DK555404

CD_RP 17549

CIRAD

Formation ECOBIO

Révision : 11/2008

Caractérisation de l'état physiologique de la plante

Utilisation des outils écophysiologiques

D.FABRE
CIRAD-Bios / UPR AIVA
Email : denis.fabre@cirad.fr
http://www.cirad.fr/ur/modelisation_integrative

CIRAD-DIST
Unité bibliothèque
Lavalette

CIRAD
0000105370

- Mesure de la fluorescence chlorophyllienne.....p1
- Echanges gazeux/respiration - Système ouvert / fermé (LI-COR 6200/6400).....p11
- Taux de chlorophylle (Chlorophyll meter) .....p 23 INN (indice de nutrition azoté)
- Structure du couvert, distribution du feuillage (LAI 2000).....p31
- Interception du rayonnement par le couvert (Picqhélios).....p37
- Potentiel hydrique foliaire (Bombe de Schölander/RWC).....p39
- Température de surface d'un couvert (Radiothermomètre).....p53
- Potentiel Osmotique (Micro-osmomètre automatique).....p58
- Suivi de la solution de sol et du potentiel hydrique du sol (Tensionic).....p63
- Les méthodes de mesures de la teneur en eau des sols.....p67
- Surface foliaire (Planimètre laser).....p75
- Histogrammes de poids de grains, outil de diagnostic.....p77
- Utilisation des isotopes stables en écophysiologie végétale.....p82
- Acquisition des données sur le terrain (Centrales d'acquisitions).....p86
- Les capteurs de rayonnements.....p88
- La mesure hydrologique.....p92
- L'eau dans le système sol-plante-atmosphère. Point de flétrissement.....p110
- Les médiateurs moléculaires du développement.....p119

- 9 FEV. 2010

Mesure de fluorescence de la chlorophylle

Objectif :

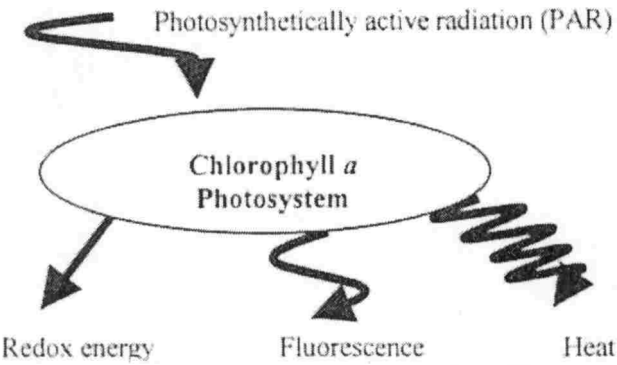
- Lorsqu'une plante subit un stress, la photosynthèse est perturbée. Or toutes les voies de désexcitation sont interdépendantes : si l'émission d'électrons est perturbée, la chaîne de transport détériorée, la dissipation d'énergie (chaleur ou fluorescence) augmente. L'intensité de la fluorescence est donc directement liée par une relation inverse au rendement photochimique.

- Il est donc permis de considérer la fluorimétrie comme un indicateur précis de l'état de la première phase de la photosynthèse, à savoir le piégeage de la lumière, le transport de l'énergie d'excitation au niveau des chlorophylles et l'émission d'électrons par le PSII.

- Ces réactions étant sensibles aux conditions environnementales (stress nutritionnel), la moindre perturbation sera détectée par la fluorimétrie.

Principe :

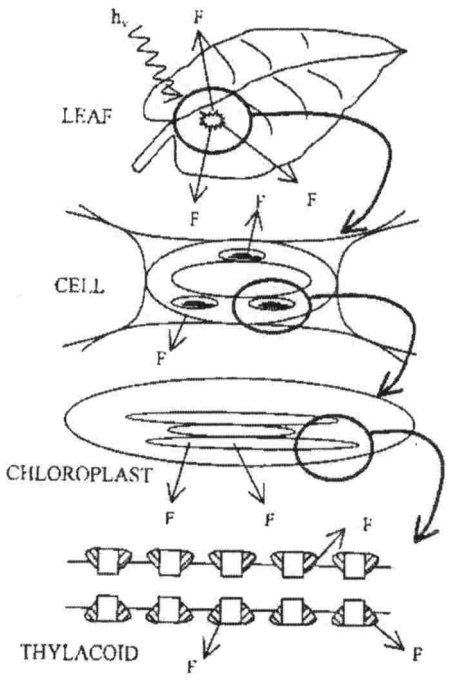
Le résultat premier de la photosynthèse dans tous les tissus verts végétaux, consiste en l'absorption de la lumière par les molécules de chlorophylle. Même si la majeure partie de cette énergie lumineuse (~85%) est utilisée à l'intérieur du processus photosynthétique, une certaine quantité d'énergie d'excitation est perdue en fluorescence (3 à 5%, émission de lumière). C'est la mesure de cette fluorescence qui donne une indication de l'état physiologique de ce tissus végétal. Lorsque la plante est dans un environnement non contraignant (bonne alimentation minérale et hydrique, température et ensoleillement adaptés), le



fonctionnement de son photosystème est optimal, l'énergie lumineuse est pleinement utilisée.
A l'inverse, si la plante subit une contrainte, « l'usine de production » ne peut fonctionner à plein régime, une partie de l'énergie reçue ne peut-être transformée et elle sera restituée sous forme de fluorescence. Cela implique que la photosynthèse est moins productive et cela est relié normalement à un stress.

La fluorescence provient dans la majorité des cas, de la molécule de chlorophylle a, (qui absorbe à 680 nm) associé au photosystème II. (Krause and Weis, 1984).
Sa longueur d'onde est toujours plus grande que celle de la lumière absorbée par les feuilles.

Origine de l'émission de fluorescence



L'émission de fluorescence peut donc être détectée et mesurée avec un photomultiplicateur ou avec une diode photosensible à la lumière de longueur d'onde 690 nm (rouge..)
Dans tous les systèmes de mesures de la fluorescence, le signal de fluorescence émis par la plante doit être efficacement séparé des signaux provenant de la lumière d'excitation. (utilisation de filtres)

La Mesure :

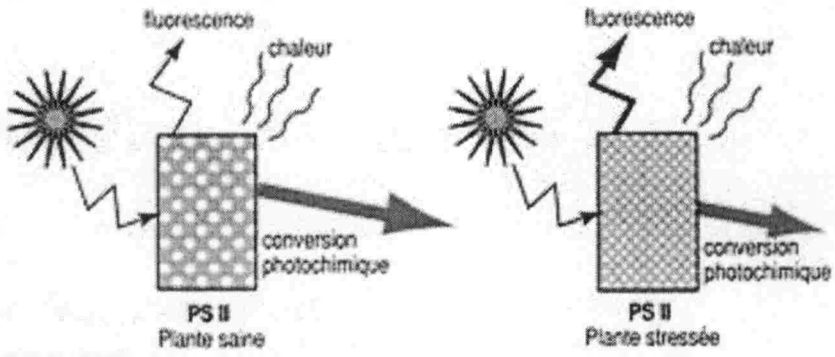
Elle nécessite deux étapes :

- Une surface foliaire test est placée à l'obscurité durant 30 minutes : sur un plan physiologique, cette opération supprime le moteur énergétique de la photosynthèse (les photons) et vide la chaîne de transfert d'électrons.
  Les centres réactionnels sont alors totalement disponibles.

- Un flash lumineux est envoyé sur la surface test. Les accepteurs d'électrons du PSII sont saturés. L'énergie lumineuse excédant les possibilités de collecte du PSII est alors réémise sous forme de fluorescence, selon une cinétique particulière. Ensuite, la chaîne de transfert d'électrons s'enclenche et atteint un régime stationnaire.

L'intensité de la fluorescence monte rapidement d'une valeur initiale F0 vers une valeur maximale (Fm) en moins d'une seconde.

Au cours de cette phase, le fluorimètre digitalise les mesures toutes les 10 µsec. Le tracé de la courbe montre des différences sensibles entre les plantes saines et les plantes stressées



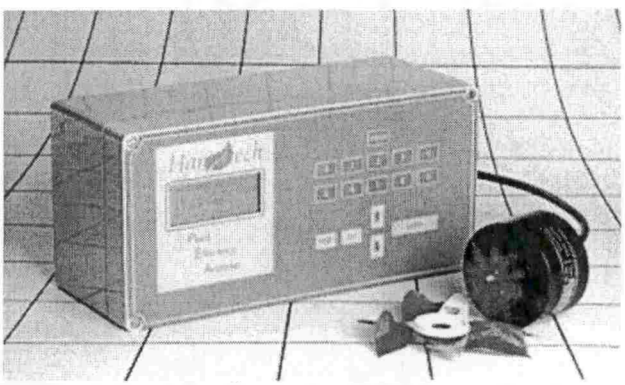
Deux types d'informations peuvent être tirés de ces courbes :

- Le rendement quantique [(Fm-F0)/Fm] traduit l'efficacité du PSII pour utiliser la lumière pour la conversion photochimique. Sa valeur est d'environ 0.8 chez une plante saine, et diminue en cas de stress.
- La nature du stress

Mesure avec le PEA : (fluorimètre à lumière continue)

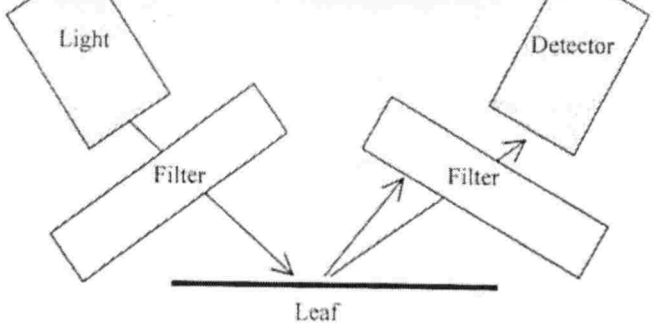
Pour produire la fluorescence la feuille doit être illuminé avec une radiation photosynthétique active. Le PEA comprend une tête d'analyse qui regroupe à la fois la source d'illumination et le capteur.
Une rangée de 6 LED brillante de forte intensité sont focalisée sur la portion de feuille exposée (4mm de diamètre).

Plant efficiency analyser (PEA)

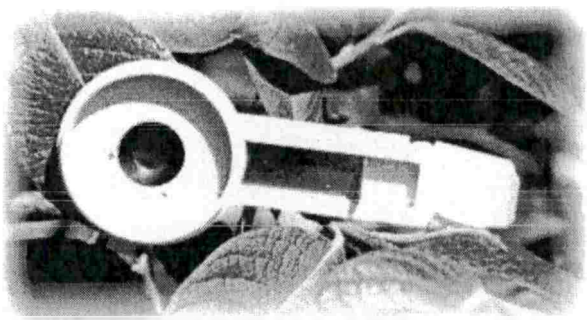


Elles produisent une lumière intense de 3000µmole.m^2.s^{-1} et de longueur d'onde 650 nm. La montée de l'intensité lumineuse est quasi instantané (µs), la chaleur produite est négligeable.

Le détecteur est constitué d'une photodiode associé à un amplificateur. Il possède un filtre laissant passer les longueurs d'ondes plus élevées de la



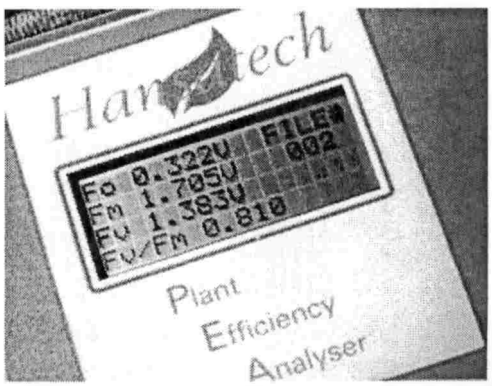
fluorescence et qui stoppe les longueurs d'ondes inférieures réfléchies provenant de la LED.
La mesure de la fluorescence avec le PEA nécessite de disposer au préalable des clips sur le feuillage, (sorte de pince en plastique blanc), muni d'un orifice de mesure au centre qui est obstrué, et sera ouvert lors de la prise de mesure après la jonction avec la tête d'analyse. Cela a pour but d'oxyder les centres réactionnels du photosystème II (pour qu'ils restent « ouverts »). Une période



de 30 mn avant la mesure est suffisante. Une série de tests préalables pour déterminer le temps nécessaire ainsi que le niveau d'intensité lumineuse est recommandé.

A la fois l'échantillon de feuille et le système de détection doivent être protégé de la lumière ambiante car le PEA ne peut distinguer entre la fluorescence et tout autre lumière qui atteindrait le détecteur.
La mesure en elle même est relativement rapide (quelques secondes).
Les études sur la fluorescence ont été concentrées sur la réponse de la fluorescence lorsque la feuille est soudainement éclairée. Le but est de réduire la totalité des accepteurs par un flash saturant.
Lorsque nous éclairons avec une lumière très forte, il y a aura augmentation de F jusqu'à un maximum appelé F_{max}.

Après avoir exposé la portion de feuille au flash saturant (1s), l'appareil fournit alors une série de paramètres sur l'émission de fluorescence : F_0, F_{max}, F_v, F_v/F_{max}.



Les mesures de fluorescence ne sont pas absolues. La fluorescence émise dépend de l'intensité lumineuse. Il est important que les mesures soient faites dans des circonstances identiques pour être comparées. On se sert généralement de rapports de valeurs pour effectuer des comparaisons.
⇒ Quand la plante est illuminée de façon atténuée, quelques µmoles, (juste avant la montée en puissance des LED, ou flash), les feuilles vont émettre de la lumière fluorescente de façon constante. Cette variable est F_0, ce qui signifie le niveau normal de fluorescence sans stress. A ce niveau on suppose que les centres réactionnels sont toujours ouverts.
F_0 est affecté par les stress environnementaux. Par exemple, des dommages thermiques sur le PSII, sont caractérisés par une augmentation de sa valeur. Mais un dommage dû au froid sur les thylakoïdes n'affecte pas sa valeur.
Une augmentation de F_0 est caractéristique d'une destruction du photosystème II, donc, une augmentation de la fluorescence.

On définit par la suite : $F_v = F_{max} - F_0$

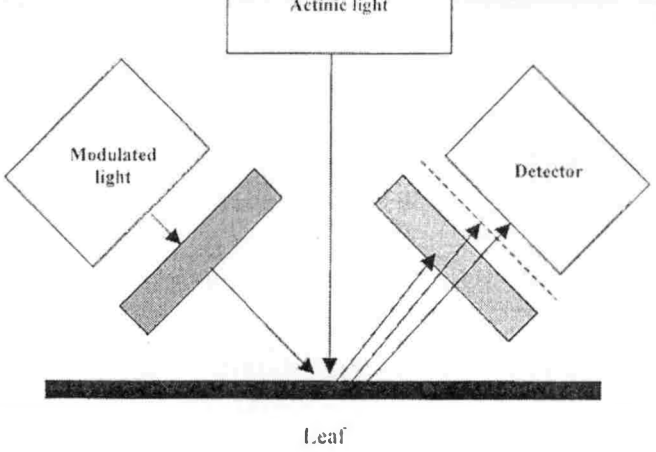
Lorsque soumise à un stress :
F_v/F_{max} (plante stressée) < F_v/F_{max} (plante non stressée), parce que le F_0 de la plante augmente.
Normalement cette valeur est de 0.832 +/- 0.004 (Krause and Weis, 1991). Une baisse de cette valeur est un bon indicateur de stress (sécheresse, froid, salinité...). Elle représente l'efficience photochimique du PSII à l'obscurité.

F_{max}/F_0 : Ce paramètre dépend du potentiel hydrique foliaire. En condition de sécheresse, il peut descendre à 1. Si le manque d'eau est sévère, il n'y aura pas de F_v. La valeur normale de ce rapport est d'environ 3.

Mesure avec un fluorimètre à lumière modulé :

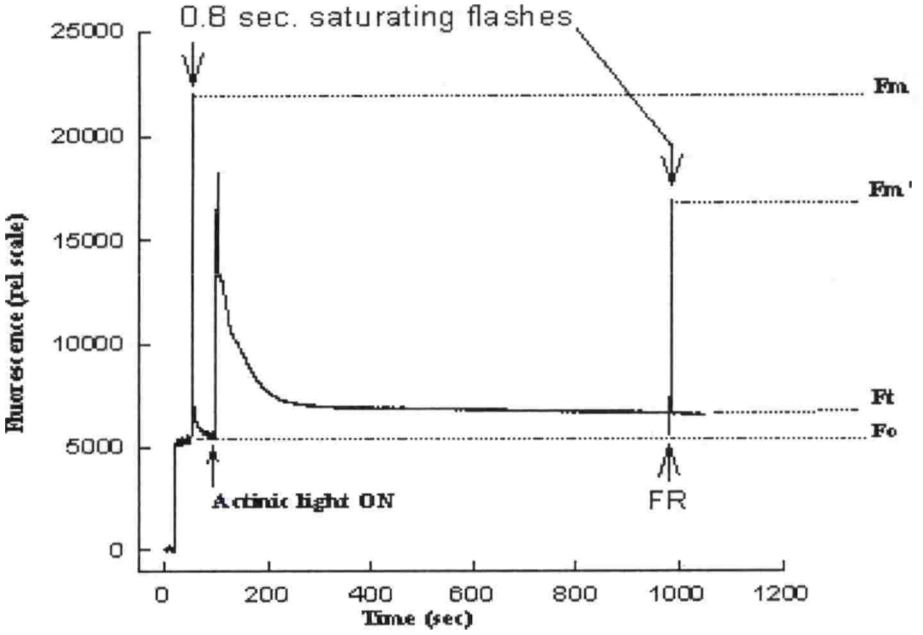
Dans les fluorimètres conventionnels, de type « continuous fluorescence », comme le PEA, la lumière d'excitation sert en même temps de lumière actinique conduisant les réactions photosynthétiques. Cela peut conduire parfois à de mauvaises estimation de F_0 et F_{max} . Lors de la mesure, l'échantillon doit être placé à l'obscurité pour éviter les phénomènes d'interférences avec la lumière ambiante (car son spectre inclue les longueurs d'ondes de la fluorescence émise...).

