où sa variabilité est la plus faible. Ce qui implique, en corrolaire, que les variations de la biomasse, fortes entre 20-25m et en-deçà de 15m, résultent de sources de variabilité autres que la texture du sol. Il est certain que la texture de l'horizon de surface du sol ne donne qu'un reflet imparfait de la nature du substrat effectivement colonisé par la végétation, et que d'autres facteurs intrinsèques au sol peuvent influencer la production végétale (propriétés chimiques, profondeur des différents horizons, etc.). Il est évident aussi que des facteurs externes systématiques ou aléatoires interviennent pour déterminer cette production, notamment les pratiques culturales qui, même très antérieures à la période actuelle, peuvent influencer fortement la variabilité de la production au sein d'une parcelle agricole (McBratney & Webster, 1981; Böttcher & Strebel, 1988).

4. CONCLUSION

L'analyse spectrale a permis de relier une structure biologique (biomasse produite par la vigne) à une structure physique (texture du sol) en montrant que la

corrélation élevée qui peut exister entre les deux n'est pas présente également à toutes les échelles d'espace. Elle se localise plutôt en des points déterminés du spectre de fréquence qui, dans le cas étudié, correspondent à une variabilité minimale de la production de biomasse. L'hétérogénéité spatiale de la végétation, forte surtout aux courtes distances, paraît ainsi dominée par des facteurs autres que la texture du sol et dont la nature reste à élucider.

Les spectres de variance montrent également une simplification des structures spatiales au niveau de la végétation par rapport à celles caractérisant le sol. Ce qui peut s'interpréter comme le résultat d'une "érosion" de la variabilité du sol par le couvert végétal, et accrédite l'hypothèse du rôle de filtre spatial joué par la végétation vis-à-vis de son substrat (Warrick & Gardner, 1983; Trangmar *et al.*, 1987). Dans le cas d'un couvert pérenne comme la vigne, les potentialités d'enracinement profond constituent certainement un moyen efficace d'amortir les variations du substrat édaphique. Elles permettent en même temps à la végétation de s'affranchir, au moins en partie, des contraintes éventuelles qu'il présente, notamment en ce qui concerne l'alimentation en eau. Dans ces conditions, il n'est pas surprenant que les différences de production de biomasse d'une année à l'autre, liées en particulier au régime des pluies, se manifestent de façon uniforme à travers l'espace et que, par conséquent, l'organisation spatiale du couvert montre une forte persistance dans le temps.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bariac, T., Rambal, S., Jusserand, C. and Berger, A., 1989. Evaluating surface fluxes of field-grown alfalfa from diurnal observations of natural isotopes concentrations, energy budget and ecophysiological parameters. *Agric. For. Meteorol.*, 48: 263-283.
- Böttcher, J. and Strebel, O., 1985. Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. I. Methods for quantifying. II. Field data for arable land and statistical analysis. III. Field data for a coniferous forest and statistical analysis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 151: 185-203.
- Brockwell, P.J. and Davis, R.A., 1988. *Time series : theory and methods*. Springer Verlag, Berlin. 519 p.
- Burrough, P.A., Bregt, A.K., De Heus, M.J. and Kloosterman, E.G., 1985. Complementary use of thermal imagery and spectral analysis of soil properties and wheat yields to reveal cyclic patterns in the Flevopolders. *J. Soil Sci.*, 36: 141-152.
- Byers, E. and Stephens, D.B., 1983. Statistical and stochastic analyses of hydraulic conductivity and particle-size in a fluvial sand. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47(6): 1072-1081.
- Davies, W.J. and Sharp, R.E., 1981. The root : a sensitive detector of a reduction in water availability ? in : Kralovic J. (Ed) "Mechanisms of assimilate distribution and plant growth regulators". *Slovak. Soc. Agr.*, p.354.
- Garcia de Lujan Gil de Bernabe, A. y Gil Monreal, M., 1982. Sobre la distribucion del sistema radicular de la vid. *Ann. INIA, ser. Agric.*, 20: 35-67.

- Kachanoski, R.G. and De Jong, E., 1988.** Scale dependence and the temporal persistence of spatial patterns of soil water storage. *Water Resour. Res.*, 24(1): 85-91.
- Kachanoski, R.G., Rolston, D.E. and De Jong, E., 1985.** Spatial and spectral relationships of soil properties and microtopography. I. Density and thickness of A horizon. II. Density and thickness of B horizon. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49: 804-812, 812-816.
- Kachanoski, R.G., Rolston, D.E. and De Jong, E., 1985.** Spatial variability of a cultivated soil as affected by past and present microtopography. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49(5): 1082-.
- Mc Bratney, A.B. and Webster, R., 1981.** Detection of ridge and furrow pattern by spectral analysis of crop yield. *Int. Stat. Rev.*, 49: 45-52.
- Mériaux, S., Rollin, H. et Rutten, P., 1979.** Effets de la sécheresse sur la vigne. I. Etudes sur Cabernet-Sauvignon. *Ann. Agron.*, 30(6): 553-575.
- Platt, T. and Denman, K.L., 1975.** Spectral analysis in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 189-210.
- Ruelle, P., ben Sallah, D. etd Vauclin, M., 1986.** Méthodologie d'analyse de la variabilité spatiale d'une parcelle agronomique. Application à l'échantillonnage. *Agronomie*, 6(6): 529-539.
- Seguin, G., 1981.** Alimentation en eau de la vigne dans les grands crus classés du Médoc. *Progr. Agric. Vitic.*, 98: 460-467.
- Trangmar, B.B., Yost, R.S., Wade, M.K., Uehara, G. and Sudjadi, M., 1987.** Spatial variation of soil properties and rice yield on recently cleared land. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51(3): 668-674.
- Warrick, A.W. and Gardner, W.R., 1983.** Crop yield as affected by spatial variability of soil and irrigation. *Water Resour. Res.*, 19(1): 181-186.
- Webster, R., 1977.** Spectral analysis of gilgai soil. *Aust. J. Soil Res.*, 15(3): 191-204.
- Williams, R.D., Ahuja, L.R., Naney, J.W., Ross, J.D. and Barnes, B.B., 1987.** Spatial trends and variability of soil properties and crop yield in a small watershed. *Trans. ASAE*, 30(6): 1653-1660.

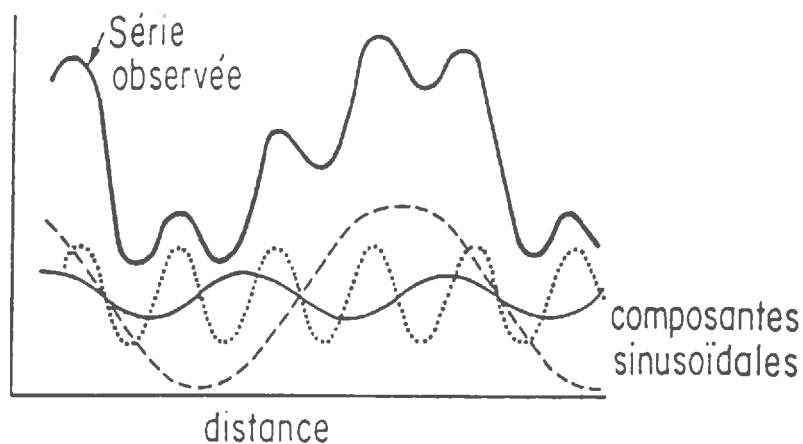


Figure 3.1. Décomposition d'une série d'observations spatialisées en une famille de sinusoides.

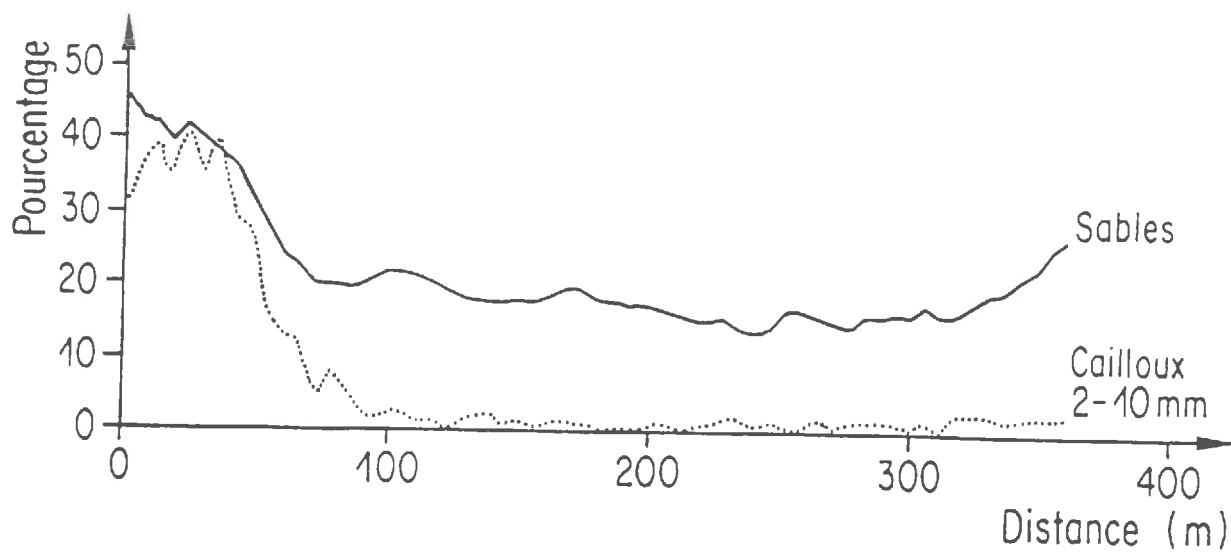


Figure 3.2. Variation des teneurs en sables et en éléments grossiers le long du transect (la teneur en sables est exprimée en pourcentage de la terre fine, celle des éléments grossiers en pourcentage de la terre tamisée à 10mm).

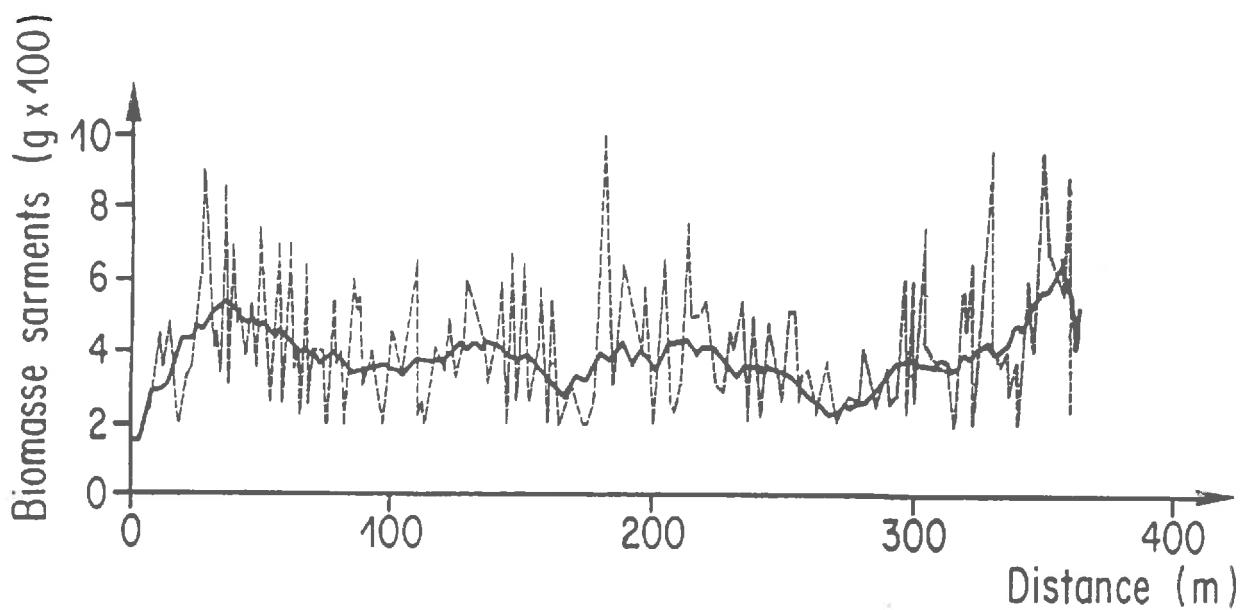


Figure 3.3. Variation de la biomasse de sarments mesurée en 1987 le long du transect (les pointillés figurent les valeurs brutes, la ligne continue la moyenne mobile calculée sur 5 individus).

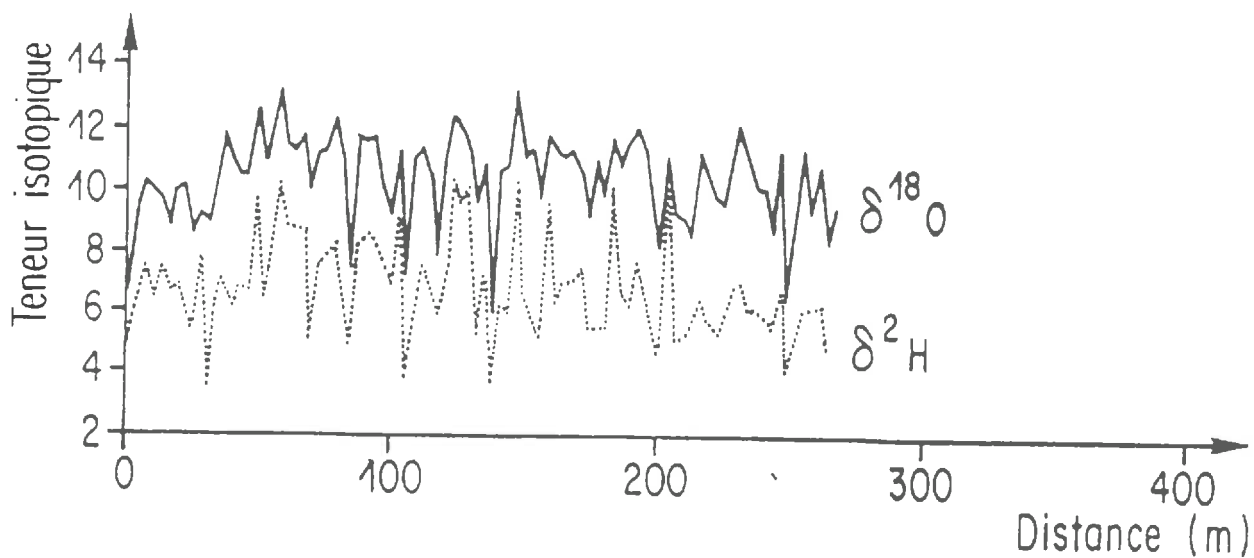


Figure 3.4. Variation de la teneur en isotopes stables de l'eau des feuilles le long du transect.

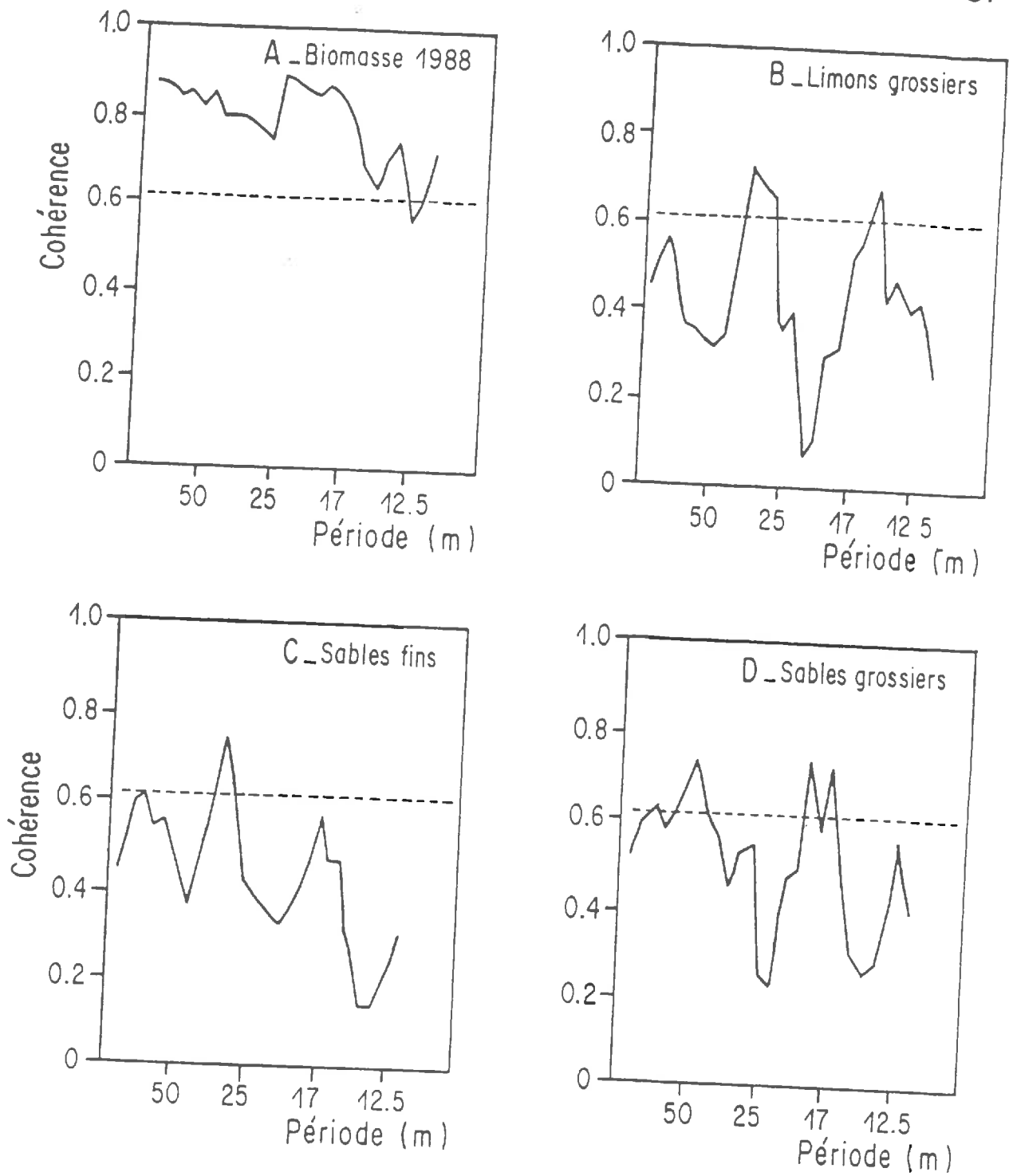


Figure 3.5. Spectres de cohérence de la biomasse produite en 1987 avec la biomasse de 1988 et les principales fractions texturales du sol (la ligne pointillée représente le seuil de signification à 95%).

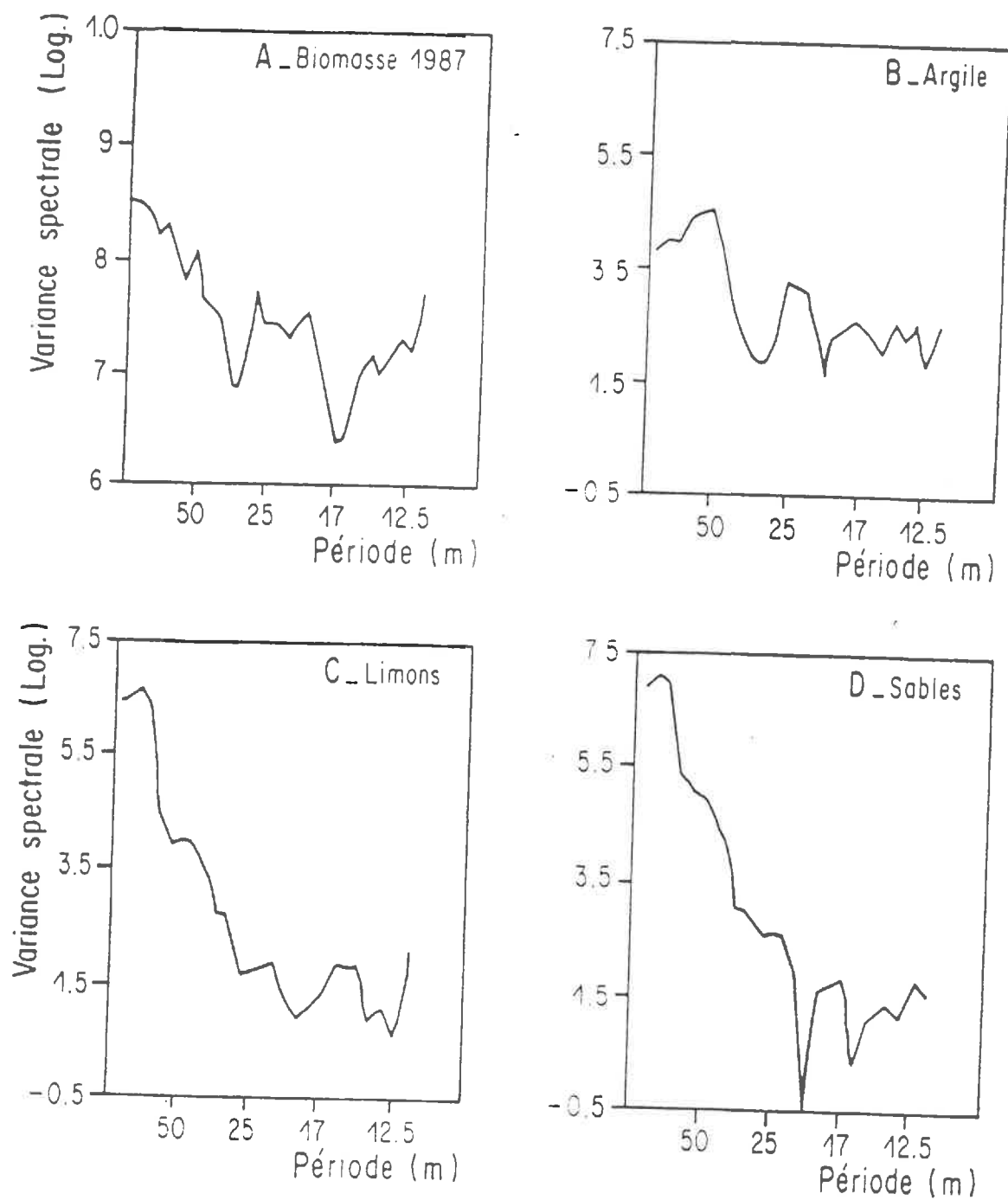


Figure 3.6. Spectres de variance de la biomasse produite en 1987 et de quelques fractions texturales du sol.

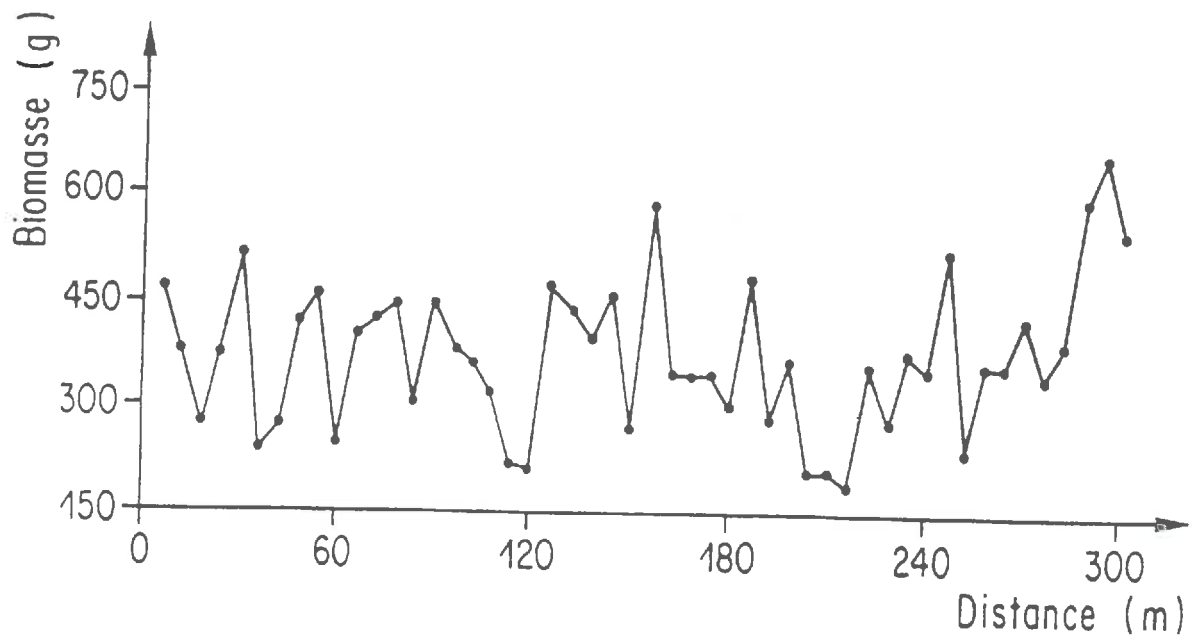


Figure 3.7. Variation de la biomasse des sarments le long du transect (chaque point figure la moyenne de 4 souches voisines).

ARTICLE 4 : INTEGRATION SPATIALE DE LA VARIABILITE DU SOL ET DE LA VEGETATION A L'ECHELLE DE LA PARCELLE

1. INTRODUCTION

Le concept de niveau d'intégration, défini du point de vue écologique par Rowe (1961), permet d'organiser les relations structurales et fonctionnelles qui unissent la végétation au sol et aux autres constituants du milieu naturel ou anthropisé. Il s'appuie sur l'idée d'une organisation hiérarchique des composants de l'écosystème à travers des niveaux successifs de complexité. Il reconnaît également que chacun de ces niveaux d'intégration est par nature hétérogène, étant constitué d'une grande variété d'objets que rapprochent leurs dimensions caractéristiques d'espace et de temps (voir aussi Allen *et al.*, 1984).

En se limitant à l'aspect spatial (en sachant que les conclusions sur le plan temporel seraient dans bien des cas similaires), cette hétérogénéité se traduit souvent par une accumulation de la variabilité du milieu à des échelles particulières, reliées entre elles par des zones de transition à forts gradients. Par ailleurs, l'intervention des facteurs de variabilité à travers tout un continuum d'échelles spatiales conduit à un emboîtement des structures spatiales (Trangmar *et al.*, 1985), les processus se déroulant sur de grandes échelles (climat p.ex) se trouvant modifiés au niveau local par d'autres processus plus délimités spatialement (microtopographie p.ex.).

Les implications de telles discontinuités spatiales pour l'étude des systèmes naturels sont considérables, notamment en ce qui concerne l'échantillonnage, la structuration des modèles et l'interpolation des résultats (Krummel *et al.*, 1987). Les possibilités de caractérisation des structures spatiales, puis d'identification de leurs causes, vont en particulier dépendre fortement de l'échelle et de la fréquence des observations. Ces deux paramètres déterminent respectivement l'étendue du jeu d'observations et son pouvoir de discrimination des détails (notions d'étendue et de grain discutées par Allen *et al.*, 1984), fixant ainsi les bornes du champ de variabilité qu'il sera possible d'explorer.

Or, les mêmes paramètres définissent aussi les caractéristiques des données spatialisées fournies par les instruments de télédétection, qu'il s'agisse de radiomètres de terrain, de capteurs aéroportés ou de satellites. Dans le même ordre d'idées, l'intégration structurale et fonctionnelle du sol et du couvert végétal lors du passage du niveau de la plante à celui de la parcelle, caractérise également le processus de saisie des mesures par télédétection, les caractéristiques du sol et de la végétation se combinant en une valeur radiométrique unique au sein de chaque pixel. Ces analogies entre un système conceptuel et une technologie n'impliquent aucune affinité fondamentale de l'une avec l'autre, mais elles illustrent de façon simple l'apport irremplaçable de la télédétection à une approche hiérarchique des systèmes naturels.

L'étude présentée ici vise à comprendre comment s'opère la transition entre l'élément de surface concret (sol, végétation) et l'élément d'image dans le cas simple d'une parcelle agricole. Le variogramme est l'outil adapté pour préciser le lien entre les deux niveaux de résolution puisqu'il peut être estimé aussi bien sur l'image numérique qu'à partir de données ponctuelles. Combinée à une démarche ascendante allant du sol, à la radiométrie rapprochée et à l'image aérienne, la variographie doit permettre de formuler des hypothèses sur les liens de la structure spatiale des images avec la variabilité observable au sol. Woodcock *et al.* (1988) utilisent une démarche analogue en reliant des modèles de scène théoriques aux propriétés structurales des images satellitaires. La coïncidence des patrons de variation décelés à différents niveaux d'intégration peut en effet indiquer l'existence d'une échelle commune et la possibilité d'un couplage direct entre ces niveaux. (Krummel *et al.*, 1987).

2. MATERIEL ET METHODES

2.1. Site d'étude et variables mesurées

Cette étude a été menée sur une parcelle de vigne, le long d'un transect de 360m, orienté Ouest-Est, parallèlement aux rangs de végétation, et échantillonné à des pas réguliers, différents selon les variables mesurées (cf. Article 3 pour une description détaillée du site).

En plus des observations concernant la biomasse (pas=1.5m), les teneurs en ^{18}O et ^2H de l'eau des feuilles (pas=3m) et la granulométrie de la couche superficielle du sol (pas=6m) évoquées dans l'article précédent, on dispose de mesures des indices de couleur en intensité, valeur et chroma (Code Munsell) de tous les échantillons de sol analysés. Ces indices ont été convertis en coordonnées L^* , a^* et b^* du système CIE (Commission Internationale d'Eclairage) afin d'écarter les difficultés d'analyse pouvant résulter des échelles circulaires ou variables qui servent à définir la valeur et le chroma (McBratney & Webster, 1981; Melville & Atkinson, 1985). Pour toutes ces analyses, les échantillons ont été traités de façon aléatoire afin d'éviter l'introduction d'un biais systématique dans les séries.

Le même interrang échantillonné avec un pas de 3 m a été utilisé pour les mesures de réflectance du sol effectuées le 29 juillet 1987. Le terrain travaillé deux jours auparavant, était sec en surface, libre de toute végétation adventice et présentait une rugosité moyenne, pratiquement identique en tout point du transect. Les données ont été enregistrées au voisinage du midi solaire (13:50-15:30 T.U.) à l'aide du radiomètre CIMEL de simulation SPOT. Placé verticalement à 1.5 m au-dessus du sol, l'appareil mesure la réflectance d'une surface de 0.08 m^2 dans les canaux vert (0.50-0.59 m), rouge (0.61-0.68 m) et proche infrarouge (0.79-0.89 m) simultanément. La différence normalisée (indice DN) entre ces deux derniers canaux a été également analysée car elle constitue un indice radiométrique couramment utilisé en télédétection, notamment pour rehausser le contraste sol/végétation.

Les données-image proviennent de la numérisation d'une photographie aérienne infrarouge couleur prise sur le site en septembre 1986 (échelle = 1/17500). L'utilisation de filtres colorés a permis la numérisation de "canaux" bleu, vert et proche-infrarouge (PIR), avec une résolution spatiale voisine de 5 m. Un indice de végétation en a été déduit à partir des canaux vert et PIR. L'image a été échantillonnée sur un transect de 71 pixels orienté de façon à se superposer au rang échantillonné au sol.

2.2. Méthodes statistiques

L'ajustement de toutes les variables mesurées aux lois de distribution normale ou log-normale a été déterminé à partir du test de Kolmogoroff-Smirnov et de l'observation des ajustements aux histogrammes de fréquence. Les moyennes, écarts-types et coefficients de variation ont alors été estimés en tenant compte des transformations nécessaires.

En dépit des conditions d'indépendance des observations qu'elles supposent, les corrélations linéaires et les régressions multiples (méthode stepwise) ont été utilisées afin d'identifier les propriétés de texture du sol les plus déterminantes à l'égard des autres variables mesurées. Toutes ces analyses ont été menées à l'aide du logiciel STATGRAPHICS (STSC Inc.).

Les variogrammes ont été calculés à l'aide du logiciel GEO-EAS (England & Sparks, 1989). Afin de conserver une bonne représentativité des estimations, les calculs ont été limités à des distances inférieures ou égales à la moitié de la longueur totale des transects étudiés.

3. RESULTATS ET DISCUSSION

3.1. Analyse du transect complet

Les figures 4.1 à 4.4 présentent les valeurs brutes mesurées sur le transect, l'origine se trouvant à l'extrémité Ouest de la parcelle. Le transect étudié se différencie du point de vue pédologique en deux secteurs séparés par une zone de transition de 20 m environ :

- un premier segment compris entre 0 et 40 m se caractérise par une forte teneur en cailloux (>30%) et en sables (>35%) coïncidant avec la présence du turet à proximité de la surface;
- entre 40 et 60 m de distance, la proportion d'éléments grossiers chute rapidement et le sol devient argilo-limoneux sur le reste du transect.

Cette différenciation texturale de la surface se manifeste également au niveau de ses caractéristiques radiométriques, en particulier de l'indice DN qui marque un saut très net entre 40 et 45 m (fig.4.2) et se trouve fortement corrélé à la teneur en éléments

grossiers ($r = -0.61^{***}$). Cette augmentation presque sans transition suggère que l'indice DN réagit à des seuils de granulométrie plus qu'à des variations continues. Dans notre cas, la valeur critique se situe entre 25 et 30% d'éléments grossiers (>2mm) que l'on peut comparer au seuil de 35% de cailloux donné par Courault & Girard (1988) dans leur étude des effets des paramètres de surface sur la réflectance du sol.

La limite à 40 m du segment caillouteux du transect est également traduite par les indices de couleur a^* et b^* (fig.4.3). On peut noter que ces indices, qui correspondent respectivement à des échelles rouge/vert et jaune/bleu, sont fortement corrélés à l'indice radiométrique DN ($r = 0.33^{**}$), et statistiquement peu liés aux réflectances brutes dans les canaux vert, rouge et PIR ($r < 0.20$). Ceci est probablement dû au fait que les réflectances mesurées sur le terrain sont sensibles, en plus de la couleur de la surface, aux effets d'ombres dus à sa rugosité, tandis que l'indice DN opère une normalisation qui atténue ces effets et donne au facteur couleur un rôle prépondérant.

Les caractéristiques de texture, couleur et réflectance de la surface du sol convergent donc pour signaler l'existence de deux sous-unités de sol le long du transect étudié. Une telle convergence paraît logique, la couleur et la réflectance étant directement liées à la texture par les lois physiques régissant les propriétés spectrales des sols (Baumgartner *et al.*, 1985).

Pour les applications géostatistiques qui constituent la suite de l'analyse, et afin d'éviter que toute la variabilité ne soit absorbée par le contraste entre les deux sous-unités du transect, les séries d'observations ont été réduites en écartant les points situés sur les 60 premiers mètres. Les microvariations très fortes observées sur la végétation et l'indice DN ont également été limitées en moyennant les mesures sur des intervalles de 6 m, correspondant au pas d'échantillonnage des propriétés texturales du sol. Pour tenir compte de la dérive due au temps observée sur le graphe des concentrations en ^2H (fig.4.4), le variogramme de cette variable sera estimé sur les résidus de l'ajustement linéaire calculé pour la série (option DETREND du logiciel STATGRAPHICS).

3.2. Analyse du transect réduit

3.2.1. Statistiques classiques

Les résultats concernant les séries réduites et éventuellement moyennées sont présentés dans le tableau 4.1. Exceptée la fraction texturale 2-10 mm qui suit une loi de distribution log-normale, toutes les variables mesurées s'ajustent à une loi normale, même si quelques unes d'entre elles présentent un certain degré de dissymétrie (teneurs en ^2H , indice DN, sables).

		Moyenne	Variance	Coef.Var.	n
>2mm	%.	19.9	357.2	94.5	50
SG	%.	39.1	180.5	34.3	51
SF	%.	143.7	394.4	13.8	51
ST	%.	182.9	847.1	15.9	51
LG	%.	167.8	99.9	5.9	51
LF	%.	358.4	421.2	5.7	51
LT	%.	526.2	496.5	4.2	51
ARG	%.	290.9	164.3	4.4	51
ROUGE		195.6	83.6	4.7	98
P.I.R		252.1	143.5	4.7	98
Indice DN		126.1	118.9	8.6	98
¹⁸ O	%.	10.3	1.1	10.3	36
² H	%.	6.7	1.4	17.9	36
BIOMASSE	g	399.4	11091.2	26.4	51

>2mm: éléments grossiers; SG, SF, ST: sables grossiers, fins, totaux; LG, LF, LT: limons grossiers, fins, totaux; ARG: argiles; ROUGE, P.I.R: réflectances du sol (radiomètre CIMEL); Indice DN = $1000(\text{Rouge} - \text{PIR}) / (\text{Rouge} + \text{PIR})$; ¹⁸O, ²H: concentrations isotopiques des feuilles (notation ‰, standard V-SMOW, moyenne/6m); BIOMASSE: masse de sarments/souche (moyenne/6m).

Tableau 4.1 Paramètres statistiques estimés des variables mesurées sur le transect réduit à 300 mètres

Les coefficients de variation des fractions granulométriques les plus fines (limons, argiles) tout comme celui de l'indice DN sont très faibles (<7.5%), tandis que les sables et les éléments grossiers varient encore considérablement (CV compris entre 14 et 94%) malgré l'élimination de la zone d'affleurement du turet.

A première vue, les variations radiométriques de la surface concordent donc davantage avec celles des éléments les plus fins qu'avec celles des sables et des cailloux. Ce que confirme et précise l'analyse des corrélations qui, pour l'indice DN, donne des liaisons significatives avec les limons seulement (tabl.4.2). On peut remarquer que ces corrélations apparaissent quand deux types de limons, fins et grossiers, sont différenciés, et non pas quand on considère leur somme. De plus, les liaisons avec l'indice DN sont inverses: positives pour les limons fins, négatives pour les limons grossiers. Ces deux classes texturales voisines appartiendraient donc à des systèmes différents, comme tendent à le prouver leur interrelation très faible ($r = -0.06$) à mettre en regard de la forte corrélation limons fins/argiles ($r = 0.43^{**}$).

Les coefficients de variation des observations faites sur la végétation montrent qu'une forte hétérogénéité subsiste en dépit de la transformation en valeurs moyennes. La biomasse s'avère plus variable que les concentrations isotopiques, peut-être du fait qu'elle intègre sur une année entière les fluctuations de nombreux facteurs ayant agi à

plusieurs échelles de temps différentes (vigueur initiale, développement phénologique saisonnier, variations journalières des contraintes hydriques venues du sol et du climat, traitements culturels, etc.). Les coefficients de variation associés aux concentrations isotopiques diffèrent assez nettement entre eux: celui plus important du deutérium témoigne de la sensibilité plus grande de cet élément aux conditions environnementales, en rapport avec sa masse atomique plus légère que celle de l' ^{18}O (C. Jusserand, communication personnelle).

VARIABLE TEXTURALE	r	REGRESSION MULTIPLE	r ²

indice radiométrique DN			
Sabl.gros. SG	0.10	y = 3164.1-2.37SG-6.48LG-2.48ARG	0.40**
Sabl.fins SF	0.08		
Lim. gros. LG	0.55***		
Lim. fins LF	0.29**		
Argiles ARG	0.01		
Elém.gros. EG	0.15		
teneur en ^2H			
Sabl.gros. SG	0.49***	y = 1785.6-3.15LF	0.25**
Sabl.fins SF	0.42***		
Lim. gros. LG	0.03		
Lim. fins LF	0.52***		
Argiles ARG	0.27		
Elém.gros. EG	0.29		
Biomasse BIO	0.01		
biomasse des sarments			
Sabl.gros. SG	0.23**	y = 152.43+1.72SF	0.09*
Sabl.fins SF	0.32**		
Lim. gros. LG	0.22		
Lim. fins LF	0.29*		
Argiles ARG	0.11		
Elém.gros. EG	0.07		

***, **, *: significatif au seuil de 0.1, 1 ou 5% respectivement			

Tableau 4.3 Coefficients de corrélation individuels (r) et régression multiple de l'indice radiométrique DN, de la concentration en ^2H et de la biomasse des sarments (moyennes sur 6m) avec les variables texturales (transect réduit).

Les coefficients de corrélation montrent que, s'il n'y a pas de lien direct entre la production annuelle de biomasse et les concentrations isotopiques instantanées, en revanche la biomasse et la concentration en ^2H présentent chacune des corrélations significatives avec les teneurs en sables et en limons (des corrélations semblables existent pour la concentration en ^{18}O au seuil de 10%). On peut d'ailleurs noter que ces

liaisons vont dans le même sens pour les trois variables: positives avec les sables, négatives avec les limons.

L'analyse de régression multiple (tabl.4.3) indique que les propriétés texturales de la surface expliquent 40% de la variance de l'indice radiométrique DN, 25% de la variance de la concentration en ^2H , et seulement 9% de celle de la biomasse. Aucune relation significative au seuil de 5% n'a pu être établie avec la concentration en ^{18}O . Ces résultats montrent qu'à l'intérieur d'une même unité de sol, si l'hétérogénéité texturale de la surface peut encore être décelée à travers ses propriétés de réflectance, au niveau de la végétation en revanche le "signal" texture se trouve fortement voire totalement filtré.

Cette analyse repose toutefois sur l'hypothèse, peu réaliste dans le cas d'un transect, d'indépendance spatiale des points d'observation. Une approche géostatistique, tenant compte de la localisation de ces points, doit aboutir à une évaluation plus correcte des relations entre variabilité du sol et variabilité du couvert végétal.

3.2.2. Analyse des structures spatiales

Les variogrammes expérimentaux obtenus sur le transect réduit à 300 m se rattachent à quatre grands types (fig.4.5 A à L):

- fortement pépitiqes (concentrations isotopiques, biomasse de sarments);
- linéaires (sables grossiers, limons fins, limons totaux);
- sphériques (sables fins, sables totaux, fraction 2-10mm, indice radiométrique DN);
- à effets de trous (limons grossiers, argiles).

Les premiers montrent des fluctuations plus ou moins importantes autour de la variance d'échantillonnage (fig.4.5 I, J, K), signifiant que dans cette sous-unité "homogène" de la parcelle, la végétation ne présente aucune structure spatiale au niveau global (biomasse annuelle). Il est peu vraisemblable qu'une structure existe aux très courtes distances: contrairement aux observations portant sur le sol, les variables mesurées sur la végétation ne présentent pas de relation de contiguïté, et il est impossible de descendre le pas d'échantillonnage au-dessous d'1.5 m (distance minimale inter-individus).

Les variogrammes linéaires (fig.4.5 B,F,G) indiquent que le transect échantillonné n'est pas suffisamment long pour caractériser pleinement une échelle spatiale appropriée aux variables correspondantes. Toutefois, pour les limons fins et totaux, la croissance du variogramme n'est pas uniforme: des points de fléchissement apparaissent, en particulier à une distance de 80 mètres. Deux explications sont possibles:

1. l'existence de structures spatiales emboîtées qui résulteraient de la présence simultanée sur le secteur étudié de plusieurs sources de variabilité, caractérisées chacune par une portée différente (Trangmar *et al.*, 1985);
2. la présence sur le transect de quelques valeurs extrêmes qui, en dehors de tout effet de structure spatiale, pourraient peser sur le calcul de la semivariance à certaines distances.

Compte-tenu du nombre assez restreint de points d'observations utilisés pour l'estimation des variogrammes, cette seconde hypothèse ne peut être entièrement rejetée, et la recherche d'éventuelles structures multiples doit rester prudente (M.Voltz, communication personnelle).