- 9 FEV. 2010



Il existe d'autres appareils de fluorescence de type « pulse-modulated fluorescence », permettant des mesures à la lumière du jour. Ils utilisent une lumière modulée, induisant une fluorescence modulée qui est amplifiée et identifiée.
Ces appareils sont capables de mesurer la fluorescence en pleine lumière du jour sans être perturbé par des changements de la lumière actinique non filtré.
Les mesures sont ainsi plus complètes : Efficience du PS2 sous lumière ambiante, mesure des coefficients du quenching photochimique et non photochimique, en plus des paramètres classiques.

Exemple d'enregistrement de fluorimètre modulé :



L'exemple ci-dessus montre le résultat d'une mesure faite sur une feuille intacte. La partie de feuille analysé a été mise à l'obscurité pendant 20 mn.
Après éclairage de la lumière modulé de faible intensité (quelques μmoles) le niveau de fluorescence indique le niveau de base F_0. Celui-ci est suivi d'un flash saturant qui fait augmenter le niveau de fluorescence jusqu' à une valeur maximum, F_m. Dans ces conditions, QA, le premier accepteur d'électron du PSII est complètement réduit. Cela permet la détermination du maximum d'efficience quantique du PSII donné par le rapport : F_v/F_{max} (proche de 0.8 en condition normale, indépendamment de l'espèce étudié). Une valeur inférieure indique qu'une proportion des centres réactionnels du PSII sont endommagés, phénomène appelé photoinhibition, observé dans le cas de plantes stressés.

Après l'application de cette lumière saturante, la fluorescence redescend lentement vers F_0. (re-oxydation des centres réactionnels). Au niveau F_0 la lumière actinique est additionné (lumière du jour, en enlevant un obturateur), d'une intensité suffisante pour permettre la production de CO_2 et la réduction. Cela est suivi d'une série de flash saturant (environ toutes les 10s), qui vont permettrent la mesure à la fois du quenching photochimique et non-photochimique.
Le premier flash en présence de lumière actinique aboutit à un pic inférieur à celui observé dans l'obscurité (F_{max}), jusqu'à atteindre un état stationnaire $F_{m'}$ au bout de quelques minutes, autrement dit en condition de photoinhibition. (explication de la baisse de fluorescence en annexe.)
$F_{m'}$ représente la fluorescence maximum à l'état stationnaire. On notera aussi un niveau de base stabilisé sous lumière actinique (F_t).

Au niveau $F_{m'}$, QA est à nouveau réduit. La différence entre $F_{m'}$ et F_t représente la partie photochimique du quenching de fluorescence.
Aussi, la différence entre F_m et $F_{m'}$ représente le quenching de fluorescence due à la dissipation de chaleur. (quenching non-photochimique)

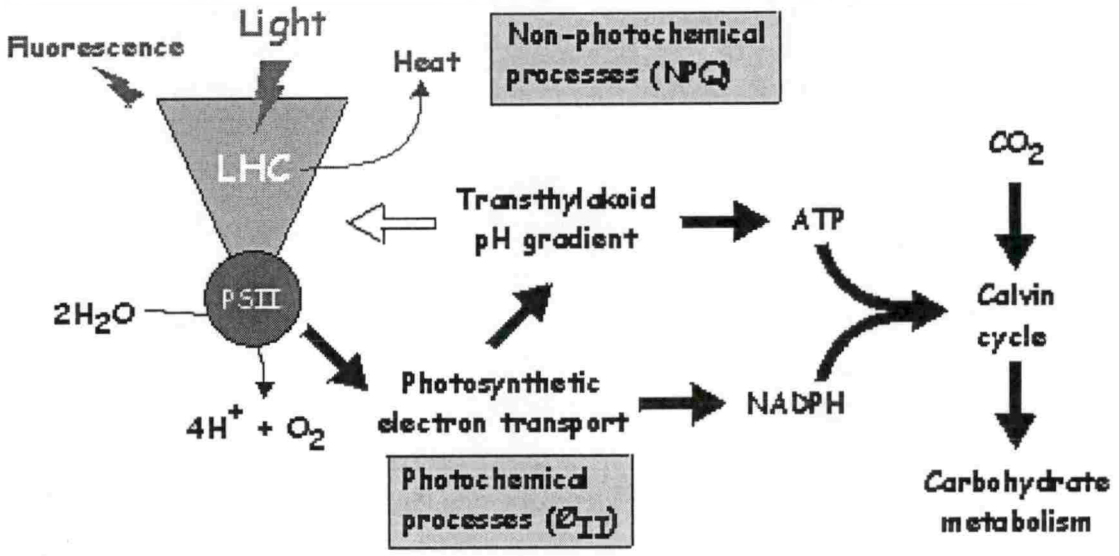
De ces donnés, on en tire deux paramètres :
- Le quenching photochimique : $Qp = (Fm'-Ft)/(Fm'-F_0)$
reflétant l'état rédox de QA. (quantité de centres ouverts)

- Le quenching non-photochimique : $Qnp = (Fm-Fm')/(Fm- F_0)$
reflétant la dissipation d'énergie sous forme de chaleur.

L'efficience photochimique du PSII à la lumière est donné par la relation : $(Fm'-Ft)/Fm'$. Ce rapport représente la proportion de l'énergie lumineuse absorbée par le PSII qui sera utilisé dans les processus photosynthétiques .
Il représente l'équilibre plastoquinones réduites/plastoquinones oxydées
(Havaux, 1992)

Comme pour les paramètres précédents, l'efficience est déterminé durant la phase stationnaire. C'est un très bon indicateur de l'état du flux d'électrons.

La mesure de la dissipation d 'énergie non-photochimique est donné par le terme :
$NPQ = (Fm - Fm') / Fm'$



Utilisation :

Cette technique peut permettre d'évaluer certains stress à travers le fonctionnement du photosystème, comme :

- La photo-inhibition (Krause and Somersalo, 1989 ; Koroleva et al., 1994)
- Le dommage causé par le froid, la haute température (Strasser et al., 2000)
- Les stress hydriques, stress atmosphérique, déficience en nutriment
- Les dommages causés par les herbicides (Lichtenthaler and Rinderle, 1988)
- La fluorescence modulée peut-être couplé avec d'autre technique comme les IRGA.

L'intérêt de cette technique est qu'elle préserve l'intégrité de la plante, qui n'a pas à subir un stress supplémentaire. (Méthode non destructive). De plus, les dommages cellulaires peuvent être détectés souvent avant les symptômes visibles.

Références :

* Bolhar-Nordenkampf, H.R ; Long,S.P. and al, 1989, Chlorophyll fluorecence as a probe of the photosynthetic competence of leaves in the field : a review of current instrumentation. *Functionnal Ecology*, vol.3, No.4, pp. 497-514.

* Krause,G.H. ; Weis,E. , 1984, Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology. Interpretation of fluorescence signals. *Photosynthetic Research*, vol.5, No.2, pp. 139-157.

* Krause,G.H. ; Weis,E. , 1991, Chlorophyll fluorescence and photosynthesis : the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, vol.42, pp. 313-349

* Strasser r.j., Srivastava A. « The fluorescent Transient as a tool to characterize and screen photosynthetic samples ». In probing photosynthesis Mechanisms, Regulation and Adaptation. M. Yunus, U. Pathre. London : Taylor and Francis, 2000

Annexe :

Le déclin de fluorescence des feuilles par le quenching non – photochimique :

Après une brusque transition obscurité-lumière, le rendement de fluorescence du PSII évolue progressivement d'un niveau noté F0 vers un niveau maximum Fm. Ce phénomène d'induction de fluorescence connu sous le nom d'effet Kautsky reflète la réduction de l'accepteur QA. Pendant cette phase, le rendement photochimique est inversement proportionnel au rendement de fluorescence.
Lorsque QA est oxydé, celui-ci peut accepter l'électron produit par la réaction photochimique primaire, le centre réactionnel est dit « ouvert ». Dans le cas contraire, le centre est « fermé » et la désexcitation des pigments par fluorescence est favorisé.

Cependant, si l'illumination de poursuit, une baisse significative du rendement de fluorescence (ou quenching) apparaît après quelques minutes et le niveau de fluorescence se stabilise, après quelques oscillations plus ou moins prononcées, à un niveau Ft (noté aussi Fs) proche du niveau F0 initial au bout de plusieurs minutes. La réoxydation de QA est responsable pour une part de cette baisse du rendement. Cependant, il a été montré que cette baisse est aussi induite par des mécanismes qui ne sont pas liés directement à l'état rédox de QA, dont les principaux sont :

- Le quenching dit « énergétique » (qE), lié au développement du gradient de pH intrathylacoïdal) (Krause, 1982)
- Le quenching qT lié à la transition d'état « état I – état II » contrôlé par la phosphorylation du LHC (Bennet et al, 1980)
- La photo-inhibition (qI), quenching lentemnt réversible lié à une destruction de l'appareil photosynthétique (Baker, 1987)

Ces baisses du rendement de la fluorescence sont désignées par le terme « quenching non photochimique », par opposition à l'atténuation de la fluorescence contrôlée par l'état rédox de QA appelée « quenching photochimique ».
Parmis ces phénomènes, le quenching énergétique qE entraîne une diminution de la fluorescence variable Fv (différence entre Fm et F0 où les centres sont respectivement fermés et ouverts) qui peut atteindre 90%. Une telle baisse de la fluorescence reflète une dissipation accrue de l'énergie d'excitation des pigments. Dans ces conditions, la part de l'énergie absorbée qui est utilisée par la photochimie se trouve réduite.
Dans des conditions naturelles, le rendement quantique de fluorescence du PSII est donc influencé à la fois par l'état rédox de QA et le quenching non-photochimique, dépendant pour la plupart du quenching qE.

Les systèmes de mesures de la photosynthèse

Objectif et rappels:

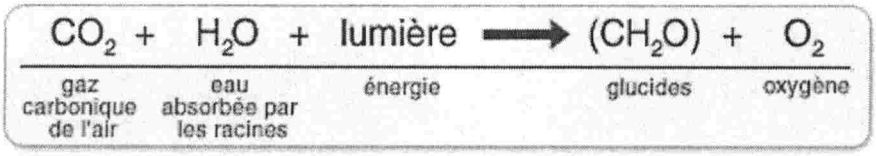
Pendant le processus de la photosynthèse, les plantes fixent le dioxyde de carbone et rejettent de l'oxygène, cela s'accompagnant d'une perte d'eau sous forme de vapeur. Les mesures de photosynthèses sont indispensables pour comparer et comprendre la productivité (accumulation de biomasse) des systèmes végétaux au niveau d'une feuille, d'une plante, d'un peuplement.. en raison à un stress environnemental.

La **photosynthèse** est le processus par lequel les végétaux, en présence de lumière, fabriquent leur nourriture et produisent leurs réserves d'énergie.

Ce phénomène survient à l'intérieur des cellules contenant de la chlorophylle, pigment qui donne la couleur verte aux plantes. Les feuilles sont les organes de la plante qui contiennent le plus de chlorophylle.

La chlorophylle capte l'énergie lumineuse et l'utilise pour former des glucides (sucres) à partir de gaz carbonique (CO2) et d'eau. Cette réaction produit aussi de l'oxygène qui est rejeté dans l'atmosphère.

La réaction se résume ainsi :



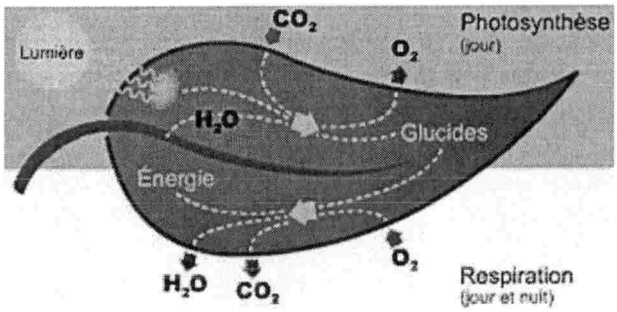
Les glucides produits lors de la photosynthèse servent à la plante de plusieurs façons :

- en tant que source d'énergie immédiate (grâce à la respiration) pour, par exemple, fonctionner, pousser, se reproduire, absorber les éléments nutritifs;
- pour le stockage de réserves énergétiques : par exemple, avant l'hiver, la plante emmagasine des sucres sous forme d'amidon. Ces réserves lui permettent de survivre pendant l'hiver et de recommencer à croître tôt au printemps;
- pour la formation des tissus végétaux : les sucres peuvent être transformés (protéines, lipides ou sucres complexes) pour former des feuilles, du bois, des fleurs, des fruits, des racines, etc.

Plusieurs facteurs ont une influence sur la photosynthèse, dont :

- la température : la photosynthèse est optimale entre 20 et 35 °C. Elle s'arrête sous 0 °C en raison du ralentissement physiologique de la plante qui entraîne, entre autres, la chute des feuilles et une réduction de l'absorption de l'eau;
- la concentration en gaz carbonique (CO2) dans l'air : une atmosphère riche en CO2 favorise la photosynthèse;

- l'intensité lumineuse : plus il y a de lumière, plus la chlorophylle en profite. Sous un couvert nuageux, la photosynthèse sera moins élevée qu'en plein soleil;
- la surface foliaire exposée à la lumière : chez les feuillus, les feuilles du bas sont souvent plus grandes et plus minces que les feuilles du haut pour compenser le manque de lumière. Chez les conifères, les feuilles sont très petites pour mieux résister au gel, mais elles sont par contre très nombreuses;
- la disponibilité en eau dans le sol. La plante doit transpirer pour absorber le gaz carbonique. Si l'eau se fait rare, la plante réduit sa transpiration et ralentit sa photosynthèse.



La respiration est la réaction contraire de la photosynthèse. Elle consomme de l'oxygène (oxydation des sucres) et libère du gaz carbonique (CO2) et de l'eau.

$$(CH_2O) + O_2 \longrightarrow CO_2 + H_2O + \text{énergie}$$

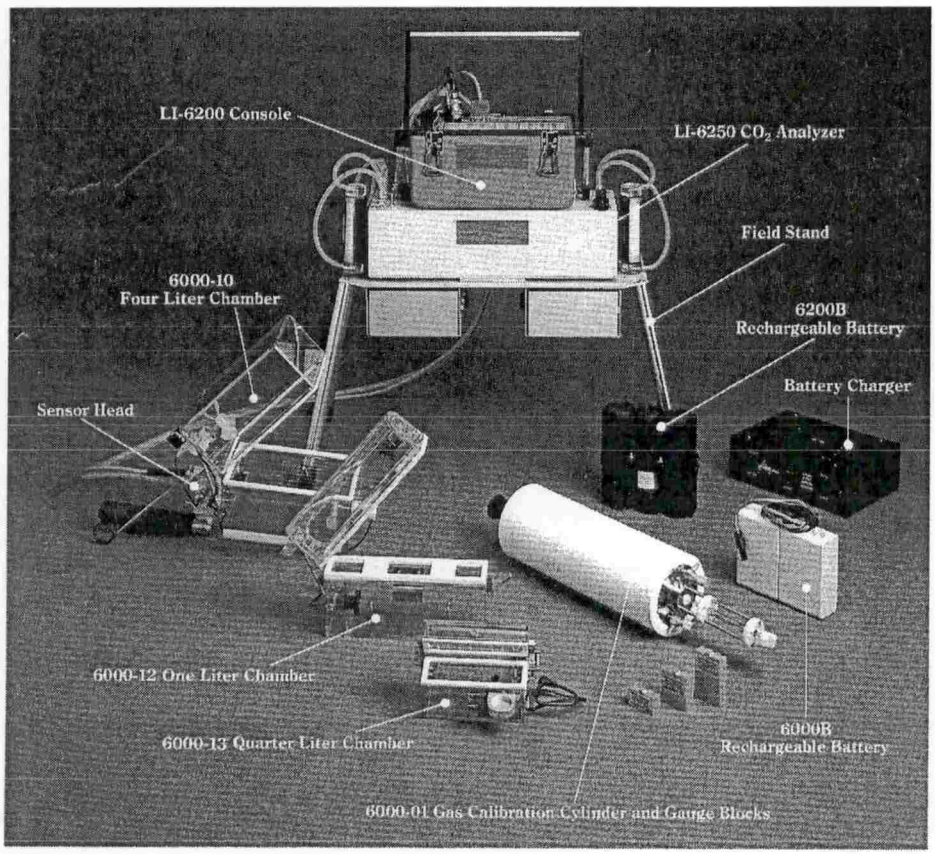
glucides — oxygène — gaz carbonique rejeté dans l'air — eau

Tous les êtres vivants (plantes, animaux ou micro-organismes) respirent. La respiration permet tant aux autotrophes qu'aux hétérotrophes, d'obtenir de l'énergie à partir des glucides. Cette énergie est nécessaire pour qu'ils puissent grandir, bouger et assurer toutes leurs fonctions vitales.
Voici quelques facteurs qui influencent la respiration chez les végétaux :

- la température: la respiration est réduite au minimum lorsque la température descend sous 0 °C et elle est maximale à des températures se situant entre 45 et 50 °C;
- le stade de développement de la plante : chez les arbres, la respiration augmente pendant la floraison;
- le type de plante : les plantes ligneuses respirent moins que les plantes herbacées.

Les plantes respirent le jour et la nuit. Par contre, la photosynthèse se déroule seulement le jour, en présence de lumière.

Le Li-6200 est un analyseur CO_2 infrarouge portatif permettant d'indiquer rapidement le taux de photosynthèse/respiration et la conductance stomatique d'une plante, de façon simultanée. (fonction poromètre)
C'est un analyseur de type « système fermé », c'est à dire que l'atmosphère de la chambre de mesure où la feuille est enfermée n'est pas renouvelée au cours de l'analyse.