La même remarque peut être faite à propos des variogrammes de type sphérique (fig.4.5, A, C, D, L): tous présentent, en plus d'un plateau très net entre 110 et 120 m, des paliers intermédiaires plus ou moins marqués, celui à 80 m de distance étant commun aux sables fins, sables totaux et aux éléments grossiers. Le variogramme de l'indice DN se distingue quelque peu des autres: le palier et le plateau principal correspondent ici à des distances de 50 et 90 m respectivement et, d'autre part, la

variabilité aux courtes distances reste très importante (près de 50% de la variance totale). Ces faits peuvent être mis en relation avec la forte variabilité intrinsèque de l'indice DN, obtenu à partir de deux bandes spectrales qui intègrent les mesures sur des spots dont le diamètre est de 30 cm, c'est-à-dire encore assez voisin des zones maximales d'influence de la rugosité données par Lehrs *et al.* (1988) pour un sol cultivé argilo-limoneux.

Pour les éléments grossiers et les sables, la précision des mesures et l'adéquation de l'échantillonnage semblent satisfaisants, à en juger par les variances de pépite proches de 5% pour les cailloux et pratiquement nulles pour les sables.

Pour les limons grossiers et les argiles en revanche, 20% environ de variabilité demeure inexplicée avec un échantillonnage à 6 mètres (fig.4.5 E, H) . Si l'on admet que l'erreur de mesure est ici du même ordre de grandeur que pour les autres fractions texturales (i.e. <5%), une structuration à grande échelle doit alors exister pour ces deux classes granulométriques.

Mais la caractéristique majeure de leurs variogrammes, ainsi que de ceux des canaux bruts (visible, PIR) est la présence d'un minimum très marqué et de grande amplitude, centré à 80m de distance. Ce minimum qui constitue un effet de trou, témoigne d'une périodicité sur le transect puisqu'en moyenne, des points de la surface distants de 80 m diffèrent moins que des points plus rapprochés. Concernant la texture du sol, il est vraisemblable que cet effet de trou puisse être attribué au régime hydrodynamique de l'alluvionnement (Serra, 1968): la circulation des eaux durant la période de mise en place des dépôts alluviaux de la terrasse aurait entraîné l'apparition de bancs plus ou moins entrecroisés, particulièrement amples et bien individualisés pour les limons grossiers et les argiles.

Pour les fractions texturales, l'idée qu'une erreur systématique d'analyse puisse être à l'origine des paliers ou des effets de trous de leurs variogrammes est à écarter puisque, d'une part les échantillons des sol ont été traités de façon aléatoire et que, de l'autre, la structuration d'ensemble est la même pour les fractions de terre fine et pour les éléments grossiers bien qu'ils aient été déterminés par des techniques différentes.

Le point le plus remarquable de l'analyse des structures spatiales est constitué par la forte similitude unissant :

- d'une part les variogrammes des argiles et des limons grossiers à ceux des canaux bruts (vert, PIR, mais aussi rouge et bleu non figurés) du radiomètre CIMEL et de la photographie aérienne;
- d'autre part, le variogramme de la biomasse à celui de l'indice de végétation (Fig. 4.6).

Les implications de telles similarités entre variables relevées à deux niveaux de résolution différents sont les suivantes:

1. les facteurs de couleur du sol, qui déterminent pour l'essentiel la réflectance mesurée par le radiomètre, paraissent dans notre cas fortement liés aux argiles et aux limons, ce qui expliquerait la concordance des structures spatiales révélées par deux variables aussi différentes que la granulométrie et la réflectance du sol;
2. le recouvrement très faible du sol par la vigne (20%, le 2 septembre 1986) et la réflectance élevée de la surface à la suite de quatre mois de sécheresse (40 mm de pluie du 1er mai au 10 septembre 1986) font du substrat édaphique l'élément dominant du signal capté par la photographie aérienne. C'est, par conséquent, la structure spatiale du substrat qui ressort encore à ce niveau, même si l'atténuation des effets de trou (en particulier dans le proche-IR) peut être attribuée à l'interférence du couvert végétal avec le sol au sein de chaque pixel. Le changement de résolution de 0.08 m^2 (radiomètre de terrain) à 25 m^2 (image numérisée) contribue aussi à la régularisation des variogrammes (Clark, 1979; Woodcock *et al.*, 1988).
3. la végétation ne traduit pas dans sa biomasse la structure nettement périodique des teneurs en éléments fins. Ce qui peut s'expliquer par son fonctionnement plus ou moins découplé d'avec son substrat, mais aussi par l'intervention d'autres sources de microvariation (propriétés chimiques du sol, microtopographie, etc.);
4. l'indice de végétation élimine également la structure périodique observable sur la réflectance du sol, et fait ressortir l'effet de la biomasse. Le recouvrement de 20% dépasse de peu le seuil de sensibilité de cet indice (approximativement 15%) mais on peut penser que l'effet d'ombre, induit par la hauteur et l'orientation des rangs, réduit l'influence de la réflectance du sol éclairé et contribue ainsi à renforcer l'impact de la structure du couvert sur l'image.

4. CONCLUSION

Les résultats de l'étude de variabilité spatiale au niveau intraparcellaire nous ont permis:

1. d'identifier les relations statistiques pouvant exister entre la texture de la surface du sol et la distribution spatiale de certains indicateurs du fonctionnement de la plante;
2. d'évaluer les effets de cette texture de surface sur les variations spatiales de ses propriétés radiométriques.

Concernant le premier point, l'analyse géostatistique des données recueillies sur un segment globalement homogène du transect a permis de voir que toutes les propriétés de surface du sol présentaient une organisation spatiale marquée, avec une échelle caractéristique de 100-120 m et des affinités de structure entre classes texturales (p.ex. limons grossiers/argiles, sables fins/éléments grossiers) que les simples corrélations linéaires ne pouvaient mettre en évidence. Cette structuration trouve

certainement sa source dans les facteurs liés à la pédogénèse, en particulier au mode d'alluvionnement ayant abouti à la formation de la terrasse actuelle.

De plus, chez des plantes pérennes telles que la vigne, une grande part de variabilité est intrinsèque à la végétation. Celle-ci conserve en effet d'année en année les traces de perturbations diverses qui affectent chaque individu de façon aléatoire (hétérogénéité initiale de la vigueur des jeunes plants, attaques parasitaires, dommages causés par les engins agricoles, etc.). Les relations sol-végétation vont ainsi se trouver fortement bruitées et le "lissage", souvent évoqué, de l'hétérogénéité du sol par la couverture végétale (cf. Article 3) se combine à une microvariabilité propre à la végétation, supérieure à celle des propriétés du substrat.

Ruelle *et al.* (1986) supposent pourtant qu'une structuration du sol liée à ses propriétés texturales peut, au travers de la distribution spatiale de l'humidité, s'imposer à la végétation. Leur étude qui porte sur des cultures annuelles (blé, vesce avoine), montre que ce déterminisme se renforce à mesure que la végétation se développe: les variogrammes totalement pépitiqes à la levée des graines, apparaissent structurés lors de la récolte. Dans le cas de plantes pérennes, les interactions sol-végétation s'intègrent sur plusieurs années et l'on peut imaginer une évolution différente: à chaque reprise de croissance, la végétation repart avec un acquis hérité des années antérieures et, ses racines explorant un volume de sol de plus en plus grand, elle s'affranchirait ainsi peu à peu de la variabilité des conditions édaphiques. Ce processus ne pourrait jouer que tant que durerait la croissance du système racinaire: pour la vigne, Leguay (1986) considère que son maximum de développement est atteint après les six ou huit premières années d'installation, après quoi le sol commande la répartition des racines. Dans notre cas, la vigne étant âgée de six ans, cet équilibre est sans doute atteint ou près de l'être: son fonctionnement peut alors paraître indépendant de la localisation au sein de l'unité de sol.

Concernant le second point (relations texture/radiométrie), l'étude descriptive du transect intégral aussi bien que l'analyse géostatistique menée sur la partie non caillouteuse de ce transect, ont démontré la sensibilité des mesures radiométriques, et en particulier de l'indice de différence normalisée DN, aux variations de l'état de la surface entre unités de sol.

On peut signaler ici la concordance presque parfaite des limites établies sur notre transect avec celles obtenues par Alvernhe (1988) à partir d'une prospection pédologique classique (photographies aériennes, sondages de terrain, cartographie à grande échelle) (Fig.4.7). Dans la mesure où la végétation reproduit dans son fonctionnement cette différenciation entre unités de sol et, au contraire, reste indifférente à la variabilité intra-unité, ce résultat paraît valider l'intérêt de la cartographie pédologique à grande échelle vis-à-vis des potentialités agricoles du milieu (M.Voltz, communication personnelle).

De son côté, l'imagerie aérienne s'avère pleinement utilisable pour l'identification des structures spatiales de la surface au sein d'une parcelle agricole.

Dans le cas étudié, les conditions favorisant la jonction des deux niveaux de perception sont les suivantes : i) l'existence de relations physico-chimiques étroites entre les propriétés spectrales et la composition texturale du sol d'une part, la biomasse présente au sol et l'indice de végétation d'autre part; ii) une structure régulière du couvert qui favorise l'émergence de l'effet végétation au niveau de l'image aérienne, malgré le recouvrement limité du sol; iii) une haute résolution spatiale de l'image (5m), concordant avec le pas de l'échantillonnage réalisé au sol.

Ce résultat conforte l'idée que, dans certains cas, l'analyse de données de télédétection pourrait se substituer aux échantillonnages intensifs, impossibles à réaliser dans la pratique, nécessaires à l'estimation de la variabilité dans les études pédologiques ou agronomiques.

La figure 4.6 montre que, malgré la haute résolution de cette image, l'intégration du signal radiométrique sur une surface de 25 m² entraîne un début d'altération de la structure mise en évidence par le variogramme (phénomène de régularisation). L'article suivant aborde cette question des relations entre structures spatiales et dimension des pixels à partir de l'analyse d'images aériennes, SPOT et Landsat-TM dont les résolutions s'échelonnent de 5 à 120 m.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN T.F.H., O'NEILL R.V. and HOEKSTRA T.W., 1984. *Interlevel relations in ecological research and management: some working principles from hierarchy theory*. U.S.D.A., General Techn. Report RM-110. 11p.
- ALVERNHE F., 1988. *Contribution à l'étude pédologique des Corbières septentrionales*. Mémoire de DEA "Sciences Agronomiques", U.S.T.L., E.N.S.A.M., Montpellier. 29p. + annexes.
- BAUMGARTNER M.F., SILVA L.F., BIEHL L.L. and STONER E.R., 1985. Reflectance properties of soils. *Adv. Agron.*, 38: 1-44.
- Mc BRATNEY A.B. and WEBSTER R., 1981. Spatial dependance and classification of the soil along a transect in Northern Scotland. *Geoderma*, 26: 63-82.
- CLARK I., 1979. *Practical geostatistics*. Appl. Sci. Publ. Ltd, London. 129 p.
- COURAULT D. et GIRARD M.C., 1988. Analyse des hétérogénéités intraparcéllaires des sols par télédétection. *Sci. Sol*, 26: 1-12.
- KRUMMEL J.R., GARDNER R.H., SUGIHARA G., O'NEILL R.V. and COLEMAN P.R., 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 48: 321-324.
- LEGUAY M., 1986. Viticulture. *Techn. Agric.*, 6, Fasc. 2300-2301.
- LEHRSCHE C.A., WHISLER F.D. and REMKENS M.J.M., 1988. Spatial variation of parameters describing soil surface roughness. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52: 311-319.

MELVILLE M.D. and ATKINSON G., 1985. Soil colour: its measurement and its designation in models of uniform colour space. *J. Soil Sci.*, 36: 495-512.

ROWE J.S., 1961. The level-of-integration concept and ecology. *Ecology*, 42: 420-427.

RUELLE P., BEN SALLAH D. and VAUCLIN M., 1986. Méthodologie d'analyse de la variabilité spatiale d'une parcelle agronomique. Application à l'échantillonnage. *Agronomie*, 6(6): 529-539.

SERRA J., 1968. Les structures gigognes: morphologie mathématique et interprétation métallogénique. *Mineral. Deposita (Berl.)*, 3: 135-154.

TRANGMAR B.B., YOST R.S. and UEHARA G., 1985. Application of geostatistics to spatial studies of soil properties. *Adv. Agron.*, 38: 45-94.

WOODCOCK C.E., STRAHLER A.H. and JUPP D.L.B., 1988. The use of variograms in remote sensing. I. Scene models and simulated images. II. Real digital images. *Remote Sensing Environ.*, 25: 323-348, 349-379.

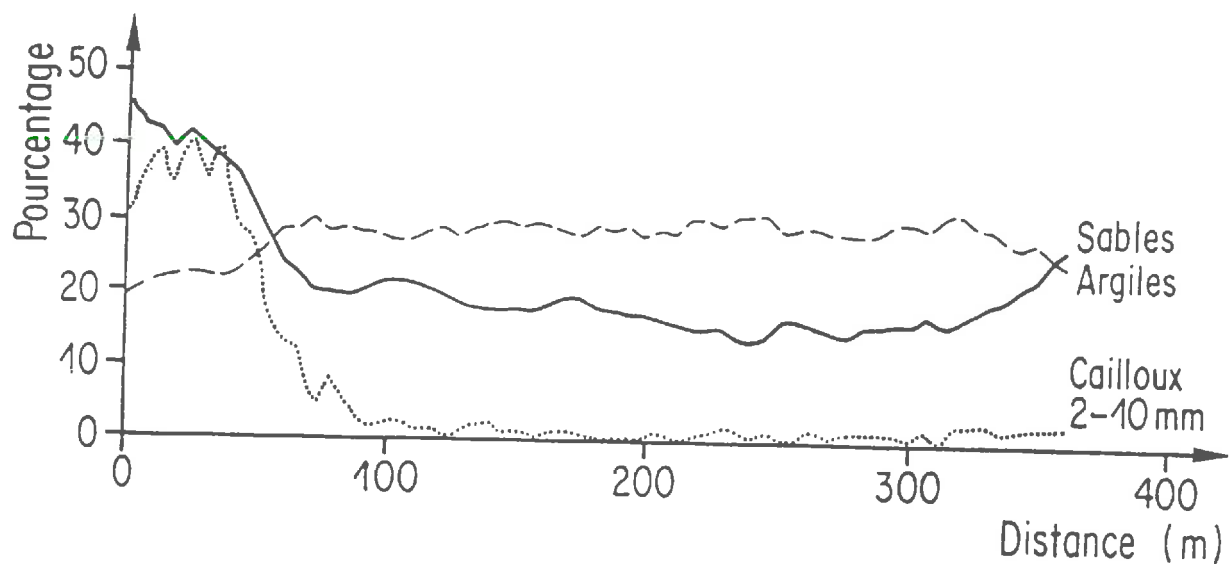


Figure 4.1. Variation des teneurs en argiles, sables et éléments grossiers le long du transect.

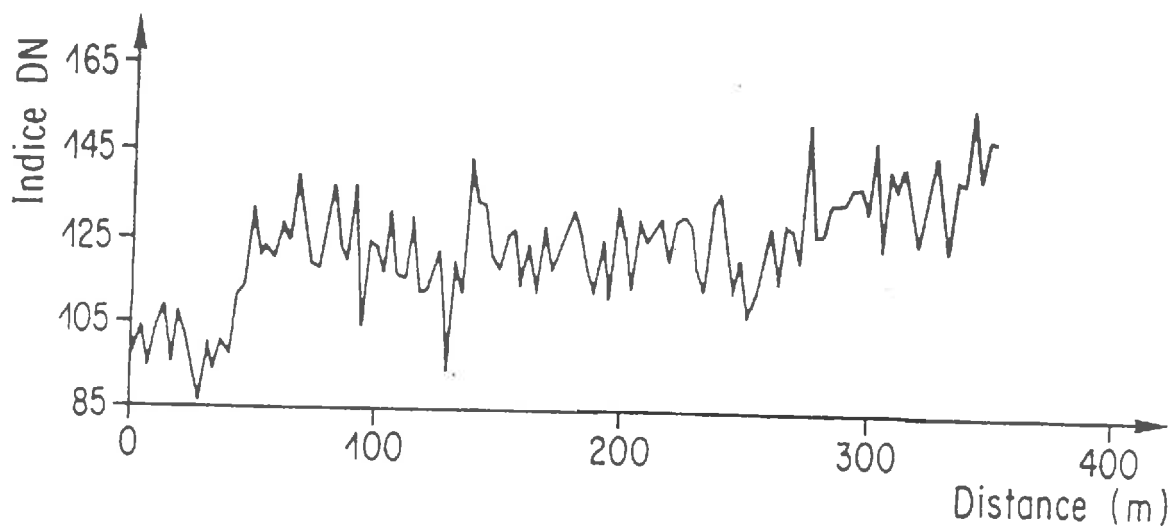


Figure 4.2. Variation de l'indice radiométrique DN le long du transect.

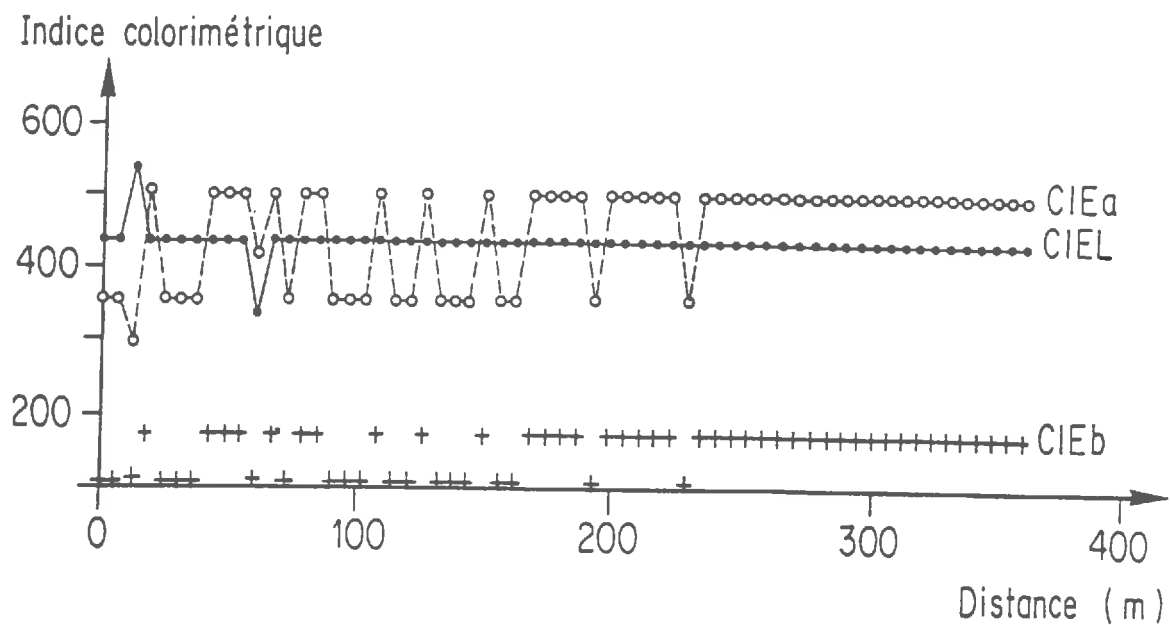


Figure 4.3. Variation des indices colorimétriques CIEa, b, L le long du transect.

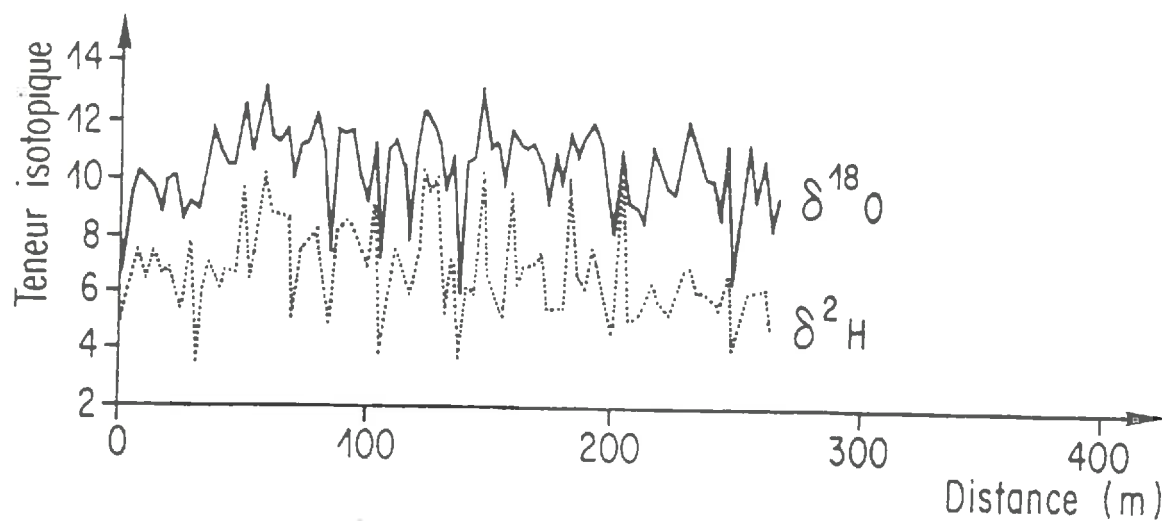


Figure 4.4. Variation de la teneur en isotopes stables de l'eau des feuilles le long du transect.

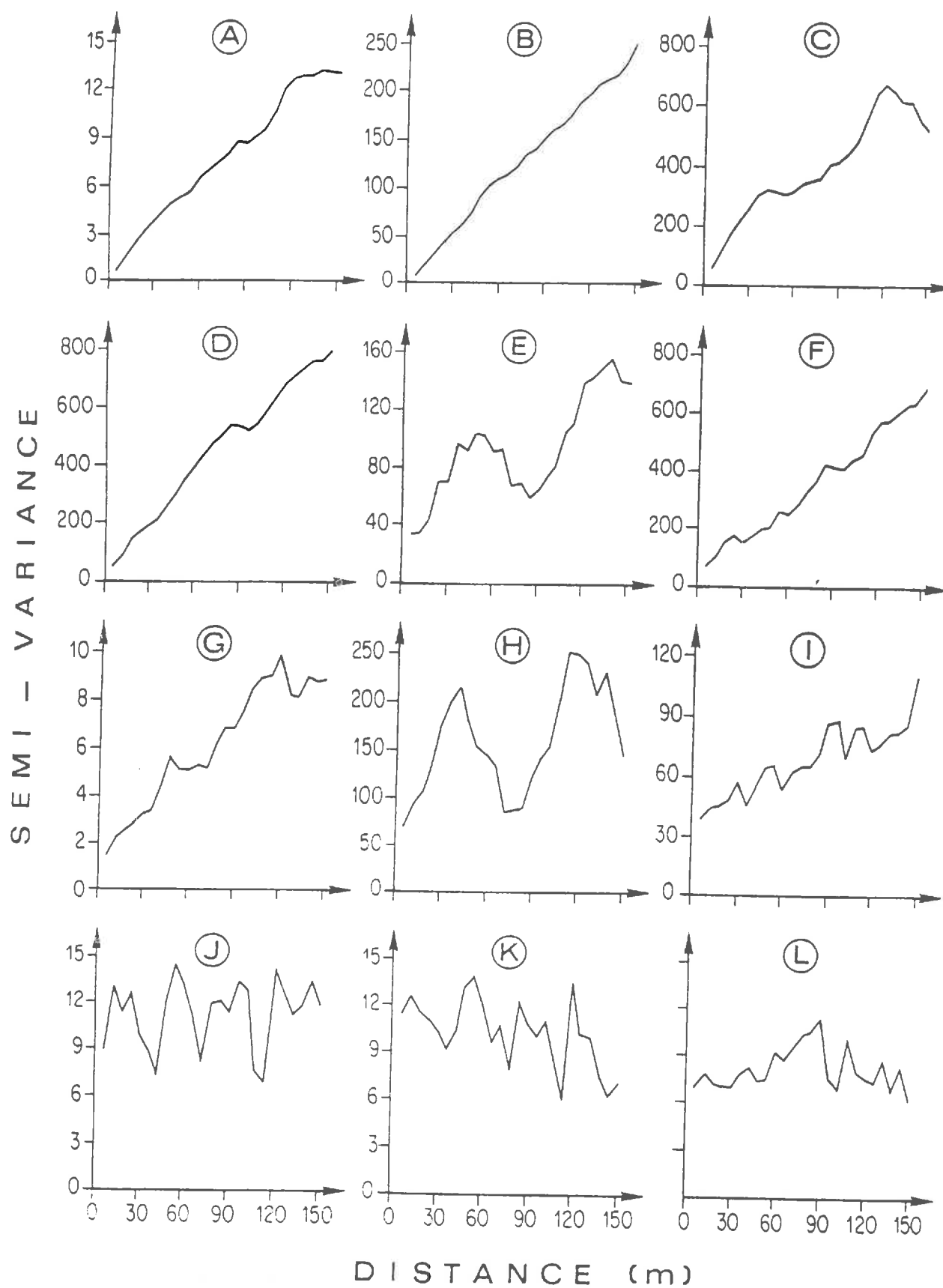


Figure 4.5. Variogrammes expérimentaux des sables totaux (A), grossiers (B) et fins (C), des limons totaux (D), grossiers (E) et fins (F), des éléments grossiers (G), des argiles (H), de l'indice radiométrique DN (I), des teneurs en ^{18}O (J) et ^2H de l'eau des feuilles (K), de la biomasse des sarments (L).

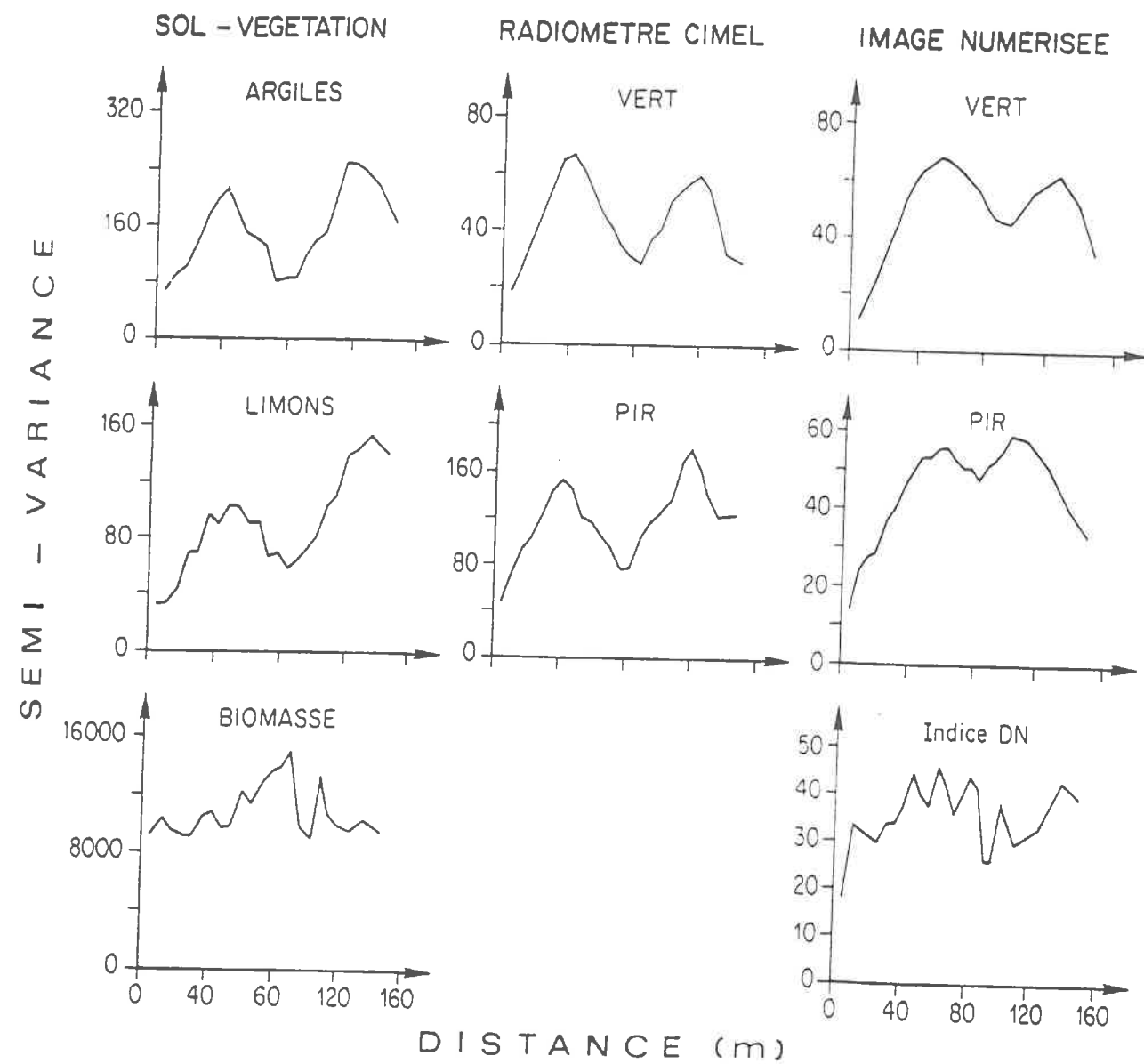


Figure 4.6. Comparaison des variogrammes expérimentaux calculés sur le transect à partir de mesures relevées au sol et par avion (PIR: proche infrarouge; Indice DN: $(PIR-R)/(PIR+R)$).

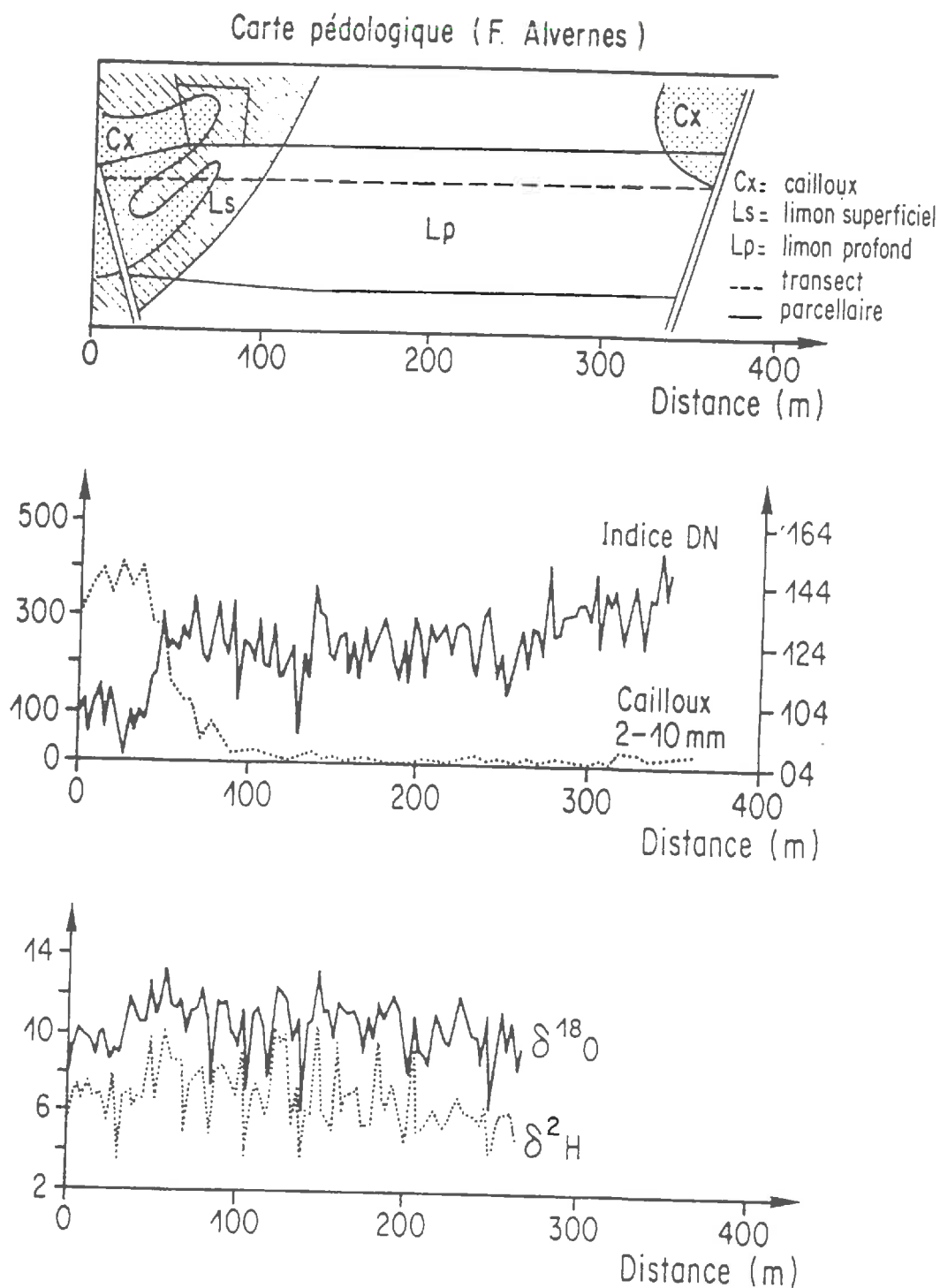


Figure 4.7. Comparaison des limites de la carte pédologique (d'après Alverne, 1988) avec les variations de l'indice radiométrique DN, de la teneur en éléments grossiers du sol et des teneurs en isotopes stables de l'eau des feuilles.

ARTICLE 5 : LA PARCELLE, PREMIER FACTEUR DE STRUCTURATION DE L'ESPACE A L'ECHELLE DE L'UNITE MORPHOPEDOLOGIQUE

Quelle que soit leur résolution spatiale, les données de télédétection proposent une représentation de la surface dont l'hétérogénéité est généralement telle qu'il est difficile de déterminer a priori si cette variabilité relève de la végétation, du sol ou d'un autre paramètre (Olson, 1986). Pourtant la réponse à cette question est importante car c'est par le biais des propriétés les plus structurantes de l'image que pourra se faire le couplage des modèles fonctionnels locaux avec la télédétection et par là, l'extension de leurs estimations à l'échelle régionale (Urban *et al.*, 1986).

Cette partie de l'étude a pour but d'identifier les caractéristiques structurales qui, au sein d'une unité morphopédologique, peuvent être déterminées à partir des variogrammes dérivés de données bidimensionnelles extraites d'une image de télédétection. Les variogrammes ont été calculés dans quatre directions différentes afin d'évaluer l'importance d'une éventuelle anisotropie de la scène. La distance maximale de calcul correspond approximativement à la moitié de la dimension du champ dans la direction considérée.

La structure spatiale décelable sur une image étant fonction de la résolution du capteur par rapport aux objets de la surface (Woodcock *et al.*, 1988), on a comparé les résultats obtenus sur une même fenêtre (dimensions OE 2000m, NS 1400m) extraite de trois images différentes:

- une photographie aérienne infrarouge couleur de septembre 1986, numérisée dans trois canaux (bleu, vert, proche-IR) avec une résolution approximative de 4.5x6 mètres;
- une image SPOT du 21 mai 1987, comportant trois canaux (vert, rouge, proche-IR) avec 20m de résolution;
- une image Landsat-TM du 4 juillet 1984 comportant six canaux avec une résolution de 30m et un canal thermique dont les données, captées avec une résolution initiale de 120m, sont ensuite rééchantillonnées sur des pixels de 30 mètres.

Le secteur étudié se situe dans la plaine alluviale de l'Aude (Fig.5.1). Il se présente comme une mosaïque de parcelles d'une superficie variant de 0.1 à 2.5ha, superposées à un fond hétérogène constitué par les épandages alluviaux.

Les variogrammes calculés dans les directions OE et SE-NO sont portés figure 5.2 (ceux des directions NS et SO-NE, sensiblement identiques, ne sont pas représentés). Globalement, la structuration est la même pour les trois types d'images et dans les deux

directions: la variance des différents canaux et de l'indice de végétation, faible aux premiers pas de mesure, croît de façon continue jusqu'à un palier ou une rupture de pente vers 150m de distance. Au-delà, les variogrammes se stabilisent plus ou moins dans la direction OE, tandis que dans la direction SE-NO, ils oscillent avec des effets de trou plus nettement définis sur la photographie aérienne et l'image Landsat-TM (entre 1300-1400m) que sur l'image SPOT. Le variogramme du canal thermique de Landsat-TM, excepté l'artefact des premières valeurs dues au rééchantillonnage des pixels, ne présente aucune structure particulière.

L'interprétation que l'on peut faire de ces résultats est la suivante:

1. les faibles valeurs de variance aux courtes distances indiquent une similitude entre pixels adjacents et donc, une certaine homogénéité des unités qu'ils composent. On constate que cette homogénéité diminue à mesure que la résolution se dégrade, ce qui correspond bien à un effet de régularisation lié à la dimension des pixels caractéristique de chaque image;
2. les distances d'autocorrélation de 100-150m identifiables dans toutes les directions, correspondent visiblement à la taille moyenne des parcelles dans le secteur étudié. La plus grande part de la variance contenue dans les trois images étant répartie sur cette distance, le parcellaire peut être considéré comme le principal élément de structure au sein de l'unité morphopédologique;
3. les effets de trou observables sur les trois images dans la direction SE-NO seulement indiquent à la fois une périodicité et une anisotropie du milieu. Leur dimension (1300m) aussi bien que l'orientation de leur grand axe suggèrent une relation avec la structure du dépôt alluvial: l'examen visuel de la photographie aérienne révèle effectivement, sous la trame du parcellaire, un réseau d'arcs de cercles entrecroisés, témoins du passage d'anciens méandres de l'Aude;
4. le caractère aléatoire du variogramme du canal thermique résulte naturellement de la prépondérance de l'échelle parcellaire sur le domaine étudié: avec une résolution effective de 120m, très voisine de la dimension moyenne des parcelles, la probabilité de saisir un objet multipixel sur l'image thermique est très limitée, d'autant que les structures liées à l'alluvionnement paraissent sans effet sur ce canal.

Cette structuration du milieu basée sur le parcellaire va commander les modalités de la spatialisation des modèles locaux de transferts hydriques. En particulier, le choix d'une variable d'état pouvant relier télédétection et modélisation, va s'orienter naturellement vers la surface foliaire. Pouvant être estimée sur le terrain aussi bien que par télédétection, elle élimine toute la variabilité intraparcellaire inutile et reste néanmoins représentative des parcelles et donc de l'hétérogénéité qu'elles induisent au

sein de l'unité morphopédologique. La température de surface est une autre variable de liaison possible entre la modélisation (bilan d'énergie) et l'imagerie satellitaire. La résolution du canal thermique de Landsat-TM semble particulièrement adaptée à l'hétérogénéité du secteur étudié, mais l'intérêt de ces données thermiques pour la modélisation se trouve pourtant restreint du fait de l'heure de passage du satellite (9h30 TU), défavorable notamment à l'application de méthodes basées sur le bilan d'énergie simplifié (Seguin & Itier, 1983; Nieuwenhuis *et al*, 1985).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Nieuwenhuis, G.J.A., Smidt, E.H. and Thunnissen, H.A.M., 1985. Estimation of regional evapotranspiration of arable crops from thermal infrared images. *Int. J. Remote Sensing*, 6: 1319-1334.
- Olson, J.S., 1986. Global and regional synthesis: needs and opportunities for a hierarchy of scales of remote sensing and modeling. in: Dyer M.I. & Crossley D.A. (Eds.) "*Coupling of Ecological Studies with Remote Sensing: Potentialities at Four Biosphere Reserves in the United States*". pp. 9-22.
- Seguin, B. and Itier, B., 1983. Using midday surface temperature to estimate daily evaporation from satellite thermal IR data. *Int. J. Remote Sensing*, 4: 371-383 .
- Urban, D.L., O'Neill, R.V. and Shugart, H.H., 1986. Linkages in hierarchical models. in: Dyer M.I. & Crossley D.A. (Eds.) "*Coupling of Ecological Studies with Remote Sensing: Potentialities at Four Biosphere Reserves in the United States*". pp. 116-124.
- Woodcock, C.E., Strahler, A.H. and Jupp, D.L.B., 1988. The use of variograms in remote sensing. I. Scene models and simulated images. II. Real digital images. *Remote Sensing Environ.*, 25: 323-348, 349-379.

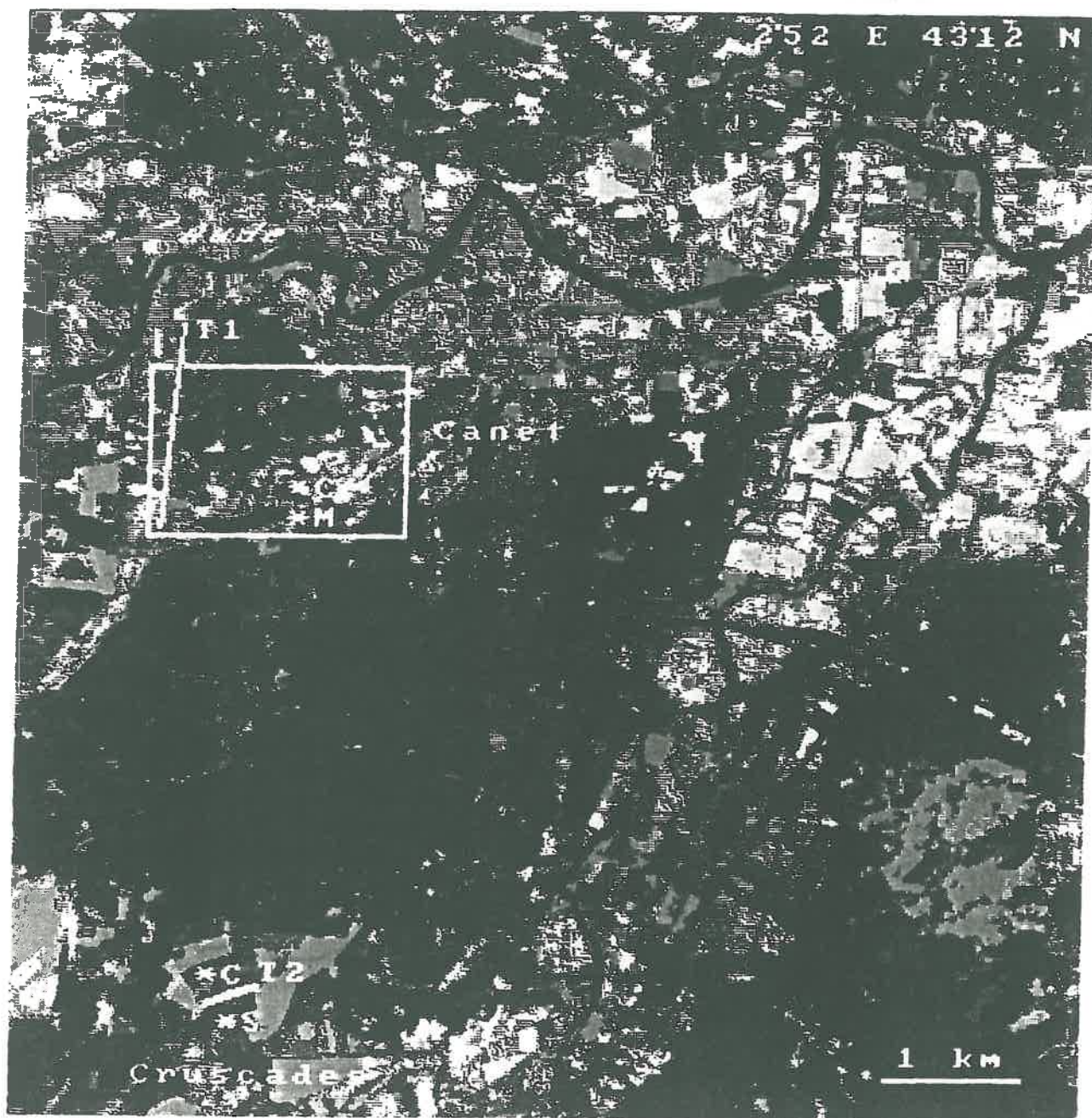


FIGURE 5.1 Site d'étude (le rectangle indique la fenêtre sur laquelle ont été calculés les variogrammes). (Scène SPOT du 21/5/1987).