Li-6200 et ses accessoires

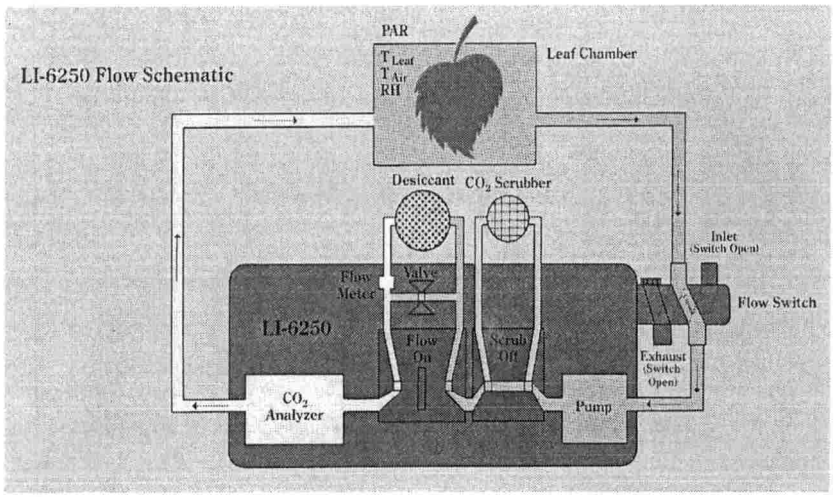
Principe du Li-6200 :

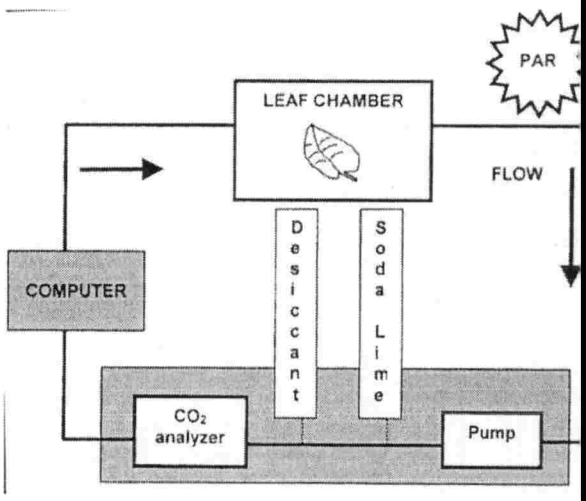
Le principe repose sur la différence de concentration en CO_2 et en vapeur d'eau de l'air après passage dans une chambre de mesure étanche (acrylique et téflon), où est enfermé : une portion de feuille pour les chambres individuelles portables types Li-cor, ADC,etc…, une branche voire un arbre entier, lorsque la méthode fait appel à des techniques d'emprisonnement du végétal dans des « bulles » construites à la demande.

Le détecteur de CO_2 dans l'infrarouge est calibré pour des mesures de 0 à 1500 ppm. La mesure du CO_2 est basée sur la différence d'absorption de l'infrarouge entre deux cellules : l'une de référence, sans CO_2 ou en concentration connue, l'autre contenant l'échantillon avec une concentration inconnue. Le signal de sortie est proportionnel à la différence d'absorption entre les deux.

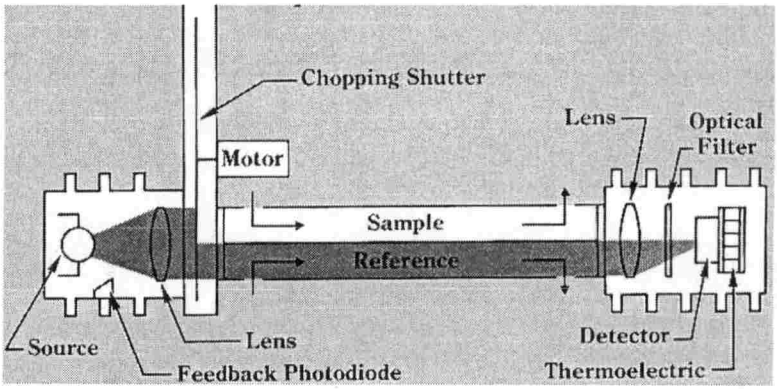
Une pompe fait circuler l'air de la chambre de mesure jusqu'au détecteur, qui retourne ensuite à la chambre, tout cela en circuit fermé.

Dans l'analyseur, l'air passe à travers un dessicant. Le flux contrôlé par l'utilisateur permet de maintenir constant l'humidité dans la chambre de mesure.
Parallèlement à cette mesure, le Li-6200 enregistre divers paramètres afférents température de l'air et de la feuille, humidité relative, P.A.R.





L'analyseur IR du 6200 : 1 faisceau



Utilisation :

- *Mesure de la photosynthèse :*

L'échange net de CO_2 entre la feuille et l'atmosphère est mesuré en enfermant une feuille dans la chambre de mesure. On visualise ainsi le taux auquel la concentration en CO_2 et vapeur d'eau évolue au cours d'intervalle de temps relativement court (10-20 secondes).
Le taux de photosynthèse net (en μmolCO2 m-2 s-1) est ensuite calculé à partir de ces valeurs et d'autres facteurs comme la surface de la feuille enfermée, le volume de la chambre, la température, la pression.

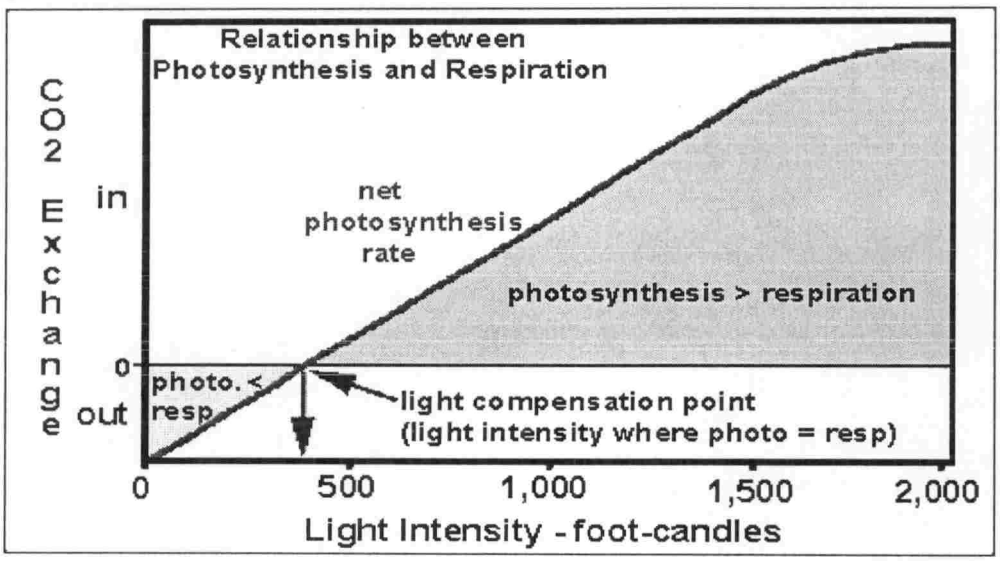
- *Mesure de la conductance stomatique :* (porométrie, cf. annexe)

Lorsque la feuille est enfermée dans la chambre, l'humidité ambiante de celle ci augmente à mesure que la feuille transpire.
Cette augmentation d'humidité est modérée par le flux d'air partiellement asséché provenant de l'analyseur et retournant à la chambre.
La quantité d'air séché par unité de temps, sur la base d'une humidité relative et température connue, est proportionnelle à la transpiration.

Connaissant le taux de transpiration, la température de l'air et de la feuille, ainsi que l'humidité de l'air dans la chambre (celle de la feuille est supposée être égale à 100%), on calculera la résistance et conductance stomatique (g_{sw}). On obtient alors la conductance totale de la feuille. (g_{tw})

$1/g_{tw} = 1/g_{sw} + 1/g_{bw}$ avec g_{bw}, conductance de la couche limite.

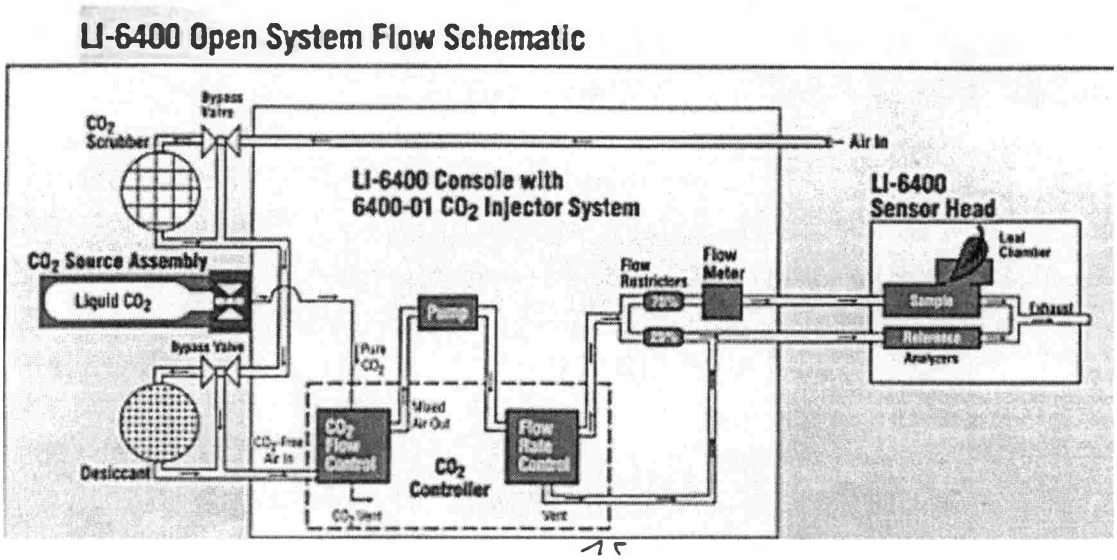
- *Mesure du point de compensation en CO_2*
- *Mesure du « quantum efficiency »* (pente initiale de la relation P_N / PAR)
- *Réponse photosynthétique à des variations nutritionnelles/T/Polluants/P.A.R.*



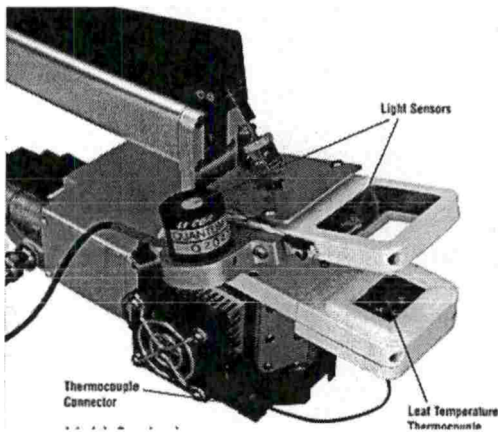
Rq : Dans les systèmes fermés, l'utilisation (pour la chambre de mesure) de joints étanches avec une faible adsorption du CO_2 et de l'eau est indispensable.

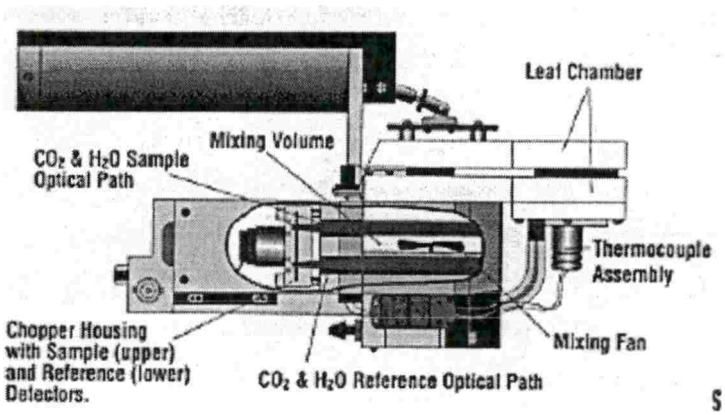
Principe du Li-6400 et différence avec le 6200.

La différence fondamentale avec le 6200 est que cet appareil fonctionne en système « ouvert », c'est à dire que de l'air dont la concentration en CO_2 est connu passe à travers la chambre de mesure où est enfermé la feuille. L'objectif est de fournir un niveau constant de CO_2. L'air sortant de la chambre (the « sample ») aura une concentration inférieure en CO_2 et une concentration en eau plus importante que l'air entrant dans la chambre (the « reference »). Aussi, le système réalise un état d'équilibre (stationnaire) du CO_2 , de l'eau, de la température et de l'intensité lumineuse avant chaque mesure.



La tête de mesure où est situé les deux analyseurs infra-rouge, se situe à proximité de l chambre, (contrairement au 6200 où il se situe dans la console) et intégre les capteurs d lumières, t°, H_2O et CO_2.
Ces paramètres peuvent être contrôlés précisément pour créer les condition environnementales désirées. Par exemple, la T° de la chambre est contrôlée par effet Peltie jusqu'à +/- 6°C par rapport à la t° de l'air. La lumière peut-être ajusté de 0 à 2000µmol/m²/ ainsi que le CO_2 . (Cela nécessitant un injecteur optionnel). Toutes combinaisons de lumière e CO_2 sont possibles pendant que le reste des variables reste constant. (Le 6200 ne le perme pas).



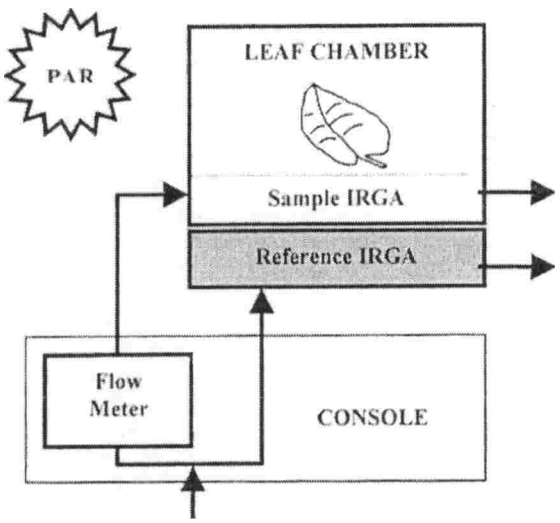


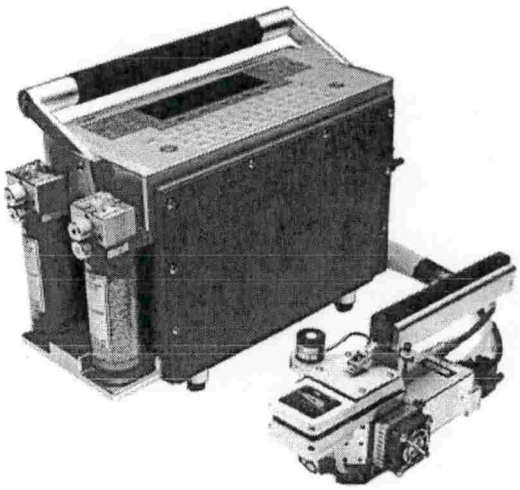
Avec ces progrès, les pertes de gaz, la condensation de l'eau et les contaminations diverses sur le tube de retour à l'analyseur présent sur le 6200, sont éliminées. Cela permet une connaissance dynamique de ce qui se passe dans la feuille à chaque moment, en temps réel.

Fonctionnement :

Dans un premier temps, les concentrations de CO_2 et H_2O de l'air entrant sont modifiées par un piège à CO_2, type (Mg(ClO4)2), et un dessicant placé dans la console. Le flux d'air entrant dans la chambre peut être séché ou non.
Il y a deux façon d'atteindre la concentration en CO_2 désirée. La première est de réduire le niveau de CO_2 de l'air entrant jusqu'à une valeur sélectionnée manuellement. L'autre manière est d'utiliser l'injecteur optionnel de CO_2 . Avec cette dernière alternative, le taux de CO_2 injecté peut-être réglé en fonction de la demande de la feuille (« Null-ballance method ») ou ajusté pour garder une concentration constante en CO_2.

Après avoir été conditionné, l'air est pompé à l'intérieur de la chambre et son flux est contrôlé et partitionné. 75% du flux va vers l'échantillon (la chambre de mesure, et le reste, 25%, va dans la cellule de référence.
Les deux analyseurs IR mesure les concentrations en CO_2 et H_2O des deux flux d'air, et, par différence, calcule la balance en CO_2 et H_2O.





Les erreurs typiques de mesures...

Elles sont très souvent due à une négligence de calibration de l'appareil (CO_2), dans le changements du dessicant et piège à CO_2 , ou l'utilisation d'une chambre de mesure inapropriée. Egalement, on rencontre souvent un mauvais entretien des joints étanches (problème de diffusion du CO_2 à travers les joints et tubes de raccordements).
En plus, pour le 6200, il faudra veiller à faire la mesure rapidement dès que la chambre sera fermée. En effet, le micro-environnement de la feuille, varie considérablement : L'intensité lumineuse chute de 10%, la t° varie, la vitesse du vent augmente considérablement. (Nobel, 1983).

Références :

Field, C.B. 1989. Photosynthesis : principles and field techniques. In (Ed) Pearcy R.W., Ehleringer J.R., Mooney H.A., and Rundel P.W. Plant Physiological Ecology. Field methods and instrumentation. Chapman and Hall. NY. Pp. 209-253.

K.Petersen, J.M.Welles (1993). "CO2 And CO2/H2O Infrared Gas Analysers." Li-COR Note.

R.D. Eckles, J. M.Welles "Effects of Temperature, Pressure and Water Vapor on Gas Phase Infrared Absorption by CO2." Li-COR Note.

Li-Cor, Inc. Using the Li-6400. Portable photosynthesis system, 1995

EQUATIONS TO CALCULATE PHOTOSYNTHESIS

Transpiration.-

$$E = \frac{\left(\frac{Fd \cdot e}{100 \cdot P} + \left[\frac{K}{8.314\ (Ta + 273)}\right]\left[Vt - \frac{Fd}{Fx} Vg\right]\right)\frac{de}{dt}}{S\left[1 - \frac{e}{P}\right]}$$

Where:

Ta= Chamber air temperature (°C).
Fd= Flow through desiccant µmol/s.
e= Vapor pressure of air (mb).
de/dt= Rate of change of e.
E= Transpiration rate (mol/m²/s).
P= Atmospheric pressure (mb).
S= Leaf area (cm²).
Vt= Total volume (cm3).
Fx= Max flow rate (µmol/s).
Vg= IRGA volume (cm3).
K= Absorption coefficient.

Stomatal Conductance.-

The equation to determine the stomatal conductance to water vapor takes into account the convective effect at the stomatal pores caused by the transpiration.

$$gsw = \frac{1}{A - B}$$

$$A = \frac{es(Tl) - e}{E\left[P - \frac{es(Tl) + e}{2}\right]}$$

$$B = \frac{(K^2 + 1)}{gbwo\ (K + 1)^2}$$

Where:

gsw in mol m²/s
Tl= Leaf temperature (°C).
e= Vapor pressure in chamber (mb).
es= Saturation vapor pressure function (mb)
gbwo= One side boundary layer conductance (mol/m²/s).
K= Stomatal ratio.

Photosynthesis.-

In this case the term (dc/dt) is included to simulate transient conditions in a closed system.

$$A = \frac{Fd \cdot e \cdot C}{100 \cdot S \cdot P} - \frac{P \cdot G \cdot Vt}{8.314\ (Ta + 273)\ S} - \frac{dc}{dt} - C \cdot E \cdot G$$

Where:

A in µmol/m²/s

C= CO2 concentration (µl/l)

Intercellular CO2 Content.-

$$Ci = \frac{[\ gtc - \frac{E}{2}\ ]C - A}{[\ gtc + \frac{E}{2}\ ]}$$

Where:

gtc= Total conductance to CO2

The total conductance to CO2 is calculated from the conductances for water vapor:

$$\frac{1}{gtc} = \frac{1.6}{gsw} + \frac{1.37}{gbw}$$

Where:

1.37= Ratio of diffusivities of CO2 and water vapor in the boundary layer.

1.6= Ratio of diffusivities of CO2 and water vapor in air.

CIRAD-DIST
Unité bibliothèque
Lavalette

Annexe : La porométrie

Ça mesure quoi ?

Les poromètres permettent de mesurer l'échange gazeux entre un objet et l'atmosphère. Cet objet, par exemple une feuille, dégage des vapeurs d'eau (transpiration) ou du CO_2 (respiration), ou elle absorbe du CO_2 (assimilation, photosynthèse). Ces flux sont généralement proportionnels à la surface de l'objet, aux gradients de concentration de ces gaz entre l'extérieur et l'intérieur de l'objet, et la conductivité (= 1/résistance) de la zone de l'interface (loi d'Ohm). Les variables recherchées (à mesurer) sont les flux et/ou la conductivité (ou la résistance). La variable la plus facile à mesurer est le flux. La variable la plus difficile à mesurer est le gradient de concentration. La conductivité (ou résistance) ne peut pas être mesurée directement : elle sera calculée sur la base des autres variables.

Systèmes ouverts et fermés

Deux différents principes de fonctionnement des poromètres ont été réalisés : le système ouvert et le système fermés. Dans le 1er cas on enferme la feuille temporairement dans une cuvette (chambre) transparente mais étanche, et on mesure l'évolution de la concentration des gaz dans cette chambre. Le système ouvert, par contre, utilise un flux d'air constant et connu et on mesure la différence entre la concentration du gaz entrant et celle du gaz sortant. Le système fermé est plus simple et robuste, mais il ne permet pas de mener des mesures en continu.

Le plus grand challenge dans la porométrie est la délicatesse des processus, entraînant inévitablement des effets de la procédure sur l'état du système étudié. L'insertion d'une feuille dans une cuvette modifie son milieu (température, rayonnement, concentration des gaz dans la cuvette, vitesse du vent…). Les stomates, régulateurs très sensibles des flux gazeux entre la feuille et l'atmosphère, réagissent très rapidement (secondes !) à tout changement du milieu, surtout le milieu radiatif. La méthode « cuvette fermée » minimise ce problème par sa vitesse, et la méthode « cuvette ouverte » le minimise en maîtrisant partiellement le milieu. Avec le système fermé on estime les flux gazeux sur la base d'un gradient de concentration dans le temps (vitesse du changement) . Par contre, avec un système ouvert on l'estime sur la base d'un gradient dans l'espace (entre entrée et sortie de la cuvette).

Une solution intermédiaire très élégante a été réalisée avec le poromètre Li-1600 (Li-Cor, Nebraska), spécialisé sur la transpiration et la conductivité stomatique. Il s'agit d'un système fermé dont on contrôle l'humidité de l'air enfermé, en séchant la fraction nécessaire pour stabiliser le milieu (passage d'une fraction de l'air par un désiccant). La quantité d'air séché par unité de temps, sur la base d'une humidité relative et température connue, est proportionnelle à la transpiration. Il existent aussi des poromètres très chères et peu portables qui contrôlent la température (éléments de Peltier), la concentration du CO_2, la vitesse du vent, la quantité et la composition de la lumière dans la cuvette.

Le Li-6200 représente un hybride spécial, mélangeant le fonctionnement du Li-1600 (pour l'échange des vapeurs d'eau) avec un système tout à fait fermé et classique pour le CO_2. Le résultat est une cuvette qui garde un niveau d'humidité constant mais une concentration de CO_2 dynamique. C'est une solution très élégante parce que le système fermé ne permet pas de mesurer à la fois la transpiration et la photosynthèse avec une bonne précision. Le problème est la vitesse 30 à 150 fois supérieure de la transpiration par rapport à la photosynthèse : Au moment où la concentration en CO_2 changera suffisamment pour mesurer la photosynthèse, la cuvette sera déjà saturée des vapeurs d'eau !

Significations des échanges de H_2O et de CO_2

Il est souvent utile de mesurer l'échange de vapeurs (transpiration, conductivité stomatique pour l'eau) sans mesurer la photosynthèse, mais il est peu utile de mesurer la photosynthèse sans connaître les échanges de vapeurs. La raison est que l'on peut calculer la conductivité stomatique sur la base de la transpiration, mais pas sur la base de la photosynthèse. Cela s'explique facilement : Pour calculer une conductivité (ou résistance), on a besoin de connaître le flux (chez Ohm : l'ampérage) et le gradient de pression ou de concentration (Ohm : le voltage). Dans le cas de la transpiration, la concentration des vapeurs extérieures est connue [$A(H_2O)_{ext}$ = f(T , HUM)] et la concentration à l'intérieur de la feuille (inter-cellulaires) est supposée égale à saturation [$A(H_2O)_{int}$ = f(T , 100%HUM)]. On connaît donc la pente du gradient (différence de pression partielle ou de concentration). La concentration ou pression partielle de CO_2 dans les espaces inter-cellulaires (Ci), par contre, est hautement variable et ne permet donc pas de calculer le gradient, même si la concentration externe (Ca) est connue. Par contre, si on connaît Ca, le taux de la photosynthèse (flux de CO_2) et la résistance (calculé à partir de la transpiration), on peut estimer Ci !

L'utilisateur d'un poromètre doit se rendre compte du fait que l'appareil mesure, d'une façon assez indirecte, des flux et résistance très délicates et dynamiques. L'extrapolation de la feuille à l'échelle de la plante ou du peuplement est donc difficile, et les études comparatives (entre plantes, entre traitements agronomiques...) doivent prendre en compte l'effet de l'heure du jour, l'orientation de la feuille relative à la source de lumière, le rang et l'age de la feuille, la face de la feuille (coté ad-axiale, ab-axiale ou les deux)... A noter aussi que la transpiration à l'échelle de la feuille n'est normalement pas une variable intéressante pour le diagnostic (trop variable en fonction du milieu), et que la conductivité stomatique est préférable sur ce plan. Egalement, la photosynthèse mesurée sous éclairage saturant est une meilleure référence que la photosynthèse observée sous des conditions d'éclairage faibles et variables.

L'utilisateur doit aussi adapter le choix d'appareillage aux objectifs précis de son étude. Dans un contexte agronomique (diagnostic de l'état physiologique de la plante au champ), deux types d'information sont souvent recherchés par rapport à la croissance : est-ce que la potentialité est bonne, et est-ce que la plante « travaille » à la hauteur de sa potentialité ? Dans ce cas, on se contente souvent d'un poromètre simple de type Li-1600 (pas capable de mesurer la photosynthèse) pour mesurer la conductance stomatique, indiquant si la feuille tourne (transpire, assimile) à la hauteur de sa potentialité. Cette variable peut être complétée par la teneur en chlorophylle des feuilles (indicateur de la potentialité à l'échelle de la feuille) et le LAI (indicateur de la potentialité à l'échelle du peuplement). Par contre, un appareil plus complexe comme le Li-6200 (Poromètre H_2O/CO_2 du type « système fermé ») ou le Li-6400 (Poromètre H_2O/CO_2 du type « système ouvert »), ou des systèmes même plus complexes du type « Walz » (Effeltrich, Allemagne), sont moins portables mais permettent d'étudier tous les paramètres de l'échange gazeux : la conductance cuticulaire, la respiration, les points de compensation de la photosynthèse par rapport au PAR et à Ca, la pente initiale de la relation Pn:PAR (égale au « quantum efficiency »), et les niveaux de saturation de la photosynthèse par rapport au PAR.

Ex : AP4 Delta T : Système fermé

Principe: Ce système mesure le temps nécessaire à une surface connue de feuille, pour changer le taux d'humidité d'une petite cavité posée contre elle. La température de la feuille et de la chambre sont mesurées. Une calibration au préalable à l'aide d'un papier filtre humide et d'une plaque percée de trous uniformes à densité variable (résistance connue) permet de connaître la résistance stomatique de chaque côté de la feuille.

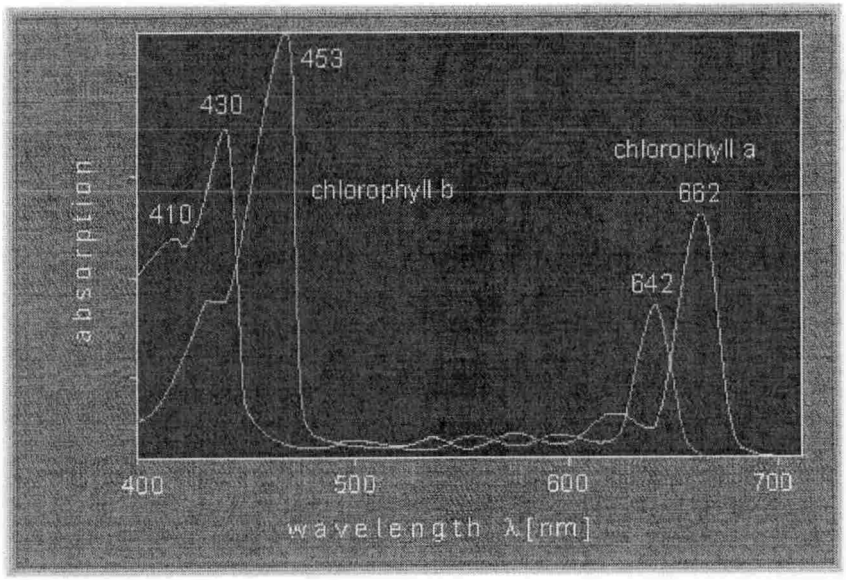
Mesure du taux de chlorophylle
Le SPAD

Objectif :

L'appareil portable SPAD (Soil Plant Analyse Development), développé par la société Minolta est utilisé pour estimer le taux de chlorophylle *in situ* d'un végétal. Il a l'avantage de fournir rapidement des mesures fiables, sans porter atteinte au végétal. Par transformation, on est à même d'apprécier la teneur relative en azote de la plante.

Principe :

La chlorophylle, pigment principal des végétaux est une molécule amphiphile, soluble dans les solvants organique, absorbant dans le rouge (~660nm) et dans le bleu (~450nm). Elle laisse donc passer le vert. Elle est nécessaire aux réactions impliquées dans la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique.



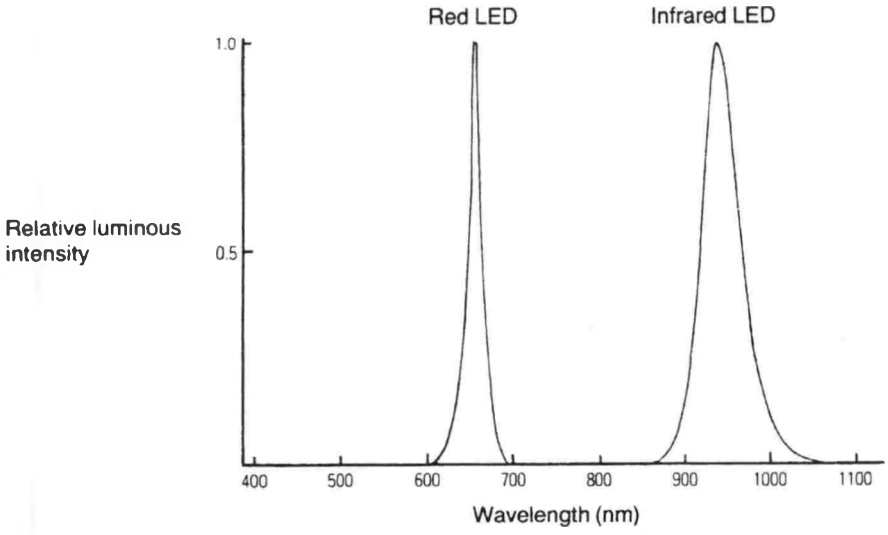
Les concentrations de chlorophylle et des carboxylases (PEP, RuBP...) dans les feuilles sont fortement corrélées (fonctions enchaînées dans le processus de la photosynthèse). En conséquence, la teneur en chlorophylle est corrélée à la teneur en carboxylase, protéine dominante dans la feuille, et donc à la teneur en azote.

Le fonctionnement du chlorophyll meter (SPAD) est basé sur la mesure de la transmittance de la feuille dans les deux régions de longueurs d'ondes où les chlorophylles absorbent : 600-700 nm (le rouge) et 400-500 nm (le bleu).
La lumière émise à deux longueurs d'ondes différente, traverse la feuille à tester et est perçue par le récepteur. L'énergie qui en résulte est amplifiée et convertie en signaux électrique. Un microprocesseur calcule et mémorise la valeur Spad (Krugh et al., 1994).

Le SPAD mesure donc par transmission au travers d'une feuille la teneur surfacique en chlorophylle a et b des tissus. L'information obtenue par le chlorophyllemètre est un nombre sans unité. Il s'agit d'une valeur arbitraire qui devient source d'information lorsque comparée à un témoin. La précision de la mesure est de 1.0 (unités SPAD) alors que les valeurs classiquement retrouvées à température de la pièce se situent entre 0 et 50 (unités SPAD). Les valeurs obtenues augmentent proportionnellement au taux de chlorophylle (Schepers *et al.* 1992) (Dwyer *et al.* 1994) (Smeal *et al.* 1994) (Westcott *et al.* 1995).

Le chlorophyllemètre est utilisé pour évaluer la teneur en azote des feuilles puisque la majeure partie de l'azote est contenue dans la chlorophylle. Cette méthode d'estimation rapide, portable et simple d'utilisation vient remplacer les analyses foliaires dans le contexte opérationnel de la production au champ. Les valeurs issues d'un chlorophyllemètre diffèrent selon les espèces et selon les cultivars ce qui rend impossible l'établissement de standards absolus.

On veillera à toujours effectuer la mesure sur la dernière feuille qui a terminé sa croissance (généralement la troisième en partant de la dernière initiée.)



La longueur d'onde d'illumination choisie est le rouge (haute absorbance sans être affecté par les pigments de carotène) et l'infrarouge (ou l'absorbance est très faible)

Utilisation :

Le chlorophyll Meter n'indique pas la quantité d'azote qu'il faut appliquer mais seulement le moment où le besoin en azote se fait ressentir. (ex : valeur spad limite de 37 pour le riz)

Chlorophyll Meter

Il permet une meilleure utilisation des engrais azotés ; Cette optimisation se faisant à travers une meilleure répartition en fonction des besoins. L'appareil pourrait permettre d'effectuer des apports en fonction de la demande physiologique.
A ce jour, trop d'engrais apportés en fumure de fond sont dilués dans les eaux d'irrigation et polluent les nappes.

Les travaux de Peng *et al* (1993) montrent que la relation entre l'azote foliaire et les lectures de chlorophyllemètre n'est pas la même selon le stade phénologique (Peng *et al.* 1993). En général, il y a une augmentation des valeurs de chlorophyllemètre entre le stade végétatif et le stade reproductif jusqu'à un maximum dépendant de l'espèce, puis les valeurs décroissent graduellement (Costa *et al.* 2001).

Les valeurs issues d'un chlorophyllemètre diffèrent selon les espèces et selon les cultivars ce qui rend impossible l'établissement de standards absolus.

Notons qu'il existe d'autres moyens (moins coûteux), comme les « Leaf Color Chart », qui indiquent à l'agriculteur le moment opportun pour fertiliser sa culture.

Référence :

* Balasubramanian, V.; Morales, A. C.; Cruz, R. T.; Thiyagarajan, T. M.; Nagarajan, R.; Babu, M.Abdulrachman, 2000, Adaptation of the chlorophyll meter (SPAD) technology for real-time N management in rice. *International Rice Research Notes*, Vol.25, No.1, pp.4-8.
* Bijay Singh; Yadvinder Singh; Bronson, K. F., 1997, Use of the chlorophyll meter in N management of subtropical wheat following rice. *International Rice Research Notes*, Vol.22, No.3, p.37.
* Earl H.J., Tollenaar M., 1997. Maize absorbptance of photosynthetically active radiation and its estimation using a chlorophyll meter. Crop Science 37 :436-440
* Chapman S.C., Barreto H.J., 1997. Using a chlorophylle meter to estimate specific leaf nitrogen of tropical maize during vegetative growth. Agronomy J. 89 :557-562

Annexe : Dosage de la chlorophylle

Il existe plusieurs méthodes de dosage de la chlorophylle ; Kawashima et al. (1997) la dose grâce à une caméra vidéo. Dans notre cas, les chlorophylles sont dosées selon la méthode de Mac Kibbey (Bruisnsma, 1963). On mesure la densité optique à 645 nm et à 663 nm d'une solution de chlorophylles dans l'acétone à 80% (Lichtenthaler et wellburn, 1955).