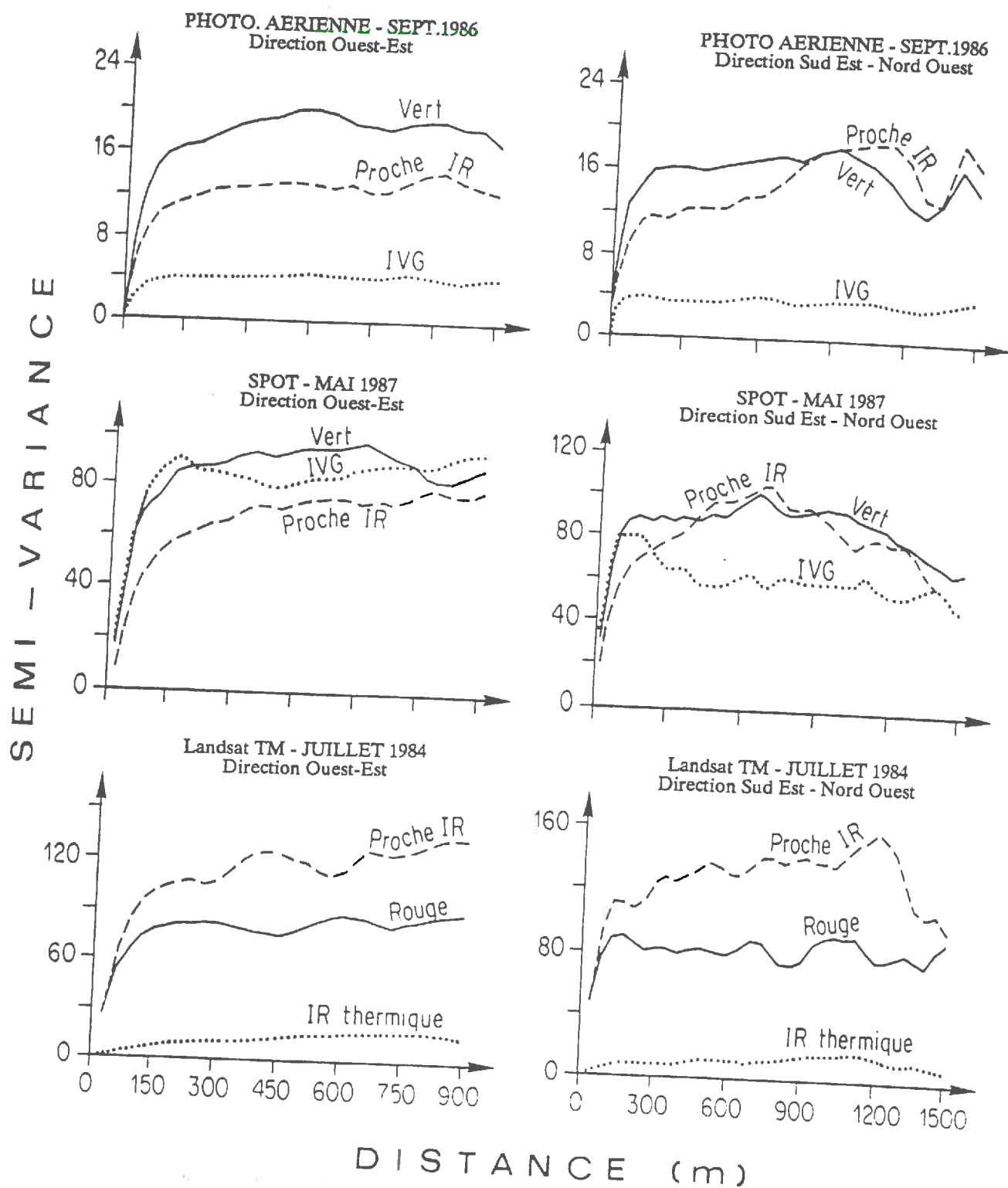


FIGURE 5.2 Variogrammes expérimentaux calculés sur les extraits d'images à différentes résolutions prises sur la zone alluviale (Canet d'Aude).

ARTICLE 6 :
REGIONAL MAPPING OF POTENTIAL AND MAXIMUM EVAPOTRANSPIRATION
IN LANGUEDOC-ROUSSILLON

by T.WINKEL, S.RAMBAL & B.LACAZE
Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive
CEPE Louis EMBERGER
BP 5051 34033-Montpellier Cédex (France)

(Interim Report to the Collaborative Program: "Remote Sensing in the Management of the Less Favoured Areas of the European Communities", Thematic Project 1: "Soil Moisture")

1. INTRODUCTION

The simplified models presently in use by the land managers for weakly estimations of the water balance at the medium scale ("little agricultural region") are based on the classical evapotranspiration method (see first interim report). Two input variables are particularly critical in this kind of models, namely the crop coefficient and the potential evapotranspiration (ET_0).

The former is estimated from tabulated theoretical values which are difficult to adjust to the actual rhythm of plant growth in a given area and time period. The temporal validity of the ET_0 estimates is certainly better, as they may be calculated from daily observations, but the dispersion of the meteorological stations rises the problem of the spatial representativeness of these estimates.

The present study is an attempt to demonstrate the possible use of remote sensing data, with their properties of temporal repetitivity and spatial exhaustivity, for the evaluation of these two variables at the regional scale.

2. EXPERIMENTAL METHOD

The model that we tested is an application of the methods presented by Caselles & Delegido (1987) and Bausch & Neale (1988). These empirical methods permit the determination of potential and maximal evapotranspiration from only the temperature and the vegetation index obtained from the satellite and from the weather informations systematically registered in meteorological networks (air temperature, solar radiation).

Potential evapotranspiration (ET_0) is determined from the evapotranspiration of the reference crop by means of the relationship:

$$ET_0 = a + b \cdot R_g + c \cdot R_g \cdot T_a^{\max} \quad (1)$$

where a , b and c are empirical coefficients depending on air humidity and wind velocity. Maximal evapotranspiration (ETM), which depends on the type of crop, phenological stage, etc., is then deduced from ET_0 by multiplying by the crop coefficient kc :

$$ETM = kc \cdot ET_0 \quad (2)$$

The global radiation (R_g) may be obtained from the visible radiation measured by satellite (Dedieu *et al.*, 1983). One of the terms required by the model is the surface albedo which is taken as the minimum value of the planetary albedo obtained from a collection of images on clear days. But such series of images would be difficult to gather with the NOAA-AVHRR system, especially if one searches for values actualized on several occasions during the growing season. Furthermore, within the regional scale, the orientation of the soil surface relatively to the sun is likely to be the main factor of spatial variation of R_g on clear days. Yet, these topographic effects are not explicitly taken into account by the models of global radiation. For these reasons, we found it easier to use the data on daily solar radiation routinely registered on the ground, making the hypothesis that it has a broad regional significance, particularly for the clear days corresponding to the satellite images and for the fairly uniform plains characteristic of the agricultural lands in the Languedoc-Roussillon.

As for T_a^{\max} , it has been demonstrated that the value registered in meteorological shelters can be linearly related to the apparent temperature obtained by a satellite in its pass closest to the noon (Caselles & Delegido, 1987). Then, using the regression between the two variables, the thermal images delivered by the satellite can be transformed into air temperature maps, leading to spatialized estimations of the evapotranspiration.

Concerning the crop coefficients, one of the main problems with their application lies in their temporal and spatial variability. Though they may be tabulated for various weather conditions and for time periods as short as a decade, the variations in crop development from year to year and place to place make these values of kc often mismatching with the actual crop growth. As crop coefficients and satellite vegetation index both depend on the same type of local conditions (crop species, leaf area index, irrigation and cultural practices, etc.), relationships could be developed among the two permitting the updating and spatialization of kc by means of the satellite data.

2.1. REMOTE SENSING DATA AND IMAGE PROCESSING SYSTEM

The satellite data used in this study consist of NOAA9-AVHRR images centered on Southern France, with 1.1km resolution and three spectral bands (red, near infrared, surface temperature). These data were preprocessed at the LERTS (Toulouse) and the surface temperature was calculated using a split window technique and the calibration procedure described by Lagouarde & Kerr (1985). The images received some geometric corrections but not elaborate enough to permit their registration.

Looking for cloud-free images with optimal satellite orbit (i.e. longitude of the ascending node : $15^{\circ}\text{E} \pm 5^{\circ}$), the data set results in eleven images selected through the 1985 year and covering all the growing season.

The DIDACTIM software package (AESImage, version 2.1) was used for the image processing with an IBM compatible PC-AT, an RGB monitor and an ink-jet printer.

2.2. TEST-SITE AND METEOROLOGICAL DATA

The working area is the agricultural plain of the Languedoc-Roussillon region, located Southern France between latitudes $42^{\circ}2\text{N}$ $43^{\circ}5\text{N}$ and longitudes $2^{\circ}1\text{E}$ $4^{\circ}3\text{E}$ (fig.1). This coastal area of Mediterranean climate never exceeds 300m of altitude in the agricultural plain which is mainly dedicated to wine-growing. The test-site chosen to carry out in situ measurements on grapevine is located in the Aude valley (triangle CAN, 200km^2 , fig.1), where the meteorological shelters of Cruscades (C), Argeliers (A) and Narbonne (N) provide daily values of minimum and maximum air temperatures. The daily solar radiation is registered at Montpellier (M). All these data were collected for the eleven days of satellite overpass retained for the 1985 year.

3. RESULTS

3.1. Potential evapotranspiration

We first verified the correlation between the apparent temperature (T_{sat}) delivered by the NOAA9 satellite and the maximum air temperature ($T_{\text{a}}^{\text{max}}$) registered at a standard height of 2m. Since the eleven digital images are not exactly superimposable, the localization of the meteorological stations over each image was made visually by reference to the coastal and hilly features surrounding the three stations. The satellite temperature was calculated, for each date and place, from the mean on a polygon of 9 to 12 pixels (Annexe 1). Figure 2 presents the linear relation which fits the data. The equation is:

$$T_{\text{a}}^{\text{max}} = 0.21 * T_{\text{sat}} - 12.8 \quad r=0.87 \quad n=33 \quad (3)$$

The evapotranspiration of the reference crop (ET_0) was calculated according to the procedure proposed by Brochet & Gerbier (1974). These authors elaborated a simple formula, based on solar radiation and air temperature data, and tabulated coefficients, which proved to be in good agreement with the Penman values. In a comparative study of estimation methods of ET_0 , Seguin (1975) showed this formula to be much more adapted to the Mediterranean climate than those of Thornthwaite, Blaney-Criddle and Turc, and more reliable than the evaporation values of a Colorado pan. The advective term of the Brochet-Gerbier formula being tabulated for different values of wind velocity, we chose a constant mean value of 4m/s for this parameter (Annexe 1).

A multiple regression between ET_0 , T_a^{\max} and R_g was then conducted for the three meteorological stations and eleven dates to obtain the coefficients in equation (1), which can be written:

$$ET_0 = -0.46 + 0.1044 \cdot R_g + 0.0048 \cdot R_g \cdot T_a^{\max} \quad r=0.98 \quad n=33 \quad (4)$$

with ET_0 in mm/day, R_g in MJ/m²/day and T_a^{\max} in °C.

Combining equations (3) and (4), ET_0 can be estimated from the satellite apparent temperature. Figure 3 shows good agreement between the reference ET_0 calculated from the Brochet-Gerbier formula and the values estimated from T_{sat} using equation (4).

As an example of application, figure 4 presents a map of ET_0 over the test-site, obtained by applying the equations (3) and (4) on the thermal images registered by the satellite NOAA9 on 18 August 1985. The sharp gradient of ET_0 due to the sea breeze blowing at noon from the coast to the plain is clearly apparent on this map, which otherwise shows little variation of ET_0 within the agricultural plain. Though, as the figure shows it, ET_0 is certainly lower on the relief, the absolute values given here must be considered with caution, since no hilly stations were included in the analysis of the relation between T_a^{\max} and T_{sat} , which is likely to be affected by the altitude and exposition.

3.2. Maximum evapotranspiration

Before deriving values of crop coefficients from the normalized difference vegetation index, this latter was tested for its relationship with the leaf area index, which provide a concrete parameter describing the crop canopy.

Leaf area of the grapevine was measured for three different cultivars on four field plots within the test-area: two plots, located in the Aude flood plain, were planted with carignane and merlot, while the other two, located on a stony terrace 1.3km apart, were planted with carignane and shiraz. These latter varieties represents two extremes of vegetative development of the grapevine: the carignane is well known for its abundant growth, while the shiraz distinguishes itself by its small leaves and reduced growth, particularly on this dry place. None of the experimental plots were irrigated, but soil

moisture profiles showed capillary rise in the fields located in the plain due to flood irrigation in the neighbouring estates.

The total leaf area per plant was determined by a non-destructive method (Carbonneau, 1976) from the relation between single leaf area A and lateral nervures length L ($A=0.95*L+ 0.36*L^2$, $r=0.99$, $n=314$) and from the mean number of leaves per plant evaluated on 3 or 4 individuals on each plot and date. Leaf area index (LAI) was then calculated based on the known planting density (3300pl./ha, except for the carignane in the plain: 4000pl./ha). These measurements were made five times during the 1987 growing season, and a LAI of zero was set on the day of bud bursting. Figure 5 shows the seasonal variation of the mean value of LAI observed on the four plots in 1987. The contrasting situations covered by our field plots (flood plain vs terrace, carignane vs shiraz) should make this curve quite representative of the mean development of the vegetation in the wine-growing zone of the study area.

As air temperature from April to July, which is the main factor controlling the bud burst and subsequent vegetative growth, was not significantly different in 1985 and 1987, we found it possible to compare our observations on LAI with the normalized difference vegetation index calculated from the NOAA-AVHRR data (fig.6). The values of LAI for each day of satellite pass were linearly interpolated from the curve obtained in 1987.

The relationship between LAI and NDVI is plotted in figure 7. A least squares fit of the data shows high correlation between the two variables for the entire growing season:

$$\text{NDVI} = 14.1 * \text{LAI} + 141.4 \quad r=0.92 \quad n=11 \quad (5)$$

This result certainly is very coincidental as the data came from two different years, nevertheless the similarity of the climatic conditions in these years and the representativeness of the LAI curve should make it not too much erroneous. The linearity of the relationship indicates that, contrary to what is often reported for other crops, NDVI for the grapevine is not saturated for the high values of LAI. This results from the low leaf coverage in Mediterranean vineyards (typically 35-40% in summer), whereas other crops frequently reach full cover and LAI higher than 3 at the end of the growth period.

The maximum discrepancy between LAI and NDVI appears in October (fig.6), when LAI remains at the mid-summer level, while the NDVI decreases by 40% of its gain during the growth period. This could be explained because the NDVI reflects the green leaf biomass (Kimes *et al.*, 1981), while the LAI is calculated from the total leaf area, which in fall includes large parts of senescent tissues.

Thus, NDVI appears closely related to the proportion of foliage actually active at the time of the satellite overpass, and it could be used to estimate the maximum evapotranspiration of a given crop from the local ET_0 . As maximum ET not only de-

depends on green leaf area, but also on plant species, phenological stage and maximum stomatal conductance, the NDVI has to be calibrated against some attribute of the plant canopy which accounts for these factors. Crop coefficients include such factors.

For grapevine under Mediterranean climate, Doorenbos & Pruitt (1974) give values of k_c for various weather situations (table 1). From bud bursting (LAI=0) to mid summer (LAI 1.5), and for weather conditions comparable to ours (low humidity, moderate wind), k_c varies from 0.45 to 0.70.

	APR.	MAY	JUNE	JULY	AUG.	SEPT.	OCT.
Wet climate, moderate wind	0.5	0.55	0.6	0.6	0.6	0.55	0.4
Wet climate, strong wind	0.5	0.55	0.65	0.65	0.65	0.6	0.45
Dry climate, moderate wind	0.45	0.6	0.7	0.7	0.7	0.65	0.5
Dry climate, strong wind	0.45	0.65	0.75	0.75	0.75	0.7	0.55

Table 1. Crop coefficients (k_c) for grapevine under Mediterranean climate (after Doorenbos & Pruitt, 1974).

These values of k_c , and the corresponding LAI, are well in accord with the data of Kristensen (1974) on annual crops, which suggests they have a rather general validity. Bausch & Neale (1987) demonstrated how a spectral crop coefficient (k_{cs}) can be derived from a vegetation index. Following their method, a linear transformation was made by equating NDVI at the beginning of the season and in mid summer with the minimal and maximal values of k_c . Then, the spectral crop coefficient can be calculated from the equation:

$$k_{cs} = 0.01 \cdot \text{NDVI} - 0.94 \quad (6)$$

Figure 8 presents the map of ETM calculated for our test-site from the NOAA data registered on 18 August 1985. This map was obtained by multiplying the map of figure 4 by the crop coefficient estimated for each pixel by equation (6). A mask was applied over the image in order to eliminate all vegetation types other than vineyards, for which the values of the crop coefficients do not suit.

The heterogeneity is here greater than on figure 4, since ETM combine the variability of the microclimate (mainly due to the sea advection and/or the altitude) and, through k_c , that of the crop cover. At this medium scale, the crop biomass reflects the edaphic conditions (soil fertility and water availability), as other factors like cultural practices (except large irrigations) and crop varieties are averaged by the satellite measurement. Thus, the spatial scale characterizing the information brought by such an ETM map must be appropriate to the "little agricultural region" defined by the land managers as specific combinations between a local microclimate, a soil type and a dominant crop. Here, the first benefit provided by remote sensing lies in the delivery of

detailed information on the ground conditions within such land units, allowing the detection at the 1km scale of systematic or abnormal variations which, once identified, can be taken into account to locally adjust the water management practices.

With several images covering the growing season, the interest of remote sensing is to permit the actualization of the water balance estimates at the medium scale. Figure 9 presents the values of ETM calculated, using k_c and k_{cs} , from the satellite estimates of ET_0 obtained for the triangle CAN over the 1985 year (Annexe 2). The values of k_c on each date were linearly interpolated from the monthly values given by Doorenbos & Pruitt (1974) affected to the 15th day of each month. The difference between ET_0 and ETM mainly due, as mentioned earlier, to the partial soil cover in vineyards, remains fairly constant during the spring and summer, at about 2mm/day. The margin between the two series of ETM values, limited to the period of active growth, reflects the time lag that can exist between the theoretical curve of plant growth on which the tabulated crop coefficients are founded, and the effective rhythm of crop development as it may be tracked by remote sensing.

4. CONCLUSION

The results of this study indicate that accurate estimates of agrometeorological variables can be obtained through empirical relations combining remote sensing data and weather observations. This empiricism certainly restrains their applicability to the test-area, but on the other hand, these relationships are easy to establish and could be readily improved by multiplying the reference stations and differentiating between various weather situations. Concerning the spectral crop coefficients and the ETM maps, their estimation must be influenced by the soil color, as they are derived from the NDVI which is sensitive to this factor (Bausch & Neale, 1987). This could be taken into account by using vegetation indices, like the PVI, which remove much of the soil effects, or by calibrating k_{cs} on several locations varying by their soil color.

Then, maps such as those presented on figures 4 and 8 should bring much benefit to regional land managers, especially if one remember the present scarcity of ground measurements on ET_0 or crop growth. These informations could help to refine the climatic zoning in a region like the Languedoc-Roussillon, where temperature and air humidity gradients are strong (Astruc *et al.*, 1982). For crop monitoring, the evaluation of real-time crop coefficients sensitive to local variations in agricultural practices or plant stresses, shows interesting perspectives to those dealing with land water management. In this respect, the close relationship found over the whole growing season between the satellite vegetation index and the leaf area index of the grapevine suggests that, in a region such as our, modelling crop growth and updating the estimates with remotely sensed data could also be possible (Wiegand *et al.*, 1986; Maas, 1988). Here again, one of the first difficulties for an operational application of remote sensing will remain the delays in the acquisition and preprocessing of the satellite data.