La méthode est la suivante :

On prélève quelques feuilles de riz afin d'obtenir environ 0.080g de matière fraîche. Le matériel végétal est lavé, séché, pesé puis broyé dans 10 ml d'acétone 80% en présence de sable de fontainebleau. L'extrait est centrifugé pendant 10 mn à 12000 g. Le surnageant est alors récupéré et le culot est repris dans 10 ml d'acétone 80%, puis recentrifugé afin d'extraire totalement la chlorophylle. Les deux surnageants sont recueillis. Les mesures sont réalisées au spectrophotomètre : Le zéro d'absorbance est fait avec l'acétone 80% et les mesures sont effectuées à 663 nm et 645 nm (aux longueurs d'onde d'absorption des chlorophylles.

Chlorophylles (a+b) g/l = 0.0202*DO645 + 0.008*DO663

On ramène cette valeur à 20 ml ; Le résultat est exprimé en mg par gramme de matière fraîche. L'appareil ne tenant pas compte de l'épaisseur de l'échantillon, la quantité de chlorophylle est exprimé en mg par unité de surface. Afin de permettre la comparaison entre variété, on effectue une pondération en mesurant au scanner la surface de l'échantillon analysé, puis les résultats sont exprimés en mg/m^2.

Fiche technique

1- Prélèvement de 3 à 4 feuilles (MF=0.080g)
2- Lavage, séchage, pesée.
3- Broyage dans 10ml d'acétone 80% en présence de sable de fontainebleau.
4- Centrifugation pendant 10mn à 12000g.
5- Récupération du surnageant (sn1)
6- Reprise du culot dans 10 ml d'acétone 80% pour une extraction totale de la chlorophylle.
7- Centrifugation 10 mn à 12000g.
8- Récupération du surnageant (sn 2)
9- Mélange des 2 surnageants (sn1 + sn2).
10- Mesures au spectrophotomètre :
    - faire le zéro avec l'acétone 80 % (cuves en quartz)
    - puis mesures à 663 nm et 645 nm

Chlorophylle (g/l) = 0.0202*DO645 + 0.008*DO663 DO = densité optique

On ramène à 20 ml, puis en g de matière fraîche.

Annexe : Organes représentatifs des carences azotées dans la plante

Mesurer des teneurs en azote des plantes, afin de détecter des carences azotées et de contrôler la fertilisation, n'est efficace que si la teneur en azote de l'organe prélevé dans la plante est représentatif de l'état de nutrition azotée de la plante entière. Un organe est représentatif de l' état de nutrition azotée de la plante s'il est sensible à toute variation de cet état azoté. Ainsi, différents organes peuvent être prélevés, mais, pour chacun d'entre eux, la forme de l'azote à mesurer ne sera pas la même. En effet, il faut garder à l'esprit la physiologie de l'azote dans la plante: l'azote absorbé passe très rapidement, sous forme de nitrate, dans la sève brute, circulant dans le xylème. D'où l'idée d'analyser la teneur en nitrate de la sève brute pour quantifier l'absorption azotée de la plante. Cependant, cette analyse ne tient pas compte de l'accumulation du nitrate dans les vacuoles des cellules. Un deuxième type de mesure est alors de prélever une ensemble de tissus comportant des vacuoles cellulaires et de la sève brute, comme le jus de base de tige par exemple, et d'y déterminer la teneur en nitrate. En ce qui concerne les feuilles, ou plus largement les parties aériennes des plantes, il ne faut pas se limiter à l'étude du nitrate, mais il faut s'intéresser à l'azote minéral total, car on doit tenir compte de la réduction du nitrate en ammonium qui a lieu dans les cellules chlorophylliennes. Enfin, cette réduction est suivie de la deuxième phase de l'assimilation de l'azote, c'est à dire la formation des acides aminés, associés ensuite entre eux pour former les protéines.
C'est pourquoi on peut aussi étudier la teneur en acides aminés ou en protéines des organes de stockage de ces molécules: feuilles, racines, fruits et grains.

Par conséquent, la connaissance du devenir de l'azote absorbé, dans la plante permet de choisir l'organe et la forme azotée correspondante qu'il faut analyser. Ainsi, un stress azoté, se traduit d' abord par une faible teneur en nitrate de la sève brute, puis par une faible teneur en azote minéral total des cellules chlorophylliennes, et enfin par une faible teneur en protéines des organes de stockage. Le temps de réponse est donc croissant, et les analyses de ces différents organes ne déboucheront pas sur les mêmes diagnostics.

Mesure de l'azote minéral total :

L'azote total est représenté par toutes les formes d'azote : minérales (nitrate, nitrite et amonium) et organiques (acides aminés et protéines, essentiellement). Il s'agit de récupérer ces formes azotées pour déterminer la teneur globale en azote dans un organe. Pour ce faire, l'organe prélevé est lavé, séché, broyé, tamisé et pesé.
La méthode Kjeldahl consiste à mettre les échantillons dans une solution d'acide sulfurique avec un catalyseur qui assure la conversion de toutes les formes d'azote en ammonium. La teneur en ammonium est alors mesurée par des méthodes colorimétriques ou par des titrations acidimétriques.

Méthode de la courbe de référence (Justes et al., 1994). L'indice de nutrition azoté (INN)

La méthode de la courbe de référence est basée sur l'évolution de la teneur en azote total des parties aériennes au cours de la croissance de la plante. Plus la plante croît, plus sa teneur en azote diminue. En effet, l'azote est utilisé par la plante pour assurer des fonctions métaboliques (croissance et photosynthèse) et structurelles (accumulation d'azote, structure et autres fonctions métaboliques). La diminution de la teneur en azote des plantes avec la croissance s'explique par le phénomène d'auto-ombrage des feuilles (quand la plante croît, la proportion de feuilles à l'ombre d'autres feuilles augmente, et ainsi la quantité de protéines chlorophyllienne et donc d'azote total, par unité de biomasse diminue), et par le changement du ratio feuilles / tiges, l'azote étant surtout contenu dans les feuilles, la diminution du ratio feuilles / tige entraîne la diminution de la quantité d'azote par unité de biomasse. De plus, les feuilles agées ont moins d'azote que les feuilles jeunes car celles-ci sont plus riches en protéines enzymatiques, alors que les premières sont plus riches en constituants des parois cellulaires, donc moins en protéines. Enfin, la sénescence des vieilles feuilles se traduit par une remobilisation de l'azote vers les organes en croissance, c'est à dire par un recyclage des protéines à partir des feuilles sénescentes (Lemaire et al., 1984). Ainsi, la plante a besoin d'absorber de moins en moins d'azote pour produire une unité de matière sèche.

La courbe de référence est établie expérimentalement en étudiant l'impact de différentes quantités d'azote apportées aux plantes, sur la production de matière sèche. Parmi ces différentes quantités apportées, on choisit la quantité minimale d'azote à fournir qui produit une quantité de matière sèche maximale. Cela correspond à la quantité d'azote à fournir, pour laquelle la production de matière sèche n'augmente pas significativement quand la fertilisation azotée augmente et ce malgré une augmentation de l'absorption d'azote et de l'accumulation d'azote dans les tiges. Cette situation (apport d'azote minimum pour une production de matière sèche maximum) correspond à une teneur en azote total de la plante, déterminée grâce à la méthode Kjeldahl ou la méthode Dumas. On peut alors représenter le point ayant pour abscisse la quantité de matière sèche produite, et pour ordonnée la teneur en azote total mesurée. On refait ceci pour différentes dates pendant la croissance des plantes afin d'obtenir un ensemble de points, qui, réunis, permettent de tracer la courbe de référence. (voir figure 1)

La courbe de référence représente en fait la courbe de transition entre une situation où l'azote est limitant pour la croissance (en dessous de la courbe), et une situation où il est en excès (au dessus de la courbe). Cette courbe ne peut être tracée qu'entre une valeur minimum et une valeur maximum de la quantité de matière sèche produite,

c'est à dire entre deux stades de croissance (du stade épi de 1 cm au stade début de floraison pour le blé): Au dessous de la valeur minimum de production de matière sèche, donc avant le stade épi de 1 cm, la teneur en azote des plantes est considérée comme constante.

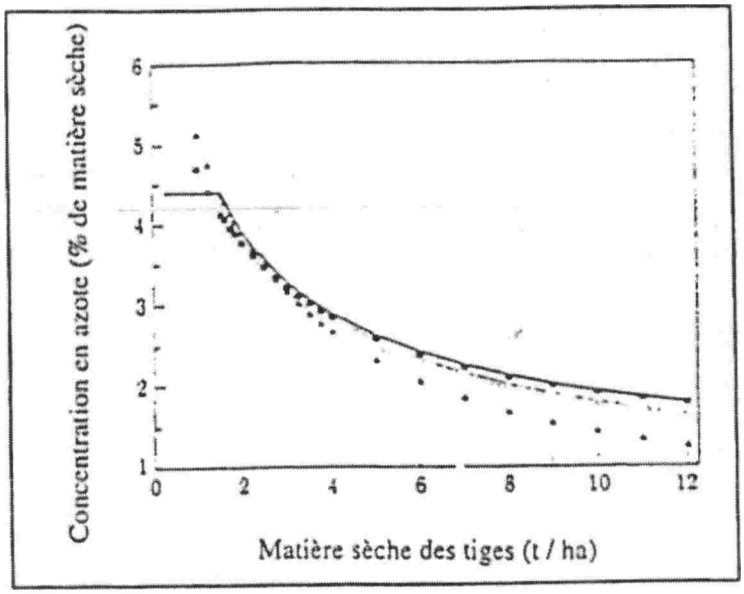


Fig.1 : Exemple de courbes de référence de la teneur en azote total des parties aériennes du blé

La méthode de la courbe de référence consiste à mesurer la teneur en azote total des plantes étudiées, ainsi que la production de matière sèche. On peut alors se reporter à la courbe de référence pour évaluer la teneur en azote optimale pour cette production de matière sèche, c'est à dire l'ordonnée du point de la courbe qui a pour abscisse la quantité de matière sèche produite précédemment mesurée. Si la teneur en azote mesurée est supérieure à la teneur en azote optimale, l'azote est en excès. Si, au contraire, la teneur en azote mesurée est inférieure à la teneur en azote optimale, il y a déficit en azote. Afin de quantifier ce diagnostic, on calcule le NNI (Nitrogen Nutrition Index), qui est le rapport entre la teneur en azote mesurée et la teneur en azote optimale. Un NNI égal à 1 est recherché, et le cas où cet indice est inférieur à 1, ce qui correspond à une carence azotée, est à éviter.

Pour cette méthode il pourrait être plus judicieux de mesurer la teneur en azote réduit des plantes, plutôt que la teneur en azote total, étant donné que le nitrate est la principale forme d'azote non assimilé. Cependant, les situations représentées par les points de la courbe de référence correspondent à des teneurs en nitrate faibles, car quand la fertilisation azotée est optimale (cas des points de la courbe), la teneur en nitrate des plantes est faible.

L'accumulation du nitrate dans les cellules ne se fait que quand les besoins en azote de la plante pour une croissance maximale sont atteints. D'ailleurs, au delà du seuil minimum de production de matière sèche, la courbe obtenue avec uniquement les teneurs en azote réduit est sensiblement la même que la courbe obtenue avec l'azote total. De plus, le choix d'une des deux méthodes utilisées (Kjeldahl ou Dumas) n'influence le calcul du NNI que lorsqu'il est supérieur à 1, et ne modifie donc en rien le diagnostic à établir, alors que les deux méthodes ne récupèrent pas la même quantité de nitrate.

Cette méthode de la courbe de référence, a l'avantage d'être utilisable et fiable indépendamment de la date de prélèvement. Par contre, elle ne peut s'appliquer que sur des couverts herbacés en phase de croissance, c'est à dire jusqu'au début du remplissage des grains. Au delà, il n'y a plus de prélèvement d'azote, mais seulement des remobilisations entre organes, à matière sèche constante.

Mesure indirecte de la distribution du feuillage
L'indice foliaire (ou Leaf Area Index)

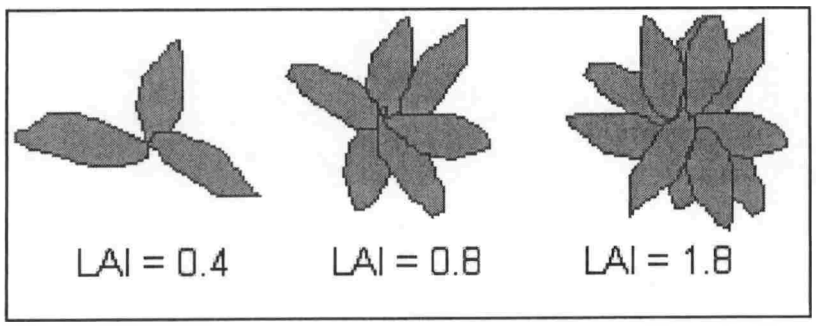
Objectif :

La connaissance de la structure du couvert végétal, la distribution du feuillage, sont des paramètres clefs pour l'étude de nombreux processus physiologique des plantes (ou arbres). Ces informations sont essentielles pour décrire l'interception du rayonnement, la température du sol, la transpiration, la productivité...
La mesure de l'indice foliaire (m^2 feuille par m^2 sol) est essentielle puisque la surface foliaire influence les cycles biogéochimiques à plusieurs niveaux (transpiration, évaporation du sol, assimilation, micro-météorologie,...).

Principe :

Rappel : **L'indice foliaire** est défini comme l'aire totale des faces supérieures des feuilles par unité de superficie au sol ; C'est le rapport de la surface totale des feuilles d'une plante sur la surface au sol couverte par cette plante.
C'est donc une fonction directe de l'espacement des plantes dans la parcelle. Le LAI est connu pour être un bon indicateur de la compétitivité contre les adventices.
C'est une variable très importante qui entre dans les modèles de fonctionnement des couverts. Le LAI varie typiquement de 0 pour un sol nu à une valeur maximale de 8-10 pour une culture annuelle, et peut dépasser 15 pour une forêt tropicale. La réflectance dans le visible et le moyen infrarouge diminue lorsque l'indice foliaire augmente. En revanche, elle augmente dans le proche infrarouge. La variation de la réflectance en fonction de l'indice foliaire atteint un seuil dépendant du domaine spectral considéré : le palier est atteint pour un LAI voisin de 3 dans le visible et le moyen infrarouge, et pour un LAI de l'ordre de 5 ou 6 dans le proche infrarouge.

Par exemple, si une plante avait seulement une couche de feuilles placé les unes à côté des autres, son LAI serait de 1, car la surface foliaire serait égale à la surface au sol couverte.



Plantes vues de dessus avec leurs indices foliaires.

Cet indice permet d'évaluer l'importance de l'appareil foliaire d'une culture donnée. La surface foliaire totale dépend généralement :

- Du rythme de formation des nouvelles feuilles.
- De la taille des feuilles individuelles.
- De la longévité des feuilles individuelles.

L'indice foliaire de nombreuses variétés de cultures annuelles s'accroît constamment jusqu'à la floraison, à mesure qu'augmente le nombre de feuilles ainsi que leur taille. Au delà de cette période, qui entame la phase de déclin de l'indice foliaire, la surface des feuilles et leur rythme de production diminuent, tandis que quelques feuilles deviennent sénescentes.
Il est par exemple de 3.5 à 5 pour le blé, atteint 12 pour le maïs...

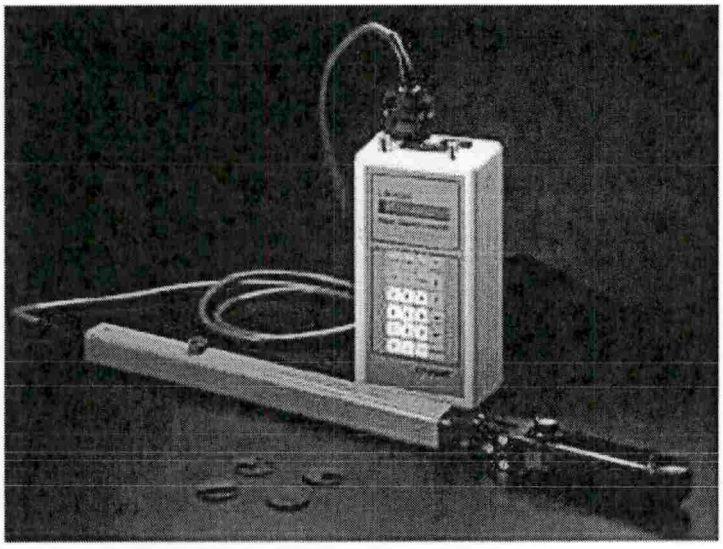
Un couvert végétal se caractérise aussi par l'inclinaison du feuillage variant d'un type de végétation à l'autre, mais dépend encore du stade de croissance et parfois même de l'heure de la journée:

La **distribution d'angles foliaires**, angles entre la verticale et la normale aux faces supérieures des feuilles, peut être caractérisée par un angle d'inclinaison moyen q_l et par un azimut j_l foliaire. Si les feuilles n'ont pas d'azimut préférentiel, la connaissance de q_l suffit souvent à décrire la fonction de distribution d'angles foliaires. Selon sa forme, on peut distinguer les six grands types de couverts végétaux suivants :

- planophile : les feuilles horizontales sont les plus fréquentes (fraisier) ;
- érectophile : les feuilles dressées sont les plus fréquentes (ray-grass au printemps) ;
- plagiophile : les feuilles inclinées à 45° sont les plus fréquentes (blé, maïs) ;
- extrémophile : les feuilles ont deux inclinaisons possibles, horizontale et verticale (betterave) ;
- uniforme : la probabilité d'inclinaison des feuilles est la même quelque soit l'angle d'inclinaison considéré ;
- sphérique : la fréquence d'occurance des angles foliaires est égale à celle qu'auraient des feuilles placées à la surface d'une sphère.