REFERENCES

- ASTRUC, H., JACQUINET, J.C. et HERITIER, J., 1982. Un exemple de zonage synthétique : l'Aude. Actes du Séminaire "Agrométéorologie et Vigne", 12-13 Déc.1981, Bordeaux, INRA. pp. 57-63.
- BAUSCH, W.C. and NEALE, C.M.U., 1987. Crop coefficients derived from reflected canopy radiation: a concept. *Trans. ASAE*, 30: 703-709.
- BROCHET, P. et GERBIER, N., 1974. *L'évapotranspiration: aspect agrométéorologique, évaluation pratique de l'évapotranspiration potentielle*. Météo. Nat., Monographie n°65, Paris. 95 p.
- CASELLES, V. and DELEGIDO, J., 1987. A simple model to estimate the daily value of the regional maximum evapotranspiration from satellite temperature and albedo images. *Int. J. Remote Sensing*, 8: 1151-1162.
- CARBONNEAU, A., 1976. Principes et méthodes de mesure de la surface foliaire. Essai de caractérisation des types de feuilles dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, 26: 327-343.
- DEDIEU, G., DESCHAMPS, P.Y. et KERR, Y.H., 1983. *Estimation du rayonnement solaire global au niveau du sol à l'aide des données de Météosat dans le visible*. 8ème Colloque Canadien de Télédétection, Montréal, Québec.
- DOORENBOS, J. et PRUITT, W.O., 1974. Les besoins en eau des cultures. *F.A.O., Bull. Irrig. Drainage*, 24. 198 p.
- KIMES, D.S., MARKHAM, B.L., TUCKER, C.J. and McMURTREY, J.E., 1981. Temporal relationships between spectral response and agronomic variables of a corn canopy. *Remote Sensing Environ.*, 11: 401-411.
- KRISTENSEN, K.J., 1974. Actual evapotranspiration in relation to leaf area. *Nordic Hydrol.*, 5: 173-182.
- LAGOUARDE, J.P. and KERR, Y., 1985. A calibration of the thermal NOAA-AVHRR sensor. *Proc. ISLSCP Int. Conf.*, Rome, 2-6 Dec.1985. p. 365.
- MAAS, S.J., 1988. Use of remotely-sensed information in agricultural crop growth models. *Ecol. Model.*, 41: 247-268.
- SEGUIN, B., 1975. Etude comparée des méthodes d'estimation d'ETP en climat méditerranéen du sud de la France (région d'Avignon). *Ann. Agron.*, 26: 671-691.
- WIEGAND, C.L., RICHARDSON, A.J. and NIXON, P.R., 1986. Spectral components analysis: a bridge between spectral observations and agrometeorological crop models. *IEEE Trans. Geoscience Remote Sensing*, 24: 83-89.

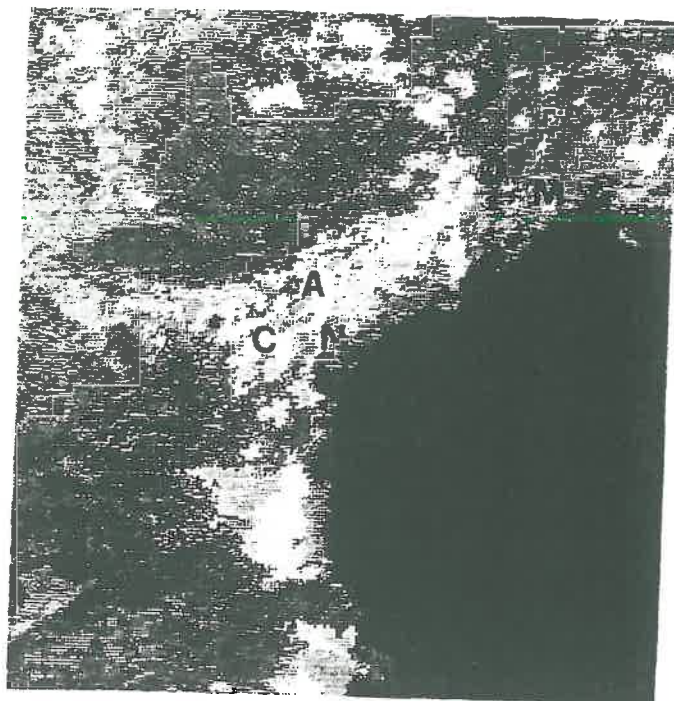


Figure 6.1. Color composite image of the working area from NOAA9 data on 18 Aug. 1985.

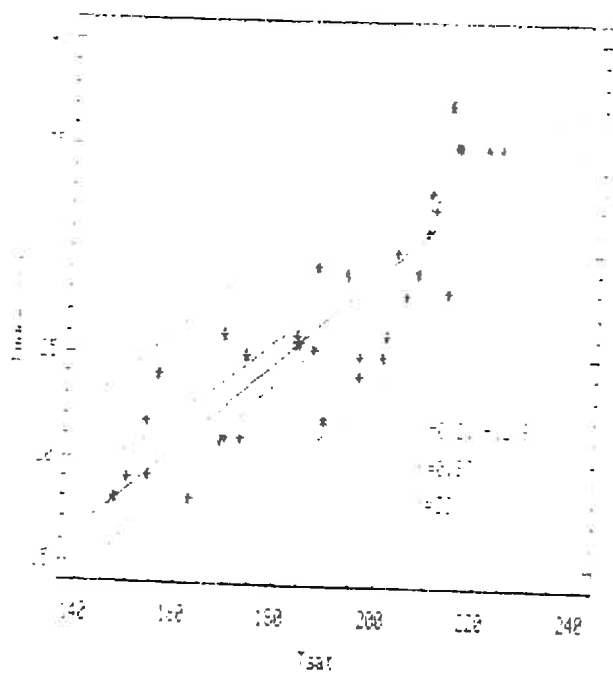


Figure 6.2. Relation between daily maximum air temperature (T_{max}) registered at C, A, N and the apparent temperature (T_{sat}) from NOAA9 on 11 dates in 1985.

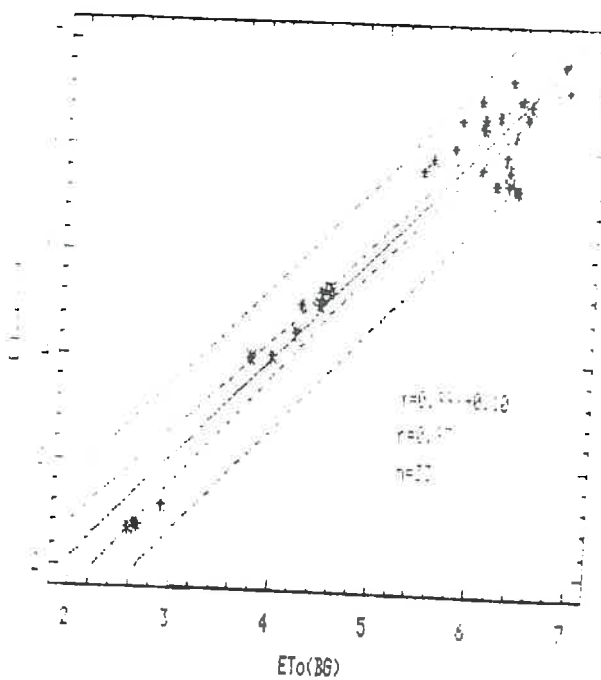


Figure 6.3. Relation between ET_0 calculated from ground measurements at C, A, N ($ET_0(BG)$) and ET_0 estimated from satellite apparent temperature ($ET_0(sat)$) on 11 dates in 1985.



Figure 6.4. Map of ET_0 (mm/d) over the study area on 18 Aug. 1985.

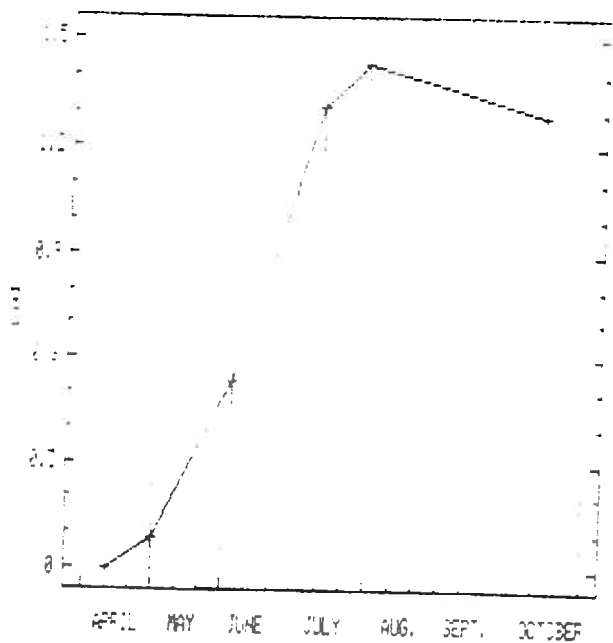


Figure 6.5. Seasonal plot of the mean leaf area index of grapevine measured during the 1985 year. Vertical bars show one standard error.

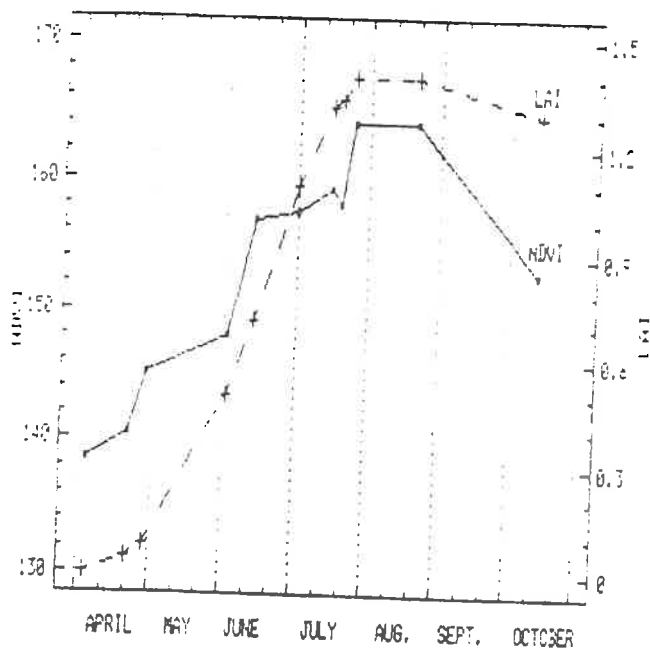


Figure 6.6. Comparison of the NDVI over the study area (triangle CAN) measured from NOAA9 during 1985 and the LAI of grapevine interpolated from fig. 6.5.

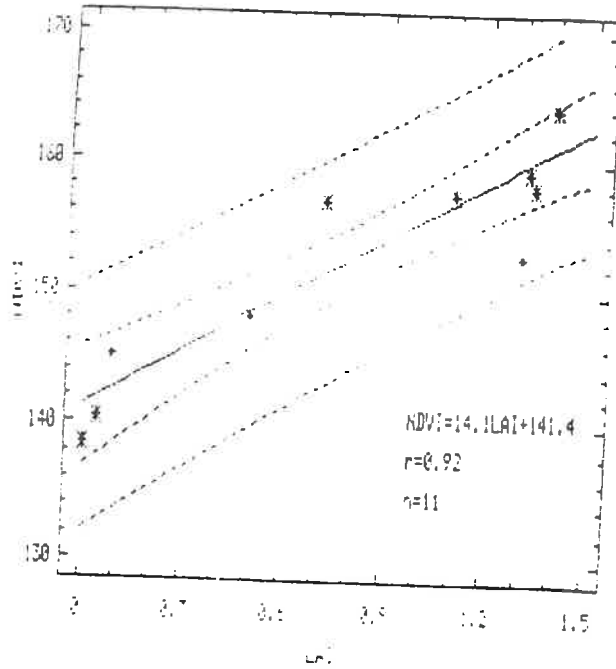


Figure 6.7. Relation between the LAI of grapevine and the NDVI over the study area measured from NOAA9 during 1985.



Figure 6.8. Map of maximum ET (mm/d) over the study area on 18 Aug. 1985.

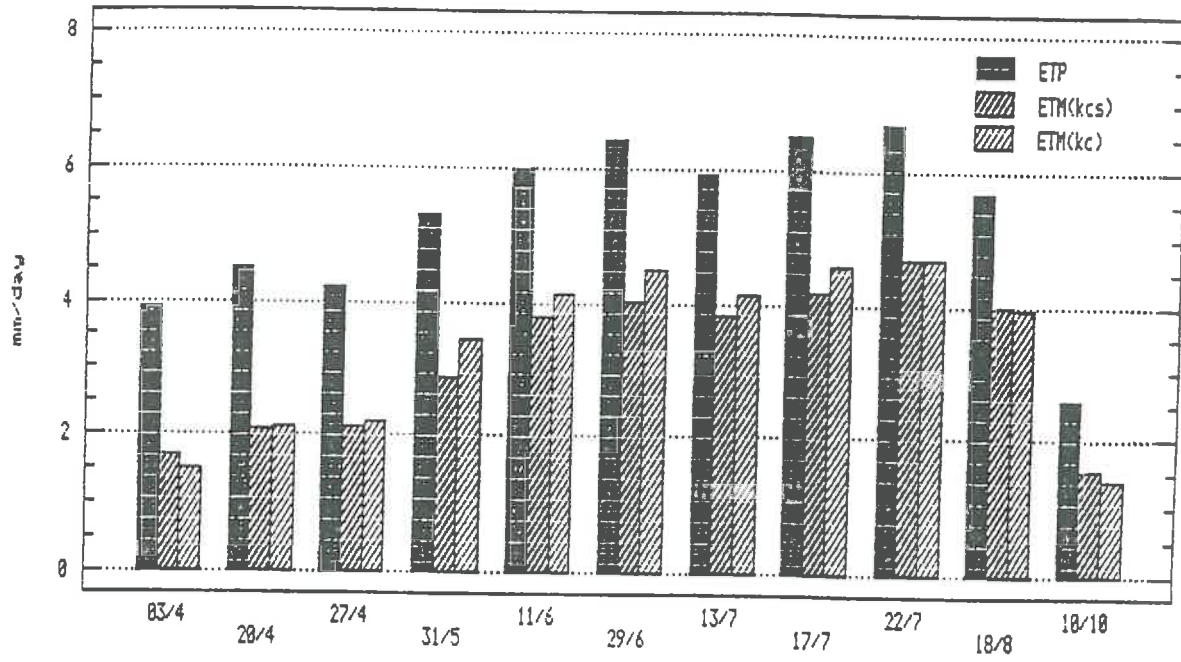


Figure 6.9. Estimates of ETM (mm/d) over the study area calculated from $ET_0(\text{sat})$, using kc or kcs.

ANNEXE 1

t.1

date	RG	Tamin	Tamax	Tamean	m	0.26(ew-e)	p	ETo(BG)	Tsat	ETo(sat)
ARGELIERS										
3 APR.	495	9.5	25.6	17.6	0.0043	2.31	0.88	4.2	184.0	4.2
20 APR.	576	5.4	20.9	13.2	0.0046	1.70	1.04	4.4	168.2	4.6
27 APR.	624	7.9	19.1	13.5	0.0049	1.42	1.02	4.5	153.4	4.7
31 MAY	626	13.2	27.9	20.6	0.0058	2.62	0.79	5.7	204.8	6.0
11 JUNE	696	14.6	25.3	20.0	0.0062	2.06	0.81	6.0	186.7	6.2
29 JUNE	667	13.1	29.0	21.1	0.0063	2.82	0.77	6.4	206.8	6.5
13 JULY	650	15.8	29.2	22.5	0.0066	2.70	0.73	6.3	187.2	5.8
17 JULY	643	17.3	32.9	25.1	0.0066	3.28	0.67	6.4	209.0	6.3
22 JULY	655	15.8	35.2	25.5	0.0064	4.00	0.66	6.8	214.3	6.6
18 AUG.	571	16.1	37.1	26.6	0.0061	4.50	0.64	6.4	209.2	5.6
10 OCT.	342	14.9	26.0	20.5	0.0036	2.11	0.79	2.9	163.9	2.5
CRUSCADES										
3 APR.	495	12.0	25.0	18.5	0.0043	2.12	0.85	3.9	173.0	4.0
20 APR.	576	5.0	21.0	13.0	0.0046	1.78	1.04	4.5	169.3	4.6
27 APR.	624	7.9	18.0	13.0	0.0049	1.29	1.04	4.4	147.1	4.5
31 MAY	626	13.0	26.0	19.5	0.0058	2.25	0.82	5.5	201.0	5.9
11 JUNE	696	14.0	25.0	19.5	0.0062	2.00	0.82	6.0	195.6	6.5
29 JUNE	667	13.0	28.0	20.5	0.0063	2.62	0.79	6.3	213.1	6.7
13 JULY	650	16.0	29.0	22.5	0.0066	2.65	0.73	6.2	193.0	5.9
17 JULY	643	19.0	32.0	25.5	0.0066	2.90	0.66	6.2	210.0	6.3
22 JULY	655	17.0	35.0	26.0	0.0064	4.00	0.65	6.8	222.9	6.8
18 AUG.	571	18.0	35.0	26.5	0.0061	3.90	0.64	6.0	218.0	5.8
10 OCT.	342	15.0	24.0	19.5	0.0036	1.74	0.82	2.7	153.9	2.4
NARBONNE										
3 APR.	495	9.0	21.0	15.0	0.0043	1.64	0.97	3.7	172.5	4.0
20 APR.	576	4.5	18.0	11.3	0.0046	1.43	1.10	4.2	162.6	4.5
27 APR.	624	9.0	19.0	14.0	0.0049	1.37	1.00	4.4	149.4	4.5
31 MAY	626	11.0	24.0	17.5	0.0058	2.01	0.88	5.4	195.9	5.8
11 JUNE	696	11.8	22.0	16.9	0.0062	1.62	0.90	5.8	189.3	6.3
29 JUNE	667	12.0	25.0	18.5	0.0063	2.12	0.85	6.0	200.3	6.3
13 JULY	650	13.0	26.0	19.5	0.0066	2.25	0.82	6.1	183.3	5.7
17 JULY	643	16.0	30.0	23.0	0.0066	2.87	0.72	6.3	202.9	6.1
22 JULY	655	15.0	31.0	23.0	0.0064	3.15	0.72	6.5	208.8	6.4
18 AUG.	571	14.0	35.0	24.5	0.0061	4.10	0.68	6.3	210.8	5.6
10 OCT.	342	13.5	21.8	17.7	0.0036	1.52	0.88	2.6	153.3	2.3

RG: global radiation measured at Montpellier ($\text{cal}/\text{cm}^2/\text{d}$) - Ta.: air temperature ($^{\circ}\text{C}$)

m, 0.26(ew-e), p: coefficients and advective term of the Brochet-Gerbier formula

ETo(BG): reference crop ET calculated by the Brochet-Gerbier formula (mm/d)

Tsat: apparent satellite temperature

ETo(sat): reference crop ET calculated from Tsat using equations 3 and 4 (mm/d).

ANNEXE 2

date	NDVI	LAI	ETo(sat)	kc	kcs	ETM(kc)	ETM(kcs)
3 APR.	139	0.0	3.9	0.39	0.44	1.7	1.5
20 APR.	140	0.04	4.5	0.47	0.46	2.1	2.1
27 APR.	145	0.08	4.2	0.52	0.51	2.1	2.2
31 MAY	148	0.50	5.3	0.65	0.54	2.9	3.4
11 JUNE	157	0.72	6.0	0.69	0.63	3.8	4.1
26 JUNE	157	1.10	6.4	0.70	0.63	4.0	4.5
13 JULY	159	1.32	5.9	0.70	0.65	3.8	4.1
17 JULY	158	1.34	6.5	0.70	0.64	4.2	4.6
22 JULY	164	1.40	6.7	0.70	0.70	4.7	4.7
18 AUG.	164	1.40	5.7	0.69	0.70	4.0	3.9
10 OCT.	153	1.30	2.6	0.53	0.59	1.5	1.4

NDVI: normalized vegetation index

LAI: leaf area index

ETo(sat): reference crop ET calculated using equations 3 and 4 (mm/d)

kc: grapevine crop coefficient (after Doorenbos & Pruitt, 1974)

kcs: spectral crop coefficient calculated using equation 6

ETM(.): maximum ET calculated using kc or kcs (mm/d)

NDVI, ETo and ETM are mean values for the whole test-area (triangle CAN, fig.1).

CONCLUSION

La problématique initiale de ce travail a été de cerner par une approche hiérarchique quelques unes des conditions indispensables à l'extrapolation du fonctionnement hydrique local vers l'échelle régionale. Cette question a récemment motivé de nombreux programmes de recherche français et internationaux (ATP-PIREN, expériences HAPPEX-MOBILHY ou FIFE). Dans le travail présenté ici, le choix du vignoble audois comme objet d'étude a permis de simplifier la démarche du changement d'échelles en assurant une continuité presque totale du système biologique (au niveau de l'espèce) depuis la feuille jusqu'à la région. D'un point de vue conceptuel, l'étude des transferts d'eau à différentes échelles spatio-temporelles a été menée en considérant l'interface sol-végétation-atmosphère sous les deux aspects par lesquels peut se définir un système (Dijkerman, 1974) : un aspect fonctionnel, qui est celui des transferts hydriques proprement dits, et un aspect morphologique, imposé par l'hétérogénéité spatiale du sol et de la végétation. Plus précisément, on a étudié la relation pouvant exister entre la contrainte hydrique (édaphique ou atmosphérique), les réponses biologiques de la vigne et les patrons de variabilité spatiale et temporelle du système sol-végétation. Ces relations se fondent sur deux principes majeurs (di Castri & Hadley, 1988) : 1. les variations du milieu constituent les fonctions de forçage des réponses biologiques; 2. ces réponses biologiques se manifestent par des structures identifiables à différentes échelles de temps et d'espace. C'est par le biais de ces structures intégratrices, et notamment de celles décelables par télédétection, que pourra se faire le passage du local au régional (Urban *et al.*, 1986).

La mise en évidence de telles structures dans le système sol-vigne a impliqué de parcourir l'ensemble de la hiérarchie associant sol et végétation, au moyen de toute une gamme de méthodes d'études allant de l'écophysiole à la télédétection, en passant par les traceurs isotopiques, l'humidimétrie neutronique, l'analyse harmonique et la géostatistique. Le principal résultat de ce travail a été de montrer que, dans le système sol-vigne étudié, la structure émergente en ce qui concerne le fonctionnement hydrique est la parcelle. L'analyse spectrale et la géostatistique démontrent en effet que c'est à ce niveau que se trouve lissée la plus grande part de l'hétérogénéité spatiale du sol (articles 3 et 4). Les articles 1 et 2, focalisés sur deux niveaux d'intégration inférieurs à la parcelle, apportent des éléments d'explication à ce phénomène : l'économie de l'eau régulée, à court terme, par l'activité diurne des stomates et, à plus long terme, par l'ajustement de l'équilibre fonctionnel racines/feuilles, permet à la vigne de tamponner et de retarder l'impact des variations spatiales des ressources en eau du sol.