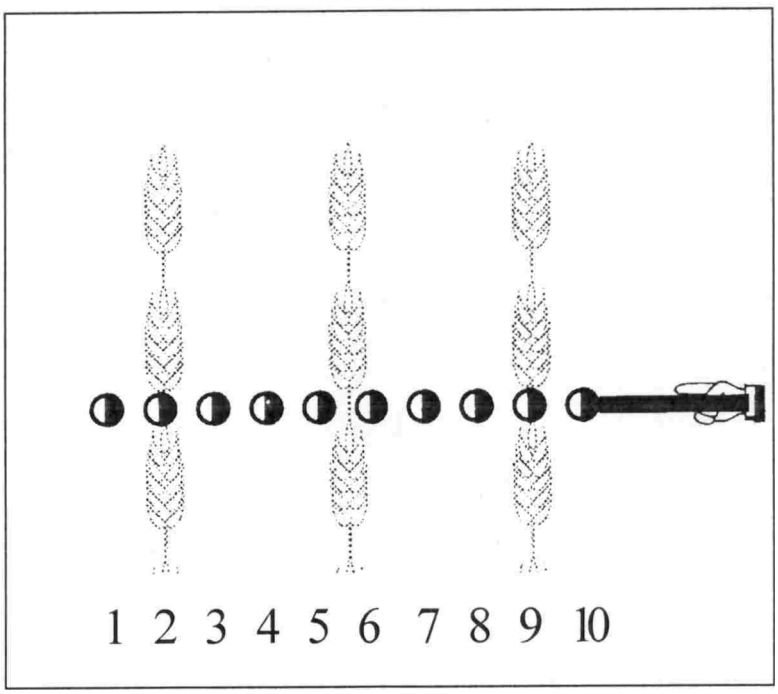
On définit aussi une autre grandeur, **le SLA (specific leaf area)**, ou surface foliaire spécifique : C'est la surface foliaire par unité de poids foliaire. Une feuille mince a une haute SLA et une feuille épaisse à une SLA plus basse. Une feuille fine (haute SLA) présente une plus grande surface pour absorber la lumière solaire qu'une feuille plus épaisse (SLA plus faible) de même poids. Ainsi pour le même poids, une plante aux feuilles minces, donne plus d'ombre pour étouffer les adventices qu'une plante aux feuilles épaisses. C'est un bon indicateur de la compétitivité des adventices.

Le LAI 2000, qui utilise un modèle de transfert radiatif, estime l'indice de surface foliaire (ou leaf area index, LAI), à partir de la distribution hémisphérique de la lumière. (Légèrement sous estimé par rapport aux mesures directes, par relations allométriques).



Le LAI 2000 (LI-COR)

Il mesure l'interception de la lumière par le couvert végétal en utilisant un objectif « fish-eye ». (couvrant un champ de vue de 148 °). Celui-ci possède un filtre qui ne répond qu'aux radiations inférieures à 490nm car la réflectance et la transmittance des feuilles sont minimes en dessous de cette valeur. Une image hémisphérique est ainsi projetée sur cinq détecteurs en silicone disposés de façon concentrique, chacun d'entre eux couvrant un champ angulaire différent.
Les mesures sont faites de façon différentielle, dessus et dessous le couvert pour déterminer l'interception de la lumière par le couvert. (Ou mieux, simultanément avec deux appareils couplés).
Dix mesures au *dessous* du couvert sont nécessaires pour une mesure au *dessus* du couvert. (Dans le but de moyenner les résultats du site à mesurer). Le capteur doit être situé sous la dernière feuille verte du couvert, l'appareil étant tenu perpendiculairement aux rangs de cultures. (Opérateur dos au soleil !)

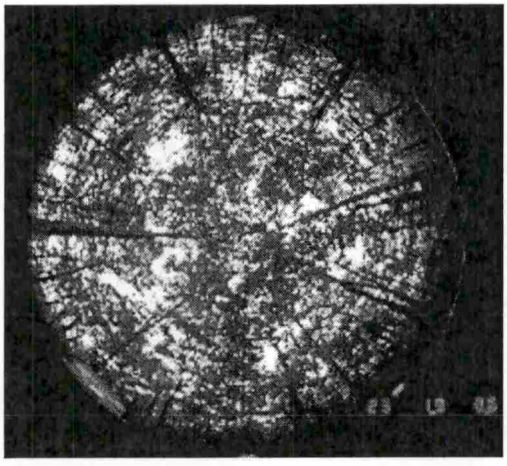


Il est important de toujours effectuer les mesures en absence de rayonnement direct (choisir des jours nuageux ou utiliser des masques sectoriels)
Le module de contrôle enregistre les données des détecteurs et effectue les calculs nécessaires à la détermination du LAI à l'aide d'un modèle de transfert radiatif. (Généralement sous estimé)
L'appareil fournit également d'autres valeurs comme:

- La fraction de lumière non intercepté par la plante (« difu »)
- L'angle moyen des bouts des feuilles (« mean type angle » ou MTA)

La photographie hémisphérique :

Les photographies hémisphériques servent d'abord de catalogue visuel pour décrire la distribution de matériel de surface dans un site, et ensuite d'outil de mesure de l'architecture du couvert. La prise de photographies hémisphériques consiste à utiliser une lentille *fish-eye* (8 mm) sur un appareil photo standard et à prendre des clichés sur film noir et blanc. La prise de photo se fait par éclairement céleste uniforme, donc soit par temps couvert, ou au lever et au coucher du soleil par temps clair. L'opérateur vise le zénith à l'aide d'un niveau ou monte l'appareil-photo sur un montage auto-nivelant spécialement conçu à cet effet. Les photographies couvrent un angle de visée du zénith jusqu'à l'horizon (180 degrés) pour tout azimut. Des diodes lumineuses à la base du montage auto-nivelant permettent de distinguer l'orientation en azimut des photographies hémisphériques et l'angle au zénith de 180 degrés.



Les techniques d'analyse d'images numériques permettent de fournir des données précises sur l'architecture du couvert forestier. Les photographies hémisphériques sont d'abord numérisées avant d'être lues par un logiciel d'analyse d'images numériques (ex : Winphot ou Gap Fraction Analysis). À l'inspection de chaque image noire et blanche, où chaque pixel prend une valeur entre 0 et 255, un seuil numérique est établi en deçà duquel on assigne une trouée (en anglais *gap*) et en dessous duquel on assigne une obstruction (par le feuillage et les structures). L'arrangement spatial des trouées permet de calculer trois types de paramètre du couvert végétal : (1) la morphologie des trouées, leur distribution et leur dispersion spatiales; (2) des indices tels l'indice de surface foliaire (LAI), et (3) le régime lumineux, en particulier la quantité de radiations photosynthétiquement actives.

Référence :

* Ground-based measurement of leaf area index : a review of method, instruments and current controversies. N.Breda, *journal of experimental botany*.2003.

* Lang A.R.G., 1986. Leaf area and average leaf angle from direct transmission of sunlight. *Aust.J.Bot.* Vol.34, pp.349-355

* Welles J.M. and Norman J.M., 1991. Instrument for indirect measurement of canopy architecture. *Agronomy Journal.* Vol.83, pp.818-825.

Mesure de l'interception du rayonnement par le couvert foliaire des cultures : Utilisation du Picqhélios

Objectif :

La quantité d'énergie plus ou moins importante absorbée par le couvert foliaire d'une culture est caractéristique de son état à un stade végétatif donné.
Le Picqhélios est un appareil portable qui permet rapidement de caractériser un couvert foliaire par sa valeur d'efficience de l'interception (Ei).

Principe :

L'efficience de l'interception définit la capacité du couvert à intercepter l'énergie indispensable pour la synthèse des différents constituants de la matière sèche.
L'efficience, symbolisée par la lettre E, est donnée par le rapport entre l'énergie incidente et l'énergie transmise par le couvert.

E = Rayonnement transmis/rayonnement incident
$E_i = 1 - E_t$

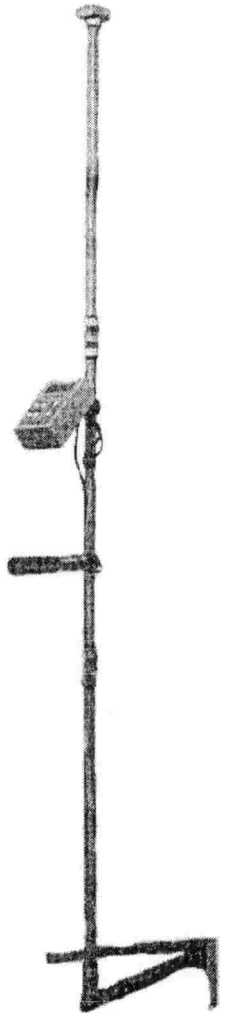
Le résultat est toujours compris entre 0 et 0.95.
Ei est correlée à l'indice foliaire, c'est à dire, à la surface de feuilles ramenée à une unité de surface, suivant une fonction logarithmique (loi de Beer)
Le Picqhélios mesure simultanément l'interception dans deux bandes de fréquence, pour une portion identique de couvert.

- La bande de 400 à 700nm du P.A.R. (Photosynthetically Active Radiation.
- La bande de 700 à 1100 nm du proche infra-rouge.

Remarque :
La loi de Beer permet de calculer le LAI à partir de E_t si le coefficient K_{df} pour la radiation diffuse est connu.
Le K_{df} dépend de l'architecture du couvert (0.4 - 0.5 pour des feuilles dressées, 0.7-0.9 pour des feuilles tombantes ou horizontales)

$K_{df} = (-\ln E_t) / LAI$

Donc :
$LAI = (-\ln E_t) / K_{df}$
$E_t = \exp (-K_{df} * LAI)$



Utilisation :

Le Picqhélios a été conçu pour être un outil de diagnostic. Cette mesure trouve des applications à chaques fois que dans une démarche de diagnostic, il est nécessaire de caractériser le couvert foliaire d'une culture, en terme de quantité de feuille par unité de surface et/ou en terme de modifications des propriétés optiques.

Cette mesure trouve des applications dans le cadre :

- De l'identification des facteurs limitants sur les parcelles de grande culture.
- De l'explication des écarts enregistrés entre traitements ; Ces derniers pouvant être des cultivars, des modalités de fertilisation ou d'irrigation, des traitements phyto-sanitaires, des dégâts parasitaires ou des techniques culturales.
- La description du « parcours de croissance de la culture »

Mesures du POTENTIEL HYDRIQUE foliaire (indicateurs directs de l'état hydrique de la plante)

Objectif :

Le but est de déterminer le potentiel hydrique d'un tissu ou d'un organe (par exemple, d'une feuille), c'est à dire, évaluer l'état hydrique d'une plante.

Définition et principe :

Le potentiel hydrique (Ψ) foliaire traduit l'état de liaison de l'eau à l'intérieur des tissus végétaux. Ψ est une grandeur thermodynamique intensive (elle ne dépend pas de la masse d'eau) qui détermine le sens des échanges d'eau entre deux points de l'ensemble formé par le sol, le végétal et l'atmosphère. (Ce que ne peuvent déterminer d'autres grandeurs comme l'humidité pondérale, la teneur en eau ou teneur relative en eau.. qui sont en outres des indicateurs d'utilisation très souvent limitée aux conditions de laboratoire)

Il se mesure en unité de pression (équivalent à une énergie par volume) bars ou mégaPascals (Mpa) : 1Mpa=10 bars ; 1 bar ~ 40 millimoles.

Il est la somme algébrique des potentiels osmotique et de turgescence :

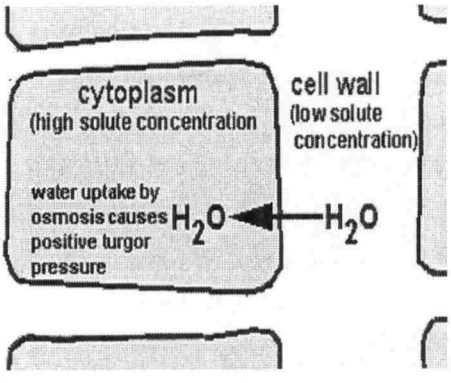
$\Psi_H = \Psi o + \Psi_t$ avec les termes Ψ_H et $\Psi_o < 0$ et $\Psi_t > 0$.

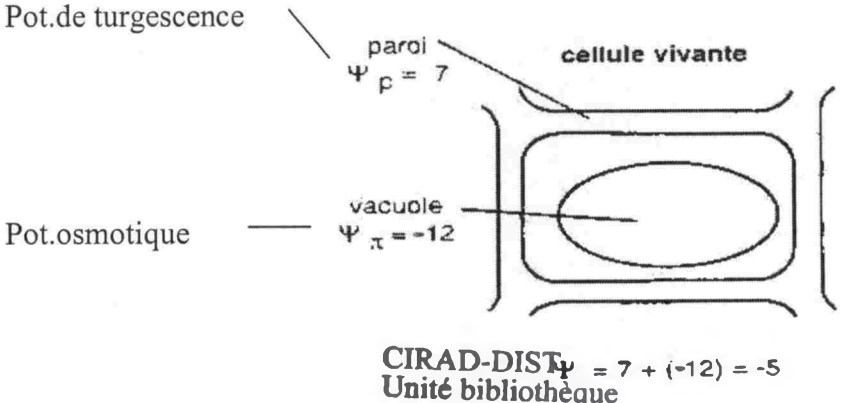
Ψ_t potentiel de turgescence correspondant à la pression hydrostatique positive à l'intérieur des cellules.

Ψo potentiel osmotique caractérisant les effets des solutés dilués sur le potentiel hydrique.

La cellule végétale est réduite à deux éléments. D'une part sa vacuole, dont le contenu, supposé occuper tout le volume cellulaire a une certaine pression osmotique (« potentiel osmotique ») ; d'autre part une enveloppe mince « élastique », supposé hémiperméable, c'est à dire perméable à l'eau seulement. Celle-ci représente l'ensemble « paroi+membrane » des végétaux.

Elle exerce sur le contenu cellulaire une certaine pression (pression ou « potentiel de turgescence »).

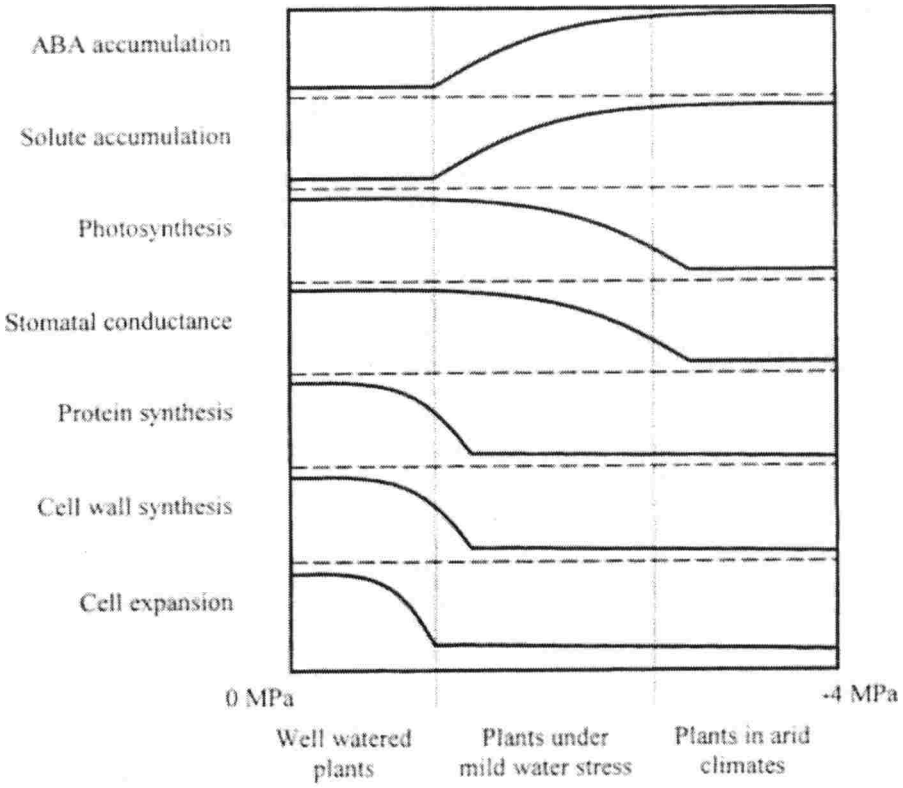




CIRAD-DIST
Unité bibliothèque
Lavalette

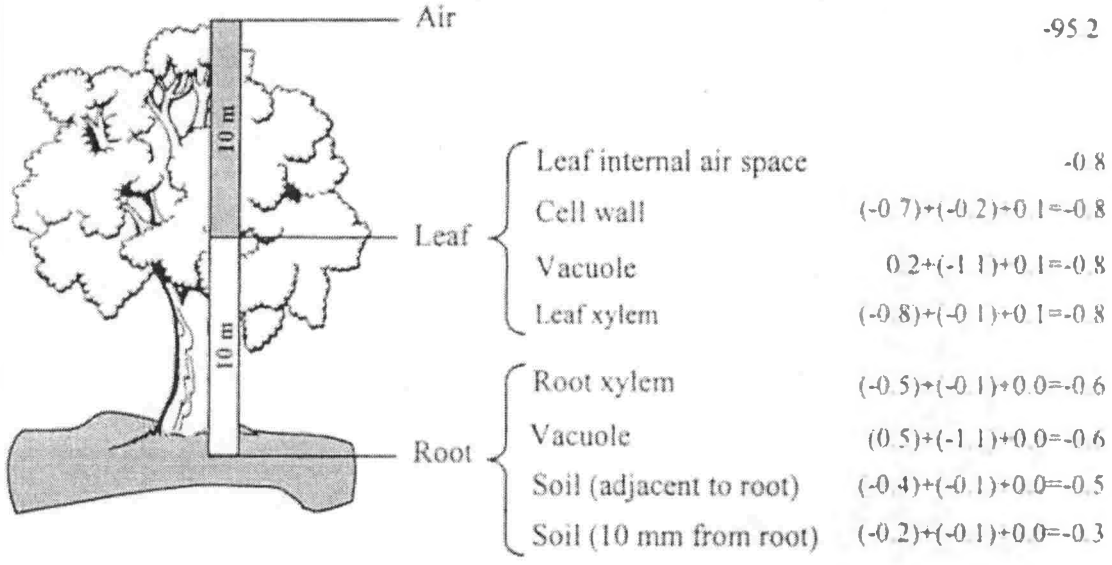
C'est un très bon indicateur de l'état physiologique de la plante car la photosynthèse, l'allongement cellulaire, l'ouverture stomatique... sont très influencés par le potentiel hydrique et ses composants.