Les résultats obtenus à ce niveau indiquent que ces mécanismes de contrôle des flux hydriques sont fonction de la variété viticole, et présentent une relation positive avec la sécheresse de son milieu d'origine : le carignan, cépage productif d'origine espagnole, montre une forte réactivité des stomates à l'humidité de l'air, et apparaît ainsi physiologiquement adapté à la sécheresse. A l'opposé, la syrah, cépage rhodanien, résiste à la contrainte hydrique au prix d'un ajustement morphologique (enracinement profond, surface de feuillage réduite) qui assure une conductivité hydraulique sol-feuille

satisfaisante mais, parallèlement, restreint la production de biomasse aérienne. Le comportement du merlot, cépage bordelais, paraît intermédiaire, mais les observations limitées au site alluvial ne permettent pas de juger pleinement de ses réactions face à la sécheresse.

Ces processus de contrôle du flux d'évapotranspiration par la plante, associés au fait que la vigne se présente en plantations monovariétales, équiennes, soumises chacune à un mode particulier de travail cultural, concourent alors naturellement à l'émergence de la parcelle comme unité d'intégration du système sol-vigne.

La télédétection à haute résolution offre le moyen de vérifier ce résultat. L'article 5 montre qu'au sein d'une unité morphopédologique couvrant près de 10 km², en dépit d'une certaine anisotropie vraisemblablement liée à l'orientation des dépôts alluviaux, le milieu se trouve structuré essentiellement par le parcellaire, avec une dimension caractéristique de 100-150 m environ. L'article 4 avait auparavant permis de tester la capacité de l'outil télédétection à déceler, au seul moyen de la radiométrie, des structures spatiales en relation directe avec celles des éléments concrets de la surface.

Toutefois, la vérification complète de ce résultat implique une validation sur le plan fonctionnel. C'est par l'intermédiaire de la température de surface, résultante du bilan d'énergie à l'interface sol-végétation-atmosphère, que la télédétection peut aborder le fonctionnement hydrologique. L'analyse géostatistique des données du canal thermique de Landsat-Thematic Mapper (article 5), ne révèle aucune structure spatiale particulière au-delà de 150 m de distance. Ce qui concorde avec les résultats obtenus à partir des autres bandes spectrales. En revanche, la résolution au sol du canal thermique (120m), coïncidant précisément avec la dimension apparente du parcellaire, empêche de vérifier la correspondance entre la structure spatiale, décelée dans le domaine visible ou proche-infrarouge (résolution=30m), et une structure fonctionnelle pouvant résulter du bilan hydrologique au niveau de la parcelle. De plus, l'heure de passage de ce satellite (9h30 T.U.) se prête mal à l'application du bilan d'énergie simplifié. Le satellite NOAA-AVHRR, avec un passage quotidien au voisinage du maximum de température, apparaît comme le système actuel le plus opérationnel pour l'estimation de l'évapotranspiration à l'échelle régionale (article 6). Mais sa résolution spatiale (1100m) fait également obstacle à la caractérisation du parcellaire comme unité d'intégration dans le système sol-vigne.

Dans ces conditions, il semble difficile d'envisager un couplage direct entre modélisation et télédétection pour la spatialisation et le recalage périodique des estimations d'un modèle hydrologique. A moins de pouvoir vérifier, comme cela a pu être fait pour des formations végétales spontanées, la linéarité de la température de surface enregistrée au sein de pixels composites pour une résolution spatiale de 500m (Rambal *et al*, soumis). A première vue, la plaine viticole constitue un milieu favorable à cette approche. Largement occupée par une espèce dont les capacités d'adaptation effacent une grande part de la variabilité du substrat, elle peut paraître suffisamment homogène pour permettre la définition de paramètres et de flux moyens (Seguin, 1978). Compte-tenu de la relative stabilité de l'état hydrique interne de la vigne pour diverses variétés

et conditions de milieu (article 2), on peut supposer que la température de surface du couvert végétal est, elle aussi, assez uniforme, ce qui favoriserait également une approche énergétique régionale. En réalité, la stabilité de l'état hydrique de la plante met en jeu des mécanismes qui vont modifier directement le bilan d'énergie au niveau de la parcelle : qu'il s'agisse, à court terme, de la conductance stomatique contrôlant le flux de chaleur latente ou, à plus long terme, de la surface foliaire, déterminant la rugosité aérodynamique du couvert et la proportion de sol nu. Sur un couvert incomplet tel que la vigne, la température de surface enregistrée au niveau d'un pixel va donc intégrer, en plus de la végétation, des composantes sol et structure du couvert sensibles à l'hétérogénéité inter-parcelles. Cette situation complique considérablement la paramétrisation des flux à la surface, la variabilité locale incorporée au sein du pixel empêchant l'application directe des équations fondamentales du bilan d'énergie (Becker *et al.*, 1988).

Deux types de solutions sont alors envisageables. Les premières tentent de retrouver les mesures satellitaires par une modélisation, souvent complexe, des flux élémentaires échangés par le sol et la végétation, en intégrant éventuellement des paramètres de variabilité spatiale (e.g. Wetzal & Chang, 1987). Les secondes, partant des mesures moyennées au niveau des pixels, cherchent par l'inversion des modèles locaux, à identifier de nouveaux paramètres "macroscopiques" valables à l'échelle régionale (expériences HAPEX-MOBILHY, FIFE). Notre travail, sans vouloir aborder aucune de ces deux voies, apportent des éléments qu'elles pourraient valoriser, concernant aussi bien l'organisation spatiale du système sol-végétation que la mesure de paramètres tels que conductance stomatique et surface foliaire déterminant la conductance totale du couvert.

D'un point de vue opérationnel, et compte-tenu des difficultés d'analyse des données de télédétection, l'apport des systèmes satellitaires actuels reste avant tout descriptif : les données à faible résolution spatiale permettant d'établir des zonages climatiques (rendus, il est vrai, "dynamiques" par l'utilisation de données multidates, cf Anglade, 1985), celles à haute résolution délivrant des informations sur l'occupation des terres, utilisables dans un modèle hydrologique par l'intermédiaire d'un système d'information géographique (e.g. Allewijn, 1988).

Considérant à nouveau l'ensemble du travail présenté ici, la simplification délibérée de son objet d'étude et de la démarche méthodologique retenue pour le mener à bien, suggère dès maintenant trois objectifs de recherches à approfondir.

Il conviendrait, en premier lieu, de tester le degré de généralité des résultats obtenus en cherchant à les vérifier pour des systèmes sol-végétation différents. La vigne, avec ses exceptionnelles capacités d'enracinement, et le milieu alluvial, où le drainage est essentiellement vertical, représentent certainement une situation privilégiée. La variabilité d'un milieu morphopédologique soumis, par exemple, à des transferts hydriques latéraux, ne serait peut-être pas totalement occultée par la végétation, surtout si celle-ci présente une plasticité phénotypique réduite (M. Bornand, communication personnelle). Dans le cas de plantes annuelles, Ruelle *et al.* (1986) constatent même une

accentuation de la variabilité de la production végétale en relation avec l'hétérogénéité du sol à mesure que la végétation se développe.

Le second point concerne la caractérisation du compartiment sol. Si la texture offre un moyen commode pour en décrire la variabilité spatiale, elle ne peut interpréter en terme de fonctionnement hydrique du système sol-plante. L'hypothèse de relations bi-univoques entre texture et propriétés hydrodynamiques du sol dans le secteur étudié reste donc à vérifier. La combinaison des caractéristiques de rétention de l'eau, évaluées sur les deux parcelles de la zone alluviale, avec les données granulométriques disponibles sur un transect parcourant une grande partie de cette zone (cf. Fig.1 page 6) pourrait permettre : i) de vérifier les possibilités d'estimation des propriétés hydrodynamiques du sol à partir de paramètres texturaux; ii) d'évaluer l'impact réel de l'hétérogénéité du sol sur la variabilité de la disponibilité en eau de plantes. Compte-tenu du caractère fortement non-linéaire des relations texture/rétention, les patrons de variabilité de ces deux types de propriétés peuvent différer largement. On ne peut alors écarter l'hypothèse que le lissage des variations du sol observé au niveau de la végétation ne soit que le reflet de l'indifférence de l'hydrodynamique du sol à ses paramètres de constitution dans la gamme de teneur en eau habituelle.

La troisième question, soulevée par les résultats de l'article 4, est celle du transfert de l'information à travers différents niveaux d'échelles au moyen de la télédétection. La similitude des variogrammes calculés à partir des mesures radiométriques au sol et de ceux dérivés de l'image aérienne pourrait être analysée à l'aide d'un modèle radiatif reconstituant les valeurs moyennes d'un pixel à partir des propriétés spectrales des éléments (sol, végétation, ombre) qui le composent. Un tel modèle permettrait également d'explorer la dégradation progressive des informations radiométriques à mesure que s'accroît la dimension des pixels.

Au total, la démarche transdisciplinaire imposée dans cette étude par le changements des échelles de la feuille à la région, a sans doute laissé de nombreux points dans l'ombre (et les spécialistes des différents domaines abordés n'en feront certainement pas des points de détail). Le parti pris de combiner dans une approche hiérarchique des méthodologies rarement associées (étude comparative sur le terrain, technologies avancées, méthodes statistiques nouvelles) faisait courir le risque d'une étude disparate, maîtrisant avec peine la diversité des concepts et des techniques utilisés. Il est certain que ces critiques s'appliquent, au moins en partie, au travail présenté ici. Toutefois, la démarche adoptée paraît féconde pour au moins deux raisons.

La première est qu'elle permet de dépasser le cadre étroit dans lequel se cantonnent habituellement chacune des disciplines abordées (Mooney, 1987; di Castri & Hadley, 1988). Ce faisant, elle rend la possibilité de s'interroger sur la signification des phénomènes observés (en répondant à la question: pourquoi ?), au lieu de se limiter à en rechercher l'explication (réponse au comment ?). Ce vaste débat sur les deux orientations possibles (et en fait nullement contradictoires) de la démarche scientifique (Prigogine & Stengers, 1986, Rigden, 1988) a été brillamment illustré par Lang (1987) à propos du transfert de l'eau dans un grain de raisin. La seconde raison justifiant la

démarche adoptée dans ce travail pourra sembler peu rationnelle, puisqu'elle est d'ordre esthétique. Pour Fagerström cependant, une théorie scientifique en plus d'être productive (c'est-à-dire d'engendrer des idées nouvelles et d'unifier des concepts disparates) doit être "élégante", sa beauté résultant d'un équilibre entre puissance et simplicité (Fagerström, 1987). A l'évidence, la théorie des hiérarchies répond à ses deux critères. Et même si certains y décèlent déjà des signes de rigidité (cf. Prigogine & Stengers, 1988), elle constitue un instrument irremplaçable pour débrouiller la complexité que le scientifique voit dans la Nature.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Allewijn R., 1988. Regional hydrological systems analysis using satellite data and geographical information system. Application to groundwater modelling of the Roermond area, The Netherlands. *Int. J. Remote Sensing*, 9: 1775-1785.
- Anglade I., 1985. *Analyse de l'espace agricole par interprétation d'images satellite NOAA*. Thèse 3^{ème} Cycle, Univ. Toulouse-Le Mirail. 143 p. + annexes.
- Becker F., Camillo P.J. and Choudhury B.J., 1988. Surface heat fluxes. in : Sellers P.J., Rasool S.I. and Bolle H.J. (Eds.) "Satellite Data Algorithms for Studies of the Land Surface". ISLSCP Report n°9. pp 4.1-4.30
- Di Castri F. and Hadley M., 1988. Enhancing the credibility of ecology : interacting along and across hierarchical scales. *GeoJournal*, 17: 5-35.
- Dijkerman J.C., 1974. Pedology as a science : the role of data, models and theories in the study of natural soil systems. *Geoderma*, 11: 73-93.
- Fagerström T., 1987. On theory, data and mathematics in ecology. *Oikos*, 50: 258-261.
- Lang A., 1987. The water economy of a grape from conception to consumption. Paper presented to Int. MEDECOS 5 Conf. "Time Scales and Water Stress", 15-21 Jul.1987, Montpellier, France.
- Mooney H.A., 1987. The impact of environmental stress on plant performances in mediterranean climate ecosystems : differing levels of analysis. in: Tenhunen J.D. et al. (Eds.) "Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems". NATO Deries G, 15: 661-668.
- Prigogine I. et Stengers I., 1986. *La nouvelle alliance. Métamorphose de la science*. 2^{nde} édition, Gallimard, Paris. 439 p.
- Prigogine I. et Stengers I., 1988. *Entre le temps et l'éternité*. Fayard, Paris. 222 p.
- Rambal S., Lacaze B. and Winkel T. Testing an area-weighted model for albedo or surface temperature of mixed pixels in Mediterranean woodlands. (soumis pour publication à *International Journal of Remote Sensing*).

Rigden J.S., 1986. The principles of physics are grand... let's use them. *Am J. Phys.*, 54: 971.

Ruelle P., Ben Sallah D. et Vauclin M., 1986. Méthodologie d'analyse de la variabilité spatiale d'une parcelle agronomique. Application à l'échantillonnage. *Agronomie*, 6: 529-539.

Seguin B., 1978. Modélisation des échanges d'énergie et de masse à l'interface sol-atmosphère. Problèmes posés par l'extension des modèles locaux à l'échelle régionale. in: Becker F. (Ed.) *"Evolution des Climats"*, C.R. Réunion A.S.P., Paris, 11-12 Déc.1978. 19 p.

Urban D.L., O'Neill R.V. and Shugart H.H., 1986. Linkages in hierarchical models. in: Dyer M.I. and Crossley D.A. (Eds.) *"Coupling of Ecological Studies with Remote Sensing : Potentialities at Four Biosphere Reserves in the United States"*. pp. 116-124.

Wetzel P.J. and Chang J.T., 1987. Concerning the relationship between evapotranspiration and soil moisture. *J. Climate Appl. Meteor.*, 26: 18-27.

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

Ackerson, R.C., 1980. Stomatal response of cotton to water stress and abscissic acid as affected by water stress history. *Plant Physiol.*, 65: 455-459.

Allen, T.F.H., O'Neill, R.V. and Hoekstra, T.W., 1984. *Interlevel relations in ecological research and management: some working principles from hierarchy theory*. U.S.D.A., General Techn. Report RM-110. 11p.

Allewijn, R., 1988. Regional hydrological systems analysis using satellite data and geographical information system. Application to groundwater modelling of the Roermond area, The Netherlands. *Int. J. Remote Sensing*, 9: 1775-1785.

Alvernhe, F., 1988. *Contribution à l'étude pédologique des Corbières septentrionales*. Mémoire de DEA "Sciences Agronomiques", U.S.T.L., E.N.S.A.M., Montpellier. 29p. + annexes.

Anglade I., 1985. *Analyse de l'espace agricole par interprétation d'images satellite NOAA*. Thèse 3^{ème} Cycle, Univ. Toulouse-Le Mirail. 143 p. + annexes.

Aston, M.J. and Lawlor, D.W. 1979. The relationship between transpiration, root water uptake and leaf water potential. *J. Exp. Botany* 30, 169-181.

Astruc, H., Jacquinet, J.C. et Héritier, J., 1982. Un exemple de zonage synthétique : l'Aude. Actes du Séminaire "Agrométéorologie et Vigne", 12-13 Nov.1981, Bordeaux, INRA. pp. 57-63.

Avissar, R., Avissar, P., Mahrer, Y. and Bravdo, B.A., 1985. A model to simulate response of plant stomata to environmental conditions. *Agric. For. Meteorol.*, 34: 21-29.

Bariac, T., Rambal, S., Jusserand, C. and Berger, A., 1989. Evaluating surface fluxes of field-grown alfalfa from diurnal observations of natural isotope concentrations, energy budget and ecophysiological parameters. *Agric. For. Meteorol.*, 48: 263-283.

Baumgartner, M.F., Silva, L.F., Biehl, L.L. and Stoner, E.R., 1985. Reflectance properties of soils. *Adv. Agron.*, 38: 1-44.

Bausch, W.C. and Neale, C.M.U., 1987. Crop coefficients derived from reflected canopy radiation: a concept. *Trans. ASAE*, 30: 703-709.

Becker, F., Camillo, P.J. and Choudhury, B.J., 1988. Surface heat fluxes. in : Sellers P.J., Rasool S.I. and Bolle H.J. (Eds.) "Satellite Data Algorithms for Studies of the Land Surface". ISLSCP Report n°9. pp. 4.1-4.30.

Beran, N., 1987. Der Einfluss der Temperatur und der Bodenwassergehalten auf der Blattdiffusionwiderstand der Rebe (*Vitis vinifera* L.). *Die Wein-Wissenschaft*, 6: 363-382.

von Bertalanffy, L., 1950. An outline of general systems theory. *Brit. J. Phil. Sci.*, 1: 134-165.

Blackman, P.G. and Davies, W.J., 1985. Cytokinins, abscissic acid and the control of plant water balance. *Acta Hortic.*, 171: 255-262.

Böttcher, J. and Strebel, O., 1985. Spatial variability of groundwater solute concentrations at the water table under arable land and coniferous forest. I. Methods for quantifying. II. Field data for arable land and statistical analysis. III. Field data for a coniferous forest and statistical analysis. *Z. Pflanzenernähr. Bodenk.*, 151: 185-203.

- Brochet, P. et Gerbier, N., 1974. *L'évapotranspiration: aspect agrométéorologique, évaluation pratique de l'évapotranspiration potentielle*. Météo. Nat., Monographie n°65, Paris. 95 p.
- Brockwell, P.J. and Davis, R.A., 1988. *Time series : theory and methods*. Springer Verlag, Berlin. 519 p.
- Burrough, P.A., Bregt, A.K., De Heus, M.J. and Kloosterman, E.G., 1985. Complementary use of thermal imagery and spectral analysis of soil properties and wheat yields to reveal cyclic patterns in the Flevopolders. *J. Soil Sci.*, 36: 141-152.
- Buttrose, M.S., 1966. The effect of reducing leaf-area on the growth of roots, stems and berries of Gordo grape-vines. *Vitis*, 5: 455-464.
- Byers, E. and Stephens, D.B., 1983. Statistical and stochastic analyses of hydraulic conductivity and particle-size in a fluvial sand. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 47: 1072-1081.
- Calkin, H.W. & Pearcy, R.W., 1984. Leaf conductance and transpiration, and water relations of evergreen and deciduous perennials co-occurring in a moist chaparral site. *Plant, Cell Environ.*, 7: 339-346.
- Calow, P., 1987. Towards a definition of functional ecology. *Functional Ecol.*, 1: 57-61.
- Camacho-B, S.E., Hall, A.E. and Kaufmann, M.R., 1974. Efficiency and regulation of water transport in some woody and herbaceous species. *Plant Physiol.*, 54: 169-172.
- Campbell, G.S., 1985. *Soil physics with basic. Transport models for soil-plant systems*. Elsevier, Amsterdam. 150 p.
- Canet, I., 1983. *Eléments climatologiques du Languedoc-Roussillon*. Ecole Nat. Météorol., Note N°34. 154 p. + cartes.
- Carbonneau, A., 1976 a. Principes et méthodes de mesure de la surface foliaire. Essai de caractérisation des types de feuilles dans le genre *Vitis*. *Ann. Amélior. Plantes*, 26: 327-343.
- Carbonneau, A., 1976 b. Analyse de la croissance des feuilles du sarment de vigne : estimation de sa surface foliaire par échantillonnage. *Connaiss. Vigne Vin*, 10: 141-159.
- Caselles, V. and Delegido, J., 1987. A simple model to estimate the daily value of the regional maximum evapotranspiration from satellite temperature and albedo images. *Int. J. Remote Sensing*, 8: 1151-1162.
- Chaves, M., 1981. Photosynthetic characteristics and environmental control in some grapevine cultivars. In: Margaris N.S. & Mooney H.A. (Eds.) "*Components of Productivity of Mediterranean-Climatic Regions. Basic and Applied Aspects*" W. Junk Publ., The Hague, The Netherlands. pp. 105-113.
- Chaves, M.M. and Rodrigues, M.L., 1987. Water-stress effects on CO₂ exchange in two grapevine cultivars. *Progress Photosynthesis Res.*, 4: 181-184.
- Chaves, M.M. and Rodrigues, M.L., 1987. Photosynthesis and water relations of grapevines growing in Portugal. Response to environmental factors. In: J.D. Tenhunen, F.M. Catarino, O.L. Lange and W.C. Oechel (Eds.) "*Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems*" NATO ASI Series G, 15: 379-390.
- Clark, I., 1979. *Practical geostatistics*. Appl. Sci. Publ. Ltd, London. 129 p.
- Courault, D. et Girard, M.C., 1988. Analyse des hétérogénéités intraparcellaires des sols par télédétection. *Sci. Sol*, 26: 1-12.