Plus l'eau est lié dans un système, et plus son activité y est faible, donc plus le potentiel hydrique du système est bas.
Lorsque sa valeur absolue est faible (de 1 à 5 bars), la plante transpire sans difficulté. Lorsqu'il s'élève (au delà de 10 bars), des mécanismes de régulation provoquent la fermeture des stomates.



La mesure du potentiel hydrique est un outil simple de mesure de l'état de l'eau dans la plante, son utilisation a permis de comprendre les mouvements de l'eau dans celle-ci et de repérer son niveau de confort hydrique. L'eau circule dans le système sol-plante-atmosphère sous l'action des gradients de potentiel hydrique. Le transport de l'eau se fait des racines vers les feuilles et par le même fait vers l'atmosphère par la transpiration, donc d'un potentiel hydrique plus élevé vers un potentiel hydrique qui diminue (du + vers le -).

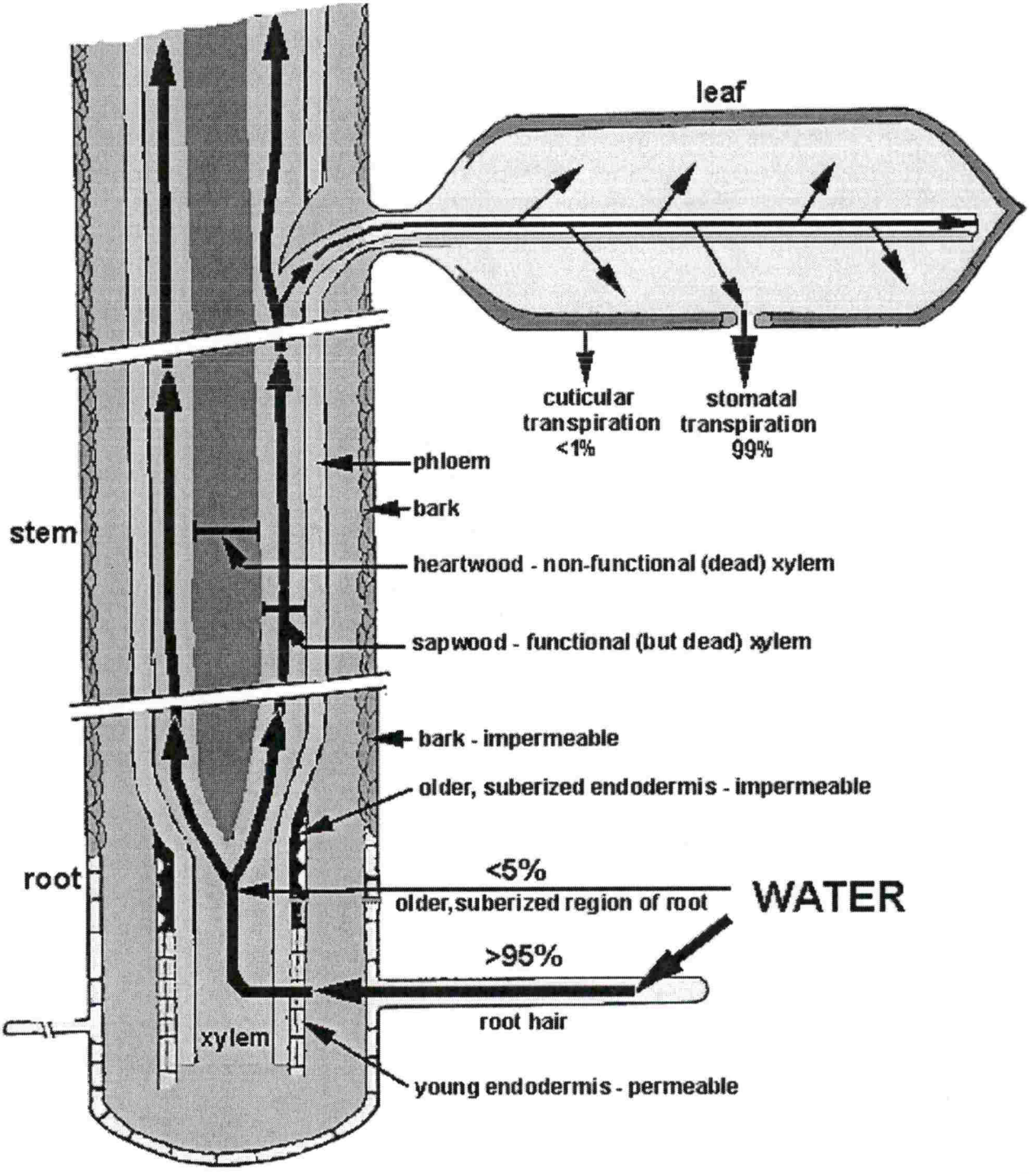
$$\psi_p + \psi_s + \psi_g = \psi$$



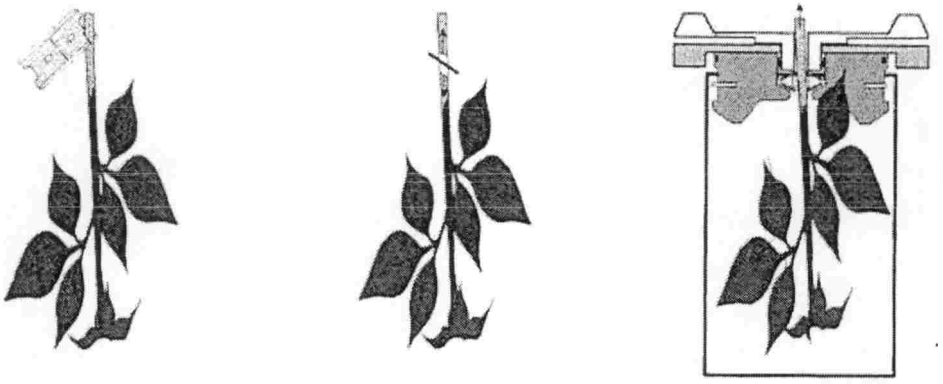
En fait, les plantes ne possèdent pas leur propre moteur pour faire monter la sève brute dans les vaisseaux. Elles exploitent simplement un phénomène purement physique, l'évaporation. Au niveau des feuilles, de petits orifices ménagés dans l'épiderme, les stomates, mettent en communication les tissus sous-jacents riches en eau avec l'atmosphère. L'eau s'évapore à ce niveau, en fonction des conditions climatiques (humidité relative et agitation de l'air, température), " tirant " la colonne d'eau remplissant les vaisseaux et assurant ainsi l'absorption racinaire et la distribution de la sève brute. Tant que la colonne d'eau est continue, la circulation est assurée. Ce phénomène, la transpiration foliaire, assure ainsi l'approvisionnement en eau des plantes. Cependant c'est également à travers les stomates qu'est prélevé le dioxyde de carbone atmosphérique nécessaire à la photosynthèse. Aussi, les plantes doivent à toute instant réaliser un compromis entre la nécessité, d'une part, de s'approvisionner en eau par les racines et en CO_2 par les stomates et, d'autre part, de limiter les pertes d'eau dans l'atmosphère par ces mêmes stomates, en particulier lorsque le sol contient peu d'eau. Elles disposent pour cela de dispositifs de contrôle de la transpiration : le degré d'ouverture des stomates est réglable par la plante selon les conditions internes et externes. En cas de risque de " stress hydrique ", par exemple lorsque le sol est sec ou lorsque l'évaporation devient trop importante en raison de la chaleur ou du vent, ils se ferment. Au contraire, si l'approvisionnement en eau est assuré, que l'évaporation n'est pas excessive et s'il y a de la lumière, ils s'ouvrent permettant une photosynthèse active.

L'ouverture des stomates contrôle donc indirectement les principaux processus physiologiques des plantes.

On estime que, lorsque la feuille transpire à régime constant, la quantité d'eau perdu est égale à la quantité de sève véhiculée dans le xylème dans le pétiole et que le potentiel hydrique de la feuille est le même en tout points.

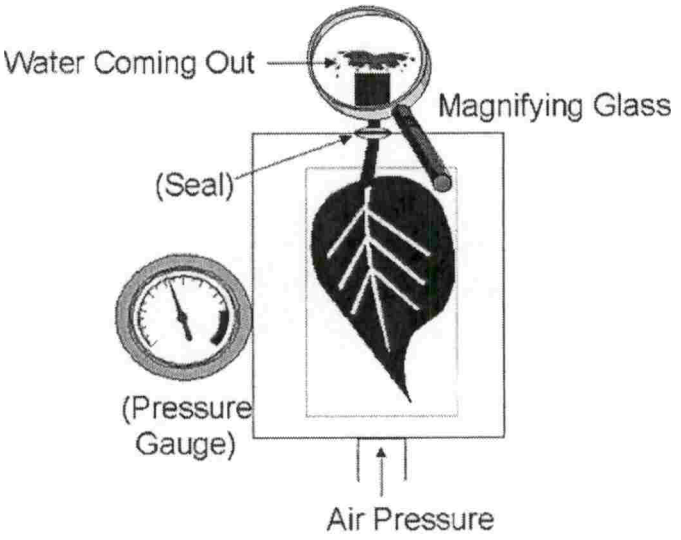


La mesure du potentiel hydrique s'opère dans une **chambre à pression** (ou bombe de Schölander), qui est un dispositif pour appliquer une pression d'air sur une feuille, ou même petite branche, racine ...
On y introduit la feuille fraîchement coupée avec l'extrémité de son pétiole arrivant à l'air libre à travers un joint d'étanchéité. Au moment de la section de la feuille, il y a retrait de la sève qui est sous tension dans le xylème (rupture de la colonne d'eau). Il est donc important de veiller à ensacher la feuille préalablement, et jusqu'à la mesure, pour minimiser les erreurs.
Le pétiole ou le limbe de la feuille dépasse de quelques millimètre à l'extérieur du bouchon afin de pouvoir observer ultérieurement l'affleurement de la sève au niveau de la section des vaisseaux.



A B C

La pression est ensuite augmentée très doucement dans la chambre par l'intermédiaire d'un robinet pointeau jusqu'à ce que la sève apparaisse au niveau du xylème. Le gaz utilisé est l'azote pur (qui a l'avantage de ne pas condenser lors de la détente),ou un mélange oxygène-azote pauvre en oxygène.
Pour plus de précision l'observation se fait à la loupe.
Plus la pression nécessaire est élevé, plus la tension est forte et plus le stress hydrique est élevé.
Les unités utilisés sont le Bar ou le Méga Pascal (1Mpa = 10 Bar)



La pression nécessaire à cette exsudation donne le potentiel hydrique de la feuille prélevée.
La pression requise pour amener le potentiel du tissu à 0 est égale, au signe près (-), à la valeur du potentiel hydrique de la feuille avant sa mise sous pression.

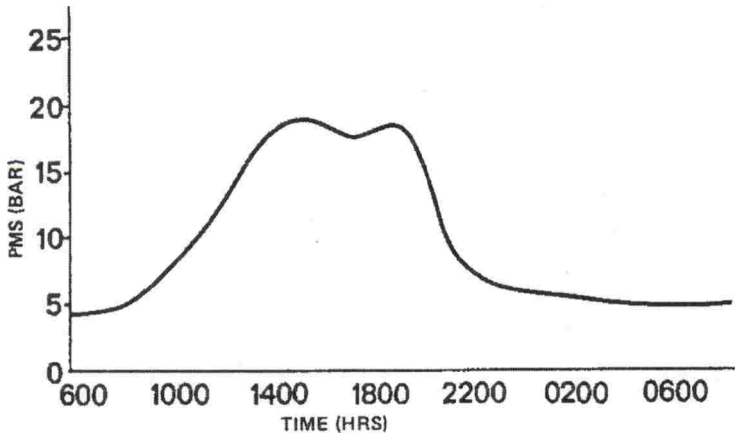
Remarque : Le potentiel hydrique peut parfois chuter sans pour autant observer une baisse de la turgescence des tissus. Ce phénomène est appelé « ajustement osmotique » où le changement du potentiel hydrique des tissus provient d'un changement du potentiel osmotique. (*cf.annexe* « ajustement osmotique »)

Cette méthode de mesure du potentiel foliaire reste une méthode de référence dans la mesure où elle fait appel à un appareillage simple et robuste ; mais elle souffre du handicap considérable d'être destructive et de ne pas pouvoir être automatisée en milieu naturel.
Elle ne permet donc pas l'étude continue et non agressive de la plante.
En revanche, il est possible, dans les conditions de laboratoire, de suivre en continu le potentiel hydrique au moyen d'appareillage électronique comme le micropsychromètre à effet Peltier.

La technique de la **presse à membrane** repose sur le même principe que la chambre de Schölander, c'est à dire l'application d'une pression sur la feuille. Cette pression est exercée par l'intermédiaire d'une membrane souple qui comprime la feuille contre une plaque en plexiglass transparent. La montée en pression se fait à l'aide d'une pompe hydraulique qui envoi l'huile vers la membrane. La pression appliquée est lu sur un manomètre de précision.
Afin de mieux visualiser la sortie de la sève du xylème, le morceau de feuille à étudier est placé sur une rondelle de papier filtre reposant sur la membrane souple. La pression appliquée est ici aussi égale à la valeur du potentiel hydrique foliaire lorsque l'on détecte l'apparition de taches plus sombres d'humidité sur le papier au niveau des sections des nervures secondaires.
Le système est donc parfaitement autonome et ne nécessite aucune source extérieure de gaz comprimé.
L'utilisation du potentiel hydrique foliaire, pour prévoir l'apparition de la contrainte hydrique à l'échelle de la plante ou de la feuille, revient à mesurer le potentiel foliaire :

- soit à l'aube, lorsque le potentiel hydrique foliaire atteint sa valeur maximale de la journée. Pour cette raison, ce potentiel est appelé le potentiel de base et il est considéré comme un indicateur de l'équilibre sol-plante ;

- soit très souvent dans l'après-midi, lorsque le potentiel foliaire atteint sa valeur minimale de la journée. Il est considéré alors comme un indicateur de l'état hydrique de la feuille.



Le potentiel foliaire de base est apparu dans beaucoup d'études comme un critère particulièrement performant pour caractériser l'état hydrique de la plante, au moins lorsque le système racinaire fonctionne normalement. Le potentiel foliaire minimal peut-être en revanche un indicateur plus ou moins intéressant selon la stratégie de l'espèce végétale adoptée en condition de contrainte hydrique. En effet, si l'espèce en question observe un comportement isohydrique, c'est à dire qu'elle maintient un potentiel hydrique relativement élevé dans les tissus végétaux pendant la période chaude de la journée, le potentiel foliaire minimal n'est pas un indicateur sensible à la contrainte hydrique. Dans le cas d'une espèce ayant un comportement anisohydrique (comportement inverse au cas précédent), le potentiel foliaire minimal devient au contraire un indicateur intéressant.

Remarque :
D'autres techniques existent pour exprimer la teneur en eau des tissus, comme le RWC ou *Relative Water Content* (*cf.annexe* : RWC)

Références :

* Walker,S. ; Oosterhuis,D.M. , 1985, Pressure chamber measurements using two wheat leaves. *Plant and Soil*, Vol.87, No.2, pp.309-310.

* Markhart, A.H. ; Smit-Spinks,B. , 1984, Comparison of J-14 hydraulic press with the Scholander pressure bomb for measuring leaf water potential. *HortScience*, Vol.19, No.1, pp.52-54.

* Tanguilig,V.C. ; Yambao,E.B. ; O'Toole,J.C. , 1987, Water stress effects on leaf elongation, leaf water potential, transpiration, and nutrient uptake of rice, maize, and soybean. *Plant and Soil*, Vol.103, No.2, pp.155-168.

* Kobata,T. ; Takami,S. , 1984, Estimation of the leaf water potential in rice by the pressure chamber technique. *Japanese Journal of Crop Science*, Vol.53, No.3, pp.291-298.

TABLE I

CROP PLANTS CLASSIFIED BY STRESS CATEGORIES

Low Stress Crops	Medium Stress Crops	High Stress Crops
Melon	Alfalfa	Cotton
Tomato	Sugar beet	Olive
Lettuce	Grape	Walnut
Squash	Oats, Barley	
Celery	Wheat	
Bean	Corn	
Radish	Peach	
Carrot	Almond	
Rice	Green pepper	
Coffee	Pasture grasses	
Tobacco	Soy bean	
Pea	Citrus	
	Berries	
	Apricot	
	Mint	
	Potato	
	Avocado	

TABLE II

ESTIMATED PLANT MOISTURE STRESS RESPONSES FOR CATEGORIES OF CROPS

TYPICAL RANGE IN PMS LEVELS (MIN/MAX)*			PLANT RESPONSE TO STRESS
Low Stress Crops	**Medium Stress Crops**	**High Stress Crops**	
5/8	7/10	10/12	Growth not limited by water, supply adequate, maintains maximum shoot growth.
10/12	12/15	17/20	Slight to moderate shoot growth reductions. PMS changes rapidly in changing environment. Irrigate to maximize growth and productivity. Stress limits phloem transport, leaf expansion and diameter growth.
12/14	15/20	20/25	Stomata close, shoot growth stops. Growth rate declining overall. Irrigate to maintain growth. This level of PMS required for stress response, i.e. to limit vegetative growth or stimulate flowering.