- Cowan, I.R., 1977. Stomatal behaviour and environment. *Adv. Bot. Res.*, 5: 117-227.
- Davies, W.J. and Sharp, R.E., 1981. The root : a sensitive detector of a reduction in water availability ? in : Kralovic J. (Ed.) "*Mechanisms of assimilate distribution and plant growth regulators*". Slovak. Soc. Agr. p.354.
- Dedieu, G., Deschamps, P.Y. et Kerr, Y.H., 1983. *Estimation du rayonnement solaire global au niveau du sol à l'aide des données de Météosat dans le visible*. 8ème Colloque Canadien de Télédétection, Montréal, Québec.
- Di Castri, F. and Hadley, M., 1988. Enhancing the credibility of ecology : interacting along and across hierarchical scales. *GeoJournal*, 17: 5-35.
- Dijkerman, J.C., 1974. Pedology as a science : the role of data, models and theories in the study of natural soil systems. *Geoderma*, 11: 73-93.
- Doorenbos, J. et Pruitt, W.O., 1974. Les besoins en eau des cultures. *F.A.O., Bull. Irrig. Drainage*, 24. 198 p.
- Downton, W.J.S., Grant, W.J.R. and Loveys, B.R., 1987. Diurnal changes in the photosynthesis of field-grown grape vines. *New Phytol.*, 105: 71-80.
- Draper, N.R. and Smith, H., 1966. *Applied regression analysis*. John Wiley & Sons, New York. 407 p.
- Düring, H., 1976. Untersuchungen zur Umweltabhängigkeit der stomatären Transpiration bei Reben. I. Beleuchtungsstärke und Luftfeuchtigkeit. *Vitis*, 15: 82-87.
- Düring, H., 1987. Stomatal responses to alterations of soil and air humidity in grapevines. *Vitis*, 26: 9-18.
- Düring, H. and Loveys, B.R., 1982. Diurnal changes in water relations and abscissic acid in field grown *Vitis vinifera* cultivars. I. Leaf water potential components and leaf conductance under humid temperate and semiarid conditions. *Vitis*, 21: 223-232.
- Fagerström T., 1987. On theory, data and mathematics in ecology. *Oikos*, 50: 258-261.
- Farquhar, G.D., Schulze, E.D. and Küppers, M., 1980. Responses to humidity by stomata of *Nicotiana glauca* L. and *Corylus avellana* L. are consistent with the optimisation of carbon dioxide uptake with respect to water loss. *Austr. J. Plant Physiol.*, 7: 315-327.
- Field, C.B., 1987. Leaf-age effects on stomatal conductance. In: E. Zeiger, G.D. Farquhar and I.R. Cowan (Eds.) "*Stomatal Function*" Stanford Univ. Press, Stanford, California, pp. 367-384.
- Font Tullat, I., 1983. *Climatología de España y Portugal*. Inst. Nac. Met., Madrid, 296 p.
- Garcia de Lujan Gil de Bernabe, A. y Gil Monreal, M., 1982. Sobre la distribución del sistema radicular de la vid. *Ann. INIA, ser. Agric.*, 20: 35-67.
- Giulivo, C. and Ramina, A., 1981. Studies on water relations of grapevines (*Vitis vinifera*). *Acta Hort.*, 119: 109-121.
- Hales, S., 1727. *Vegetable staticks*. W. and J. Innys and T. Woodward (Eds.), London. Reprinted by Macdonald and Co., London, 1961, 1969. 215 p.

- Hall, A.E. and Schulze, E.D., 1980. Stomatal response to environment and a possible interrelation between stomatal effects on transpiration and CO₂ assimilation. *Plant Cell Environ.*, 3: 467-474.
- Hardie, W.J. and Considine, J.A., 1976. Response of grapes to water deficit stress in particular stages of development. *Am. J. Enol. Vitic.*, 27: 55-61.
- Henderson-Sellers, B., 1984. A new formula for latent heat of vaporization of water as a function of temperature. *Quarterly J. R. Meteor. Soc.*, 10: 1186-1190.
- Hicks, B.B., 1973. Eddy fluxes over a vineyard. *Agric. Meteorol.*, 12: 203-215.
- Huglin, P., 1986. *Biologie et écologie de la vigne*. Payot Lausanne, Paris. 372 p.
- Jarvis, P.G., 1975. Water transfer in plants. In: De Vries D.A & Afgan N.H. (Eds.) "*Heat and Mass Transfer in the Biosphere*". Scripta Book Cie, Washington. pp.369-394.
- Jarvis, P.G., 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. R. Soc. London B.*, 273: 593-610.
- Jarvis, P.G. and McNaughton, K.G., 1986. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region. *Adv. Ecol. Res.*, 15: 1-49.
- Johnson, J.D. and Ferrell, W.K., 1983. Stomatal response to vapour pressure deficit and the effect of plant water stress. *Plant, Cell Environ.*, 6: 451-456.
- Jones, H.J., 1983. *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 323 p.
- Kachanoski, R.G. and De Jong, E., 1988. Scale dependence and the temporal persistence of spatial patterns of soil water storage. *Water Resour. Res.*, 24: 85-91.
- Kachanoski, R.G., Rolston, D.E. and De Jong, E., 1985. Spatial and spectral relationships of soil properties and microtopography. I. Density and thickness of A horizon. II. Density and thickness of B horizon. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49: 804-812, 812-816.
- Kachanovski, R.G., Rolston, D.E. and De Jong, E., 1985. Spatial variability of a cultivated soil as affected by past and present microtopography. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 49: 1082-1087.
- Katerji, N. et Daudet, F.A., 1986. Etude in situ du fonctionnement hydrique et photosynthétique d'une vigne conduite en lyre. *Agronomie*, 6: 709-716.
- Kimes, D.S., Markham, B.L., Tucker, C.J. and McMurtrey, J.E., 1981. Temporal relationships between spectral response and agronomic variables of a corn canopy. *Remote Sensing Environ.*, 11: 401-411.
- Klepper, B., 1968. Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiol.*, 43: 1931-1934.
- Kliewer, W.M., Freeman, B.M. and Hoosom, C., 1983. Effect of irrigation, crop level and potassium fertilization on Carignane vines. I. Degree of water stress and effect on growth and yield. *Am. J. Enol. Vitic.*, 34: 186-196.
- Körner, C., Scheel, J.A. and Bauer, H., 1979. Maximum leaf diffusive conductance in vascular plants. *Photosynthetica*, 13: 45-82.
- Kriedemann, P.E., 1977. Vineleaf photosynthesis. Proc. Int. Symp. "*Quality of the Vintage*". pp.67-87.

- Kriedemann, P.E. and Smart, R.E., 1971. Effects of irradiance, temperature and leaf water potential on photosynthesis of vine leaves. *Photosynthetica*, 5: 6-15.
- Kristensen, K.J., 1974. Actual evapotranspiration in relation to leaf area. *Nordic Hydrol.*, 5: 173-182.
- Krümmel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., O'Neill, R.V. and Coleman, P.R., 1987. Landscape patterns in a disturbed environment. *Oikos*, 48: 321-324.
- Lagouarde, J.P. and Kerr, Y., 1985. A calibration of the thermal NOAA-AVHRR sensor. *Proc. ISLSCP Int. Conf.*, Rome, 2-6 Dec.1985. p. 365.
- Lang A., 1987. The water economy of a grape from conception to consumption. Paper presented to Int. MEDECOS 5 Conf. "Time Scales and Water Stress", 15-21 Jul.1987, Montpellier, France.
- Lange, O.L. und Meyer, A., 1979. Mittäglicher Stomataschluss bei Aprikose (*Prunus armeniaca*) und Wein (*Vitis vinifera*) im Freiland trotz guter Bodenwasser-Versorgung. *Flora*, 168: 511-528.
- Larsen, F.E., Higgins, S.S. and Al Wir, M.E., 1989. Diurnal water relations of apple, apricot, grape, olive and peach in an arid environment (Jordan). *Scientia Hort.*, 39: 211-222.
- Legendre, P. and Fortin, M.J., 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80: 107-138.
- Leguay, M., 1986. Viticulture. *Techn. Agric.*, 6, Fasc. 2300-2301.
- Lehrsch, C.A., Whisler, F.D. and Remkens, M.J.M., 1988. Spatial variation of parameters describing soil surface roughness. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 52: 311-319.
- Liu, W.T., Wenkert, W., Allen, L.H. and Lemon, E.R., 1978. Soil-plant water relations in a New York vineyard: resistances to water movement. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 103: 226-230.
- Loehle, C., 1983. The fractal dimension and ecology. *Specul. Sci. Techn.*, 6: 131-142.
- Loveys, B.R. and Düring, H., 1984. Diurnal changes in water relations and abscissic acid in field-grown *Vitis vinifera* cultivars. II. Abscissic acid changes under semi-arid conditions. *New Phytol.*, 97: 37-47.
- Loveys, B.R. and Kriedemann, P.E., 1973. Rapid changes in abscissic-like inhibitors following alterations in vine leaf water potential. *Physiol. Plant.*, 28: 476-479.
- Lüdlow, M.M., 1980. Adaptative significance of stomatal responses to stress. In: N.C. Turner and P.J. Kramer (Eds.), "Adaptation of Plants to Water and High Temperature Stress". Wiley Interscience, pp. 123-138.
- Maas, S.J., 1988. Use of remotely-sensed information in agricultural crop growth models. *Ecol. Model.*, 41: 247-268.
- Mc Bratney, A.B. and Webster, R., 1981. Spatial dependance and classification of the soil along a transect in Northern Scotland. *Geoderma*, 26: 63-82.
- Mc Bratney, A.B. and Webster, R., 1981. Detection of ridge and furrow pattern by spectral analysis of crop yield. *Int. Stat. Rev.*, 49: 45-52.

- Meidner, H., 1983. Our understanding of plant water relations. *J. Exp. Bot.*, 34: 1606-1618.
- Meinzer, F.C., Sharifi, M.R., Nilsen, E.T. and Rundel, P.W., 1988. Effects of manipulation of water and nitrogen regime on the water relations of the desert shrub *Larrea tridentata*. *Oecol. (Berl.)*, 77: 480-486.
- Melville, M.D. and Atkinson, G., 1985. Soil colour: its measurement and its designation in models of uniform colour space. *J. Soil Sci.*, 36: 495-512.
- Mériaux, S., Rollin, H. et Rutten, P., 1974. Effets de la sécheresse sur quelques phénomènes de croissance de l'appareil végétatif de la vigne. *Connaiss. Vigne Vin*, 2: 109-128.
- Mériaux, S., Rollin, H. et Rutten, P., 1979. Effets de la sécheresse sur la vigne. I. Etudes sur Cabernet-Sauvignon. *Ann. Agron.*, 30: 553-575.
- Mériaux, S., Rollin, H. et Rutten, P., 1981. Effets de la sécheresse sur la vigne (*Vitis vinifera* L.) II. Etudes sur Grenache. *Agronomie*, 1: 375-381.
- Milne, B.T., 1988. Measuring the fractal geometry of landscapes. *Appl. Math. Computation*, 27: 67-79.
- Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. In: "The State and Movement of Water in Living Organisms". 19th Symp. Soc. Exp. Biol., pp. 205-234.
- Montenegro, G., Araya, S., Aljaro, M.E. and Avila, G., 1982. Seasonal fluctuations of vegetative growth in roots and shoots of central Chilean shrubs. *Oecol. (Berl.)*, 53: 235-237.
- Mooney H.A., 1987. The impact of environmental stress on plant performances in mediterranean climate ecosystems : differing levels of analysis. in: Tenhunen J.D. et al. (Eds.) "Plant Response to Stress. Functional Analysis in Mediterranean Ecosystems". NATO Deries G, 15: 661-668.
- Myers, B.J., 1988. Water stress integral: a link between short-term stress and long-term growth. *Tree Physiol.*, 4: 315-323.
- Natali, S., Xiloyannis, C. and Castagneto, M., 1985. Effect of soil water content on leaf water potential and stomatal resistance of grapevine (*Vitis vinifera*) grafted on different rootstocks. *Acta Hort.*, 171: 331-340.
- Nieuwenhuis, G.J.A., Smidt, E.H. and Thunnissen, H.A.M., 1985. Estimation of regional evapotranspiration of arable crops from thermal infrared images. *Int. J. Remote Sensing*, 6: 1319-1334.
- Olson, J.S., 1986. Global and regional synthesis: needs and opportunities for a hierarchy of scales of remote sensing and modeling. in: Dyer M.I. & Crossley D.A. (Eds.) "Coupling of Ecological Studies with Remote Sensing: Potentialities at Four Biosphere Reserves in the United States". pp. 9-22.
- Palmer, M.W., 1988. Fractal geometry : a tool for describing spatial patterns of plant communities. *Vegetatio*, 75: 91-102.
- Passioura, J.B., 1986. Resistance to drought and salinity : avenues of improvement. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 191-201.
- Platt, T. and Denman, K.L., 1975. Spectral analysis in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 189-210.

- Prigogine I. et Stengers I., 1986. *La nouvelle alliance. Métamorphose de la science*. 2^{nde} édition, Gallimard, Paris. 439 p.
- Prigogine I. et Stengers I., 1988. *Entre le temps et l'éternité*. Fayard, Paris. 222 p.
- Rambal, S., Lacaze, B. and Winkel, T. Testing an area-weighted model for albedo or surface temperature of mixed pixels in Mediterranean woodlands. (soumis pour publication à *International Journal of Remote Sensing*).
- Rambal, S., 1989. From daily transpiration to seasonal water balance : an optimal use of water ? (submitted for publication).
- Rambal, S., 1980. *Modélisation de l'utilisation de l'eau et de la production végétale d'une steppe à Rhantherium suaveolens Desf. de la zone aride sud tunisienne*. Thèse D.L., USTL, Montpellier, 188 p.
- Rambal, S., 1989. The differential role of mechanisms for drought resistance in plants: a simulation approach. (submitted for publication).
- Reed, K.L., Hamerly, E.R., Dinger, B.E. and Jarvis, P.G., 1976. An analytical model for field measurement of photosynthesis. *J. Appl. Ecol.*, 13: 925-942.
- Rey, P., 1957. Le déterminisme écologique de la répartition des plantes méditerranéennes en Aquitaine. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 92: 131-156.
- Rigden J.S., 1986. The principles of physics are grand... let's use them. *Am J. Phys.*, 54: 971.
- Riou, C., Pieri, P. et Valancogne, C., 1987. Variation de la vitesse du vent à l'intérieur et au-dessus d'une vigne. *Agric. For. Meteorol.*, 39: 143-154.
- Rives, M., 1975. Les origines de la vigne. *La Recherche*, 6: 120-129.
- Rogers, W.S. and Head, G.C., 1969. Factors affecting the distribution and growth of roots of perennial woody species. In: Whittington W.D. (Ed.) "*Root Growth*". Butterworths, London. pp.280-295.
- Rowe, J.S., 1961. The level-of-integration concept and ecology. *Ecology*, 42: 420-427.
- Ruelle, P., ben Sallah, D. et Vauclin, M., 1986. Méthodologie d'analyse de la variabilité spatiale d'une parcelle agronomique. Application à l'échantillonnage. *Agronomie*, 6: 529-539.
- Salleo, S. and Lo Gullo, M.A., 1985. Hydraulic architecture of plants in the Mediterranean environment. *Annali di Botanica*, 43: 257-274.
- Salleo, S., Lo Gullo, M.A. and Oliveri, F., 1985. Hydraulic parameters measured in 1-year old twigs of some Mediterranean species with diffuse-porous wood: changes in hydraulic conductivity and their possible functional significance. *J. Exp. Bot.*, 36: 1-11.
- Schulze, E.D. 1986. Whole-plant responses to drought. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 127-141.
- Schulze, E.D., 1986. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 37: 247-274.
- Schulze, E.D. and Küppers, M., 1979. Short-term and long-term effects of plant water deficits on stomatal response to humidity in *Corylus avellana L.*. *Planta*, 146: 319-326.

- Schulze, E.D., Robichaux, R.H., Grace, J., Rundel, P.W. and Ehlenringer, R., 1987. Plant water balance. *BioScience*, 37: 30-37.
- Schultz, H.R. and Matthews, M.A., 1988 a. Vegetative growth distribution during water deficits in *Vitis vinifera* L. *Aust. J. Plant Physiol.*, 15: 641-656.
- Schultz, H.R. and Matthews, M.A., 1988 b. Resistance to water transport in shoots of *Vitis vinifera* L. Relation to growth at low water potential. *Plant Physiol.*, 88: 718-724.
- Seguin, B., 1975. Etude comparée des méthodes d'estimation d'ETP en climat méditerranéen du sud de la France (région d'Avignon). *Ann. Agron.*, 26: 671-691.
- Seguin, B., 1978. Modélisation des échanges d'énergie et de masse à l'interface sol-atmosphère. Problèmes posés par l'extension des modèles locaux à l'échelle régionale. in : Becker F. (Ed.) "Evolution des Climats", C.R. Réunion A.S.P., 11-12 Déc.1978, Paris. 19 p.
- Seguin, B. and Itier, B., 1983. Using midday surface temperature to estimate daily evaporation from satellite thermal IR data. *Int. J. Remote Sensing*, 4: 371-383.
- Seguin, G., 1981. Alimentation en eau de la vigne dans les grands crus classés du Médoc. *Progr. Agric. Vitic.*, 98: 460-467.
- Serra, J., 1968. Les structures gigognes: morphologie mathématique et interprétation métallogénique. *Mineral. Deposita (Berl.)*, 3: 135-154.
- Sheriff, D.W., 1979. Stomatal aperture and the sensing of the environment by guard cells. *Plant, Cell Environ.*, 2: 15-22.
- Smart, R.E., 1974. Aspects of water relations of the grapevine (*Vitis vinifera*). *Amer J. Enol. Vitic.*, 25: 84-91.
- Sperry, J.S., Holbrook, N.M., Zimmermann, M.H. and Tyree, M.T., 1987. Spring filling of xylem vessels in wild grapevine. *Plant Physiol.*, 83: 414-417.
- Squire, G.R. and Black, C.R., 1981. Stomatal behaviour in the field. In: P.G. Jarvis and T.A. Mansfield (Eds.) "Stomatal Physiology". Cambridge Univ. Press, London, pp.223-245.
- Stalfelt, M.G., 1962. The effect of temperature on opening of the stomatal cells. *Physiol. Plant.*, 15: 772-779.
- Tenhunen, J.D., Reynolds, J.F., Lange, O.L., Dougherty, R.L., Harley, .C., Kümmerow, J. and Rambal, S., 1989. QUINTA: a physiologically-based growth simulator for drought adapted woody plant species. In: Pereira J.S. & Landsberg J.J. (Eds.) "Biomass Production by Fast-Growing Trees". Kluwer Acad. Press. pp.135-168.
- Thom, A.S., 1975. Momentum, mass and heat exchange of plant communities. In: J.L. Monteith (Ed.) "Vegetation and the Atmosphere". Academic Press, London, pp. 57-109.
- Thomas, J.C., Brown, K.W. and Jordan, W.R., 1976. Stomatal response to leaf water potential as affected by preconditioning water stress in the field. *Agron. J.*, 68: 706
- Trangmar, B.B., Yost, R.S. and Uehara, G., 1985. Application of geostatistics to spatial studies of soil properties. *Adv. Agron.*, 38: 45-94.
- Trangmar, B.B., Yost, R.S., Wade, M.K., Uehara, G. and Sudjadi, M., 1987. Spatial variation of soil properties and rice yield on recently cleared land. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 51: 668-674.
- Turner, N.C., 1986a. Crop water deficits: a decade of progress. *Adv. Agron.*, 39: 1-51.

- Turner, N.C., 1986b. Adaptation to water deficits: a changing perspective. *Aust. J. Plant Physiol.*, 13: 175-190.
- Urban D.L., O'Neill R.V. and Shugart H.H., 1986. Linkages in hierarchical models. in: Dyer M.I. and Crossley D.A. (Eds.) "*Coupling of Ecological Studies with Remote Sensing : Potentialities at Four Biosphere Reserves in the United States*". pp. 116-124.
- Van Bavel, C.H.M., Newman, J.E. and Hilgeman, R.H., 1967. Climate and estimated water use by an orange orchard. *Agric. Meteorol.*, 4: 27-37.
- Warrick, A.W. and Gardner, W.R., 1983. Crop yield as affected by spatial variability of soil and irrigation. *Water Resour. Res.*, 19: 181-186.
- Webb, R.A., 1972. Use of the boundary line in the analysis of biological data. *J. Hort. Sci.*, 47: 309-319.
- Webster, R., 1977. Spectral analysis of gilgai soil. *Aust. J. Soil Res.*, 15: 191-204.
- Wetzel, P.J. and Chang, J.T., 1987. Concerning the relationship between evapotranspiration and soil moisture. *J. Climate Appl. Meteor.*, 26: 18-27.
- Whitehead, D., Jarvis, P.G. and Waring, R.H., 1984. Stomatal conductance, transpiration, and resistance to water uptake in a *Pinus sylvestris* spacing experiment. *Can. J. Forest Res.*, 14: 692-700.
- Whitehead, D., Okali, D.U.U. and Fasehun, F.E., 1981. Stomatal response to environmental variables in two tropical forest species during the dry season in Nigeria. *J. Appl. Ecol.*, 18: 571-587.
- Wiegand, C.L., Richardson, A.J. and Nixon, P.R., 1986. Spectral components analysis: a bridge between spectral observations and agrometeorological crop models. *IEEE Trans. Geoscience Remote Sensing*, 24: 83-89.
- Williams, R.D., Ahuja, L.R., Naney, J.W., Ross, J.D. and Barnes, B.B., 1987. Spatial trends and variability of soil properties and crop yield in a small watershed. *Trans. ASAE*, 30: 1653-1660.
- Williams, W.E., 1983. Optimal water-use efficiency in a California shrub. *Plant, Cell Environ.*, 6: 145-151.
- Willmer, C.M., 1988. Stomatal sensing of the environment. *Biol. J. Linnean Soc.*, 34: 205-217.
- Winkel, T. and Rambal, S., 1989. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under Mediterranean environment. (accepté pour publication dans *Agricultural and Forest Meteorology*).
- Winkler, A.J., Cook, J.A., Kliewer, W.M. and Lider, L.A., 1974. *General viticulture*. Univ. California Press, Berkeley, California. 710 p.
- Woodcock, C.E., Strahler, A.H. and Jupp, D.L.B., 1988. The use of variograms in remote sensing. I. Scene models and simulated images. II. Real digital images. *Remote Sensing Environ.*, 25: 323-348, 349-379.
- Zeiger, E., 1983. The biology of stomatal guard cells. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 34: 441-475.