* PMS GIVEN AS PREDAWN (BEFORE SUNRISE) AND MID-DAY STRESS LEVELS

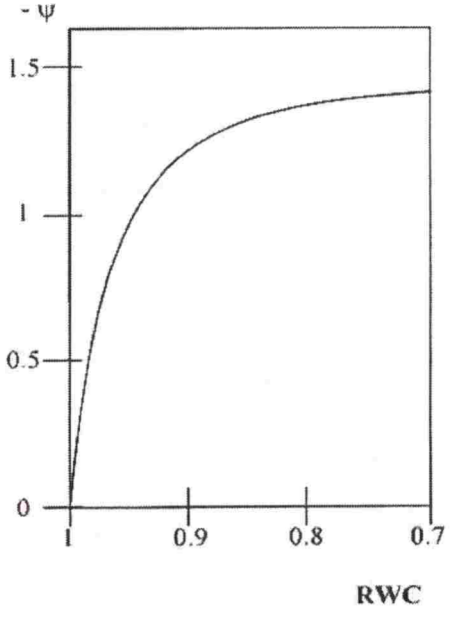
Rappels : Le RWC (Relative Water Content)

L'eau contenu dans les tissus foliaires peut être exprimé de plusieurs façon, notamment en incluant la quantité d'eau par unité de matière sèche et en pleine hydratation.
Le RWC est un indicateur de la balance hydrique d'une plante, car il indique la quantité absolue d'eau que la plante nécessite pour atteindre artificiellement un état de pleine saturation. Il y a ainsi une relation entre le RWC et le potentiel hydrique. Celle-ci varie selon la nature et l'age du matériel végétal.

Le RWC exprime la quantité d'eau en pourcentage, à un moment donné en relation avec la quantité d'eau à pleine turgescence.

$$RWC = \frac{(\text{poids frais} - \text{poids sec})}{(\text{poids pleine turgescence} - \text{poids sec})} * 100$$

En général, une valeur de *100 à 90%* relate une fermeture des stomates et une réduction de la croissance et de l'expansion cellulaire.
Une valeur de *90 à 80%* est corrélé à un changement dans la composition des tissus et des altérations de la photosynthèse et respiration.
Enfin, des valeurs *en dessous de 80%* implique généralement des potentiels hydrique de l'ordre de -1.5Mpa ou moins, produisant des changements dans le métabolisme avec arrêt de la photosynthèse, augmentation de la respiration, et accumulation de proline et acide abscissique.



Relation entre potentiel hydrique et RWC.

A\ L'eau du sol.

1\ Liaisons de l'eau.

L'humidité est exprimée en pourcentage de la masse. C'est une notion vague, car un sable, à 10% d'eau paraît humide alors qu'une tourbe à 50% d'eau sera sèche.

L'eau peut-être libre ou liée aux constituants du sol. On trouve l'existence de plusieurs forces : osmotique, capillaire (tension superficielle), électrostatique (imbibition).

2\ Potentiel hydrique et succion.

ψ : c'est la force d'attraction entre l'eau et le sol. Le potentiel hydrique est égal mais de signe opposé à l'énergie qu'il faut appliquer pour libérer 1 gramme d'eau. La valeur de ce potentiel est toujours inférieure à 0. Plus cette valeur est basse, plus les liaisons eau/sol sont fortes. Quand un sol se dessèche, ψ va baisser. La succion représente la force d'attraction exercée du sol sur l'eau (cette succion est considérée comme une pression, ainsi que le potentiel hydrique).

3\ La capacité de rétention.

C'est la quantité d'eau (en gramme), contenue dans 100g de sol après centrifugation à 500G ou après drainage.

4\ Le point de flétrissement.

Le point de flétrissement permanent est le taux d'humidité d'un sol, pour lequel, une plante flétrie irréversiblement (sable 5%, limon 12%, argile 27%, tourbe 50%).

5\ Réserve utilisable.

La réserve utilisable est la mesure de la quantité d'eau utilisable par la plante. C'est la différence entre la capacité de rétention et le point de flétrissement initial. Cette réserve représente généralement la moitié de la capacité de rétention. Un sol léger aura besoin d'un arrosage fréquent alors qu'un sol lourd n'en aura pas besoin.

B\ L'eau dans la plante.

1\ La teneur en eau des végétaux.

Leur grande vacuole leur sert de réservoir d'eau.

Dans la plante, le xylème et le phloëme sont les vaisseaux qui conduisent les deux sèves. Le xylème est un ensemble de tissus morts, où circule la sève brute (eau +sels minéraux). Le phloëme est composé de tissus vivants où circule la sève élaborée (eau + sels minéraux + substances organiques).

θ = %eau = [(MF - MS)/MF]*100 ; MS =Matière Sèche ; MF = Matière Fraîche
Déficit en eau : D= (θm - θ)/θm ; θm = teneur maximum ; θ = teneur réelle.
La teneur en eau diminue avec l'âge de la plante, dans les graines, on trouve entre 5 et 10% d'eau.

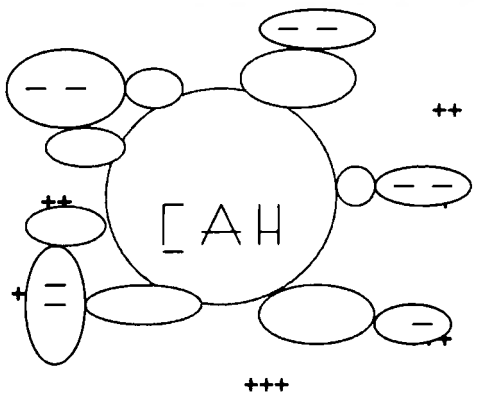
2\Les états et rôles de l'eau dans la plante.

On trouve l'eau sous deux états :

- L'eau libre : elle peut être en solution (dans les vacuoles ou les sèves), sous forme de vapeur (dans les méats, dans la chambre sous-stomatique).
- L'eau liée : elle peut être liée par la force osmotique, par la force capillaire (tensions superficielles), par les forces d'imbibition (force électrostatique ou colloïde).

Les colloïdes sont des macromolécules très hydrophiles, comme les argiles ou l'humus.
L'eau de constitution, est l'eau intra-moléculaire qui fait intervenir des forces très énergétiques.

Le CAH est le complexe argilo-humique.



Le rôle du CAH :

- mécanique : il maintient la turgescence des cellules, donc le port des végétaux. Une perte d'eau entraîne un flétrissement.
- physiologique: dans le milieu réactionnel de la cellule, l'eau est le solvant des molécules organiques. Cette eau sert de véhicule aux aliments et permet donc la circulation des constituants de la sève.

3\ la diffusion et la pression osmotique.

Le passage de molécules dissoutes à travers la membrane (avec perméabilité spécifique) entraîne un phénomène passif. De part et d'autre de la membrane, on assiste à un équilibrage grâce à l'agitation thermique : le mélange devient homogène. Avec une membrane hémiperméable, les courants d'eau vont égaliser les états énergiques des deux côtés.
La pression osmotique d'une solution, est l'attraction exercée par cette solution sur les molécules d'eau, lorsqu'elle est séparée par une membrane

hémiperméable. La pression est donnée par la loi de Vant'Hoff : $\pi.v = nRT = (m/n)RT \Leftrightarrow \pi=(R.N)/(V.T)=RTC$

Osmose = endosmose (ext. → int.) + exosmose (int. → ext.).

4\ Variation de la teneur en eau dans la cellule.

L'eau est en grande partie dans la vacuole. L'eau exerce, grâce à la vacuole, au cytoplasme, au plasmodesme, une pression de turgescence sur la paroi. Les ions et molécules, dans la vacuole, lui confèrent une pression osmotique qui attire l'eau.

- La cellule dans un milieu hypotonique : l'eau rentre dans la cellule qui devient turgescente à cause d'une variation de volume cellulaire.
- La cellule dans un milieu hypertonique : l'eau sort et on assiste à une plasmolyse.

5\ Absorption de l'eau.

En un jour, la plante absorbe un volume d'eau équivalent à sa masse. Les plantes aquatiques absorbent l'eau sur toute leur surface. Les plantes supérieures ont leur absorption assurée par leurs poils absorbant (fixés sur les racines), et pour beaucoup d'entre elles, par des mycorhizes. C'est l'eau la moins liée au sol qui va être utilisée par la plante (on parle de liaisons osmotiques et capillaires).

6\ Le transport de l'eau.

L'eau et les sels minéraux sont transportés par les poils absorbants jusqu'à l'endoderme. Le cheminement se fait par la loi de l'osmose (phénomènes physiques). Il y a déplacement par voie apoplastique (à travers la paroi) et symplastique (à travers les vacuoles et le cytoplasme).

Au niveau de l'endoderme, la couche cellulaire subérifiée tangentiellement (bandes de Caspary) oblige un passage par voie symplastique.

Jusqu'au cylindre central la pression (poussé) est racinaire. C'est un processus nécessitant de l'énergie métabolique.

Au niveau du cylindre central, on a un cheminement vertical qui se fait dans le xylème par un processus physique fondé sur l'existence d'un gradient de potentiel hydrique (différence de potentiel entre le sol et l'atmosphère). L'assimilation (ou aspiration) par les feuilles permet l'évaporation (phénomène transpiratoire). L'atmosphère a un potentiel hydrique très négatif et soutire en permanence l'eau de la plante, créant ainsi un flux transpiratoire. Cette aspiration entraîne une dépression dans les vaisseaux du xylème. C'est ce phénomène qui a entraîné sa lignification.

7\ Emission d'eau par la plante.

Pour qu'il y ait transpiration, il faut que ψ soit très négatif. La différence de potentiels dépend de l'humidité relative de l'air. Le problème pour les plantes des pays équatoriaux est que l'humidité relative est de 100%. Il n'y a donc pas de différence de potentiels, donc pas de transpiration. Le transport est réalisé par les stomates aquifères hydatodes qui expulsent de l'eau. Pour cette vaporisation, il y a un besoin d'énergie solaire (95 pour cent par les stomates, 5% par la cuticule).

8\ Les stomates.

Ce sont des cellules particulières situées dans les feuilles. Elles ont une forme réniforme et sont accompagnées de 2 grosses cellules (cellules compagnes ou annexes) : c'est l'ostiole (là où circulent les gaz). Souvent, on observe la présence d'une chambre sous-stomatique.
Remarque: chez les monocotylédones, les stomates se trouvent sur les 2 faces des feuilles.

La structure :
- La paroi a des épaisseurs différentes : la partie interne est épaisse et cutinisée (d'où sa rigidité) ; la partie externe est fine et cellulosique (flexibilité).
- Si la cellule est turgescente, l'ostiole s'ouvre sinon elle reste fermée. C'est le mouvement de l'eau qui commande l'ouverture (K^+, Cl^-, $malate^{2-}$).

Mesure de la température de surface avec un radiothermomètre.

(indicateurs indirects de l'état hydrique de la plante)

Objectif :

Mesure de la température superficielle d'un objet, sans contact.

Principe :

La thermographie, lorsque appliquée aux végétaux, se base sur l'existence de spécificités physiologiques chez ceux-ci. Les plantes contrôlent leurs échanges gazeux avec l'environnement et leur transpiration par le biais des stomates, de petits pores situés à la surface du végétal (Heller *et al.* 1993). L'induction d'un stress chez le végétal engendre la diminution des échanges gazeux avec l'environnement et la fermeture des stomates menant à la hausse de la température du végétal (Carter *et al.* 1996) (Chaerle *et al.* 2002) (Garbe *et al.* 2002). Ces différentes fonctions sont liées à la mobilité des nutriments et conséquemment à la productivité du végétal en général (Chaerle *et al.* 2000). Plus précisément, un stress imposé à un plant engendre une diminution de sa photosynthèse et conséquemment une baisse dans sa demande de dioxyde de carbone (CO_2) qui influencera à la baisse la conductance stomatique. Ceci est présumé réduire la transpiration et augmenter ainsi la température de la feuille (Nobel 1991). Par contre, la forte dépendance de la température de la feuille à la température de l'air, l'influence importante des mouvements d'air et l'humidité de l'air ambiant sont des facteurs qui viennent uniformiser les températures des végétaux et rendre la détection par thermographie plus difficile (Carter *et al.* 1996).

La réduction de la transpiration végétale, suite à un accroissement de résistance stomatique, diminue considérablement la consommation d'énergie. celle-ci se trouve en partie dissipée sous forme de chaleur sensible par accroissement de la valeur de la température de surface (feuillage). Les changements de température de surface sont associés à des variations de l'émission de rayons infrarouges qui sont détectés par des thermomètres infrarouges portables. Il devient alors possible d'utiliser la température de surface ou radiative, pour prévoir l'apparition de la contrainte hydrique. Deux voies ont été suivies pour atteindre cet objectif (Jackson, 1982)

- La première concerne la comparaison de la température de surface avec la température de l'air ;
- La seconde consiste à réaliser une mesure différentielle de la température de surface par rapport à une culture bien irriguée servant de référence.

La température de surface est une donnée complexe (Puech, 1987) qui dépend non seulement de l'état hydrique du couvert, mais également des conditions climatiques (vitesse du vent, passage nuageux), des conditions de mesure (angle et surface de visée) et des conditions de la culture (structure du couvert, orientation des rangs, degré de couverture du sol, état phytosanitaire). L'interprétation des mesures de température de surface doit prendre en compte l'ensemble de ces paramètres.

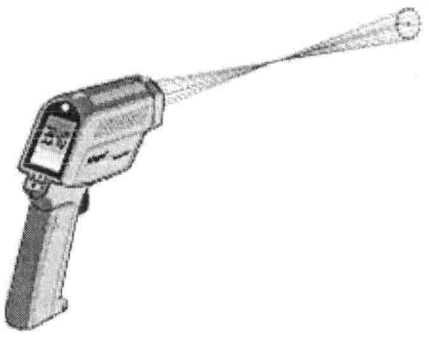
Le bilan des études réalisées depuis une dizaine d'années montre que les indices fondés sur la température de surface semblent être intéressants lorsqu'ils sont testés sur des surfaces étendues dans des climats secs caractérisés par un déficit hydrique de l'air important.

Le radiothermomètre :

Le radiothermomètre est un instrument mesurant le rayonnement électromagnétique dans un domaine de longueur d'onde se trouvant dans l'infrarouge thermique ou infrarouge lointain. (de 0.75μm à 1000μm). La grandeur mesurée est une radiance. Lorqu'on oriente le radiothermomètre vers une surface, la principale source de rayonnement est son émission qui dépend de la température de surface. Celle-ci est la grandeur recherchée. Elle est déduite de la mesure de radiance. Cette température est définie par la température superficielle d'une épaisseur de quelques micromètres.

Tout corps porté à une température émet un rayonnement dont l'intensité dépend de sa température.
Cette énergie est décrite par la loi de Planck pour un corps noir. Un corps noir est un émetteur parfait qui convertit toute l'énergie radiative reçue en chaleur, indépendamment de la bande spectrale considérée.
En général les corps observés ne sont pas des corps noir. A une température donnée, l'énergie radiative émise est inférieure à celle émise par un corps noir porté à la même température. On définit l'émissivité (ε) comme le rapport entre l'énergie radiative émise par la surface considérée et l'énergie émise par le corps noir à la même température.
L'émissivité est une propriété des surfaces. Dans le cas des surfaces naturelles, l'émissivité est généralement supérieure à 0,9. (environ 0,98 pour les mesures en agriculture)

Les optiques du radiothermomètre collectent les radiations infrarouge.
Celles-ci sont focalisées sur un détecteur qui les convertient en signal électrique proportionel à la température de l'objet.
L'appareil est calibré pour un corps noir. La température affichée sera donc corrigée en fonction de l'émissivité du matériau.
Pour mesurer la température d'un objet, il suffit de pointer la sonde et la température s'affiche sur le thermomètre numérique. En fonction de la distance séparant la sonde de la cible, la grandeur de la surface mesurée varie. Ce rapport « distance de la cible/diamètre du champ de mesure » aussi appelé champ de vision, précise le diamètre de la surface ciblé en fonction de son éloignement. Plus on se rapproche de la cible, plus la surface de mesure est petite et meilleure est la mesure.



Utilisation :

- Mesure de température de surface en général (de -30°C à +900°C)
- Utilisation en agronomie pour déterminer la température de surface d'un couvert végétal.
- Détermination du CWSI (Crop Water Stress Index) : Indice estimant l'état de stress d'une plante, basé sur la transpiration.

Autres techniques :

• Variations de diamètre des organes végétaux :

Les études de transfert hydrique dans la plante mettent en évidence l'existence des cycles journaliers de variation de teneur en eau dans les différents organes de la plante (Huguet, 1985). La mesure, au moyen d'un capteur sensible, des microvariations de dimension de certain organes de la plante (tige et fruits en particulier) permet de révéler l'intensité des variations de leur contenu en eau (dendrographe). Celle-ci augmente fortement lors de l'apparition d'un déficit dans l'alimentation hydrique de la plante.

L'avantage de cette méthode est qu'elle s'appuie sur des mesures automatisables non destructives. L'inconvénient est que son application nécessite une détermination préalable de la valeur seuil correspondant à l'apparition de la contrainte hydrique. Or celle-ci varie fortement selon l'espèce, la dimension de l'organe mesuré et présente une variabilité important entre plantes d'une même population.

• Les signaux acoustiques :

La diminution du potentiel hydrique des tissus chez les plantes ligneuses provoque l'embolie, c'est à dire la cavitation de certains vaisseaux. Celle-ci consiste en l'apparition dee bulles de vapeur d'eau et d'air qui diminuent la conductivité hydraulique dans ces vaisseaux (Milburn, 1966). La soudaine variation de pression qui se produit dans un vaisseau qui cavite est associée à une production d'énergie sous forme d'émissions acoustiques produites par les vibrations. Des détecteurs ultrasons peuvent rendre audible ces émissions, pronostiquer le début de la cavitation et par conséquent de l'apparition de la contrainte hydrique.

L'utilisation de cette technique nécessite l'emploi de capteurs très perfectionnés pour distinguer les sons produits par la cavitation des bruits normaux de l'environnement ?

Par ailleurs cette méthode n'est pas encore adaptée aux cas des cultures herbacées.

Références :

* shock, G. N. (1992). "Infrared thermometry and the crop water stress index (history, theory,baselines)." Journal of production agriculture 5(4): 462-466.

* Everest, C. E. (1986). "Transfer of CWSI technology." American Society of Agricultural Engineers (Microfiche Collection) Fiche n° 86-2596: 8 Pages.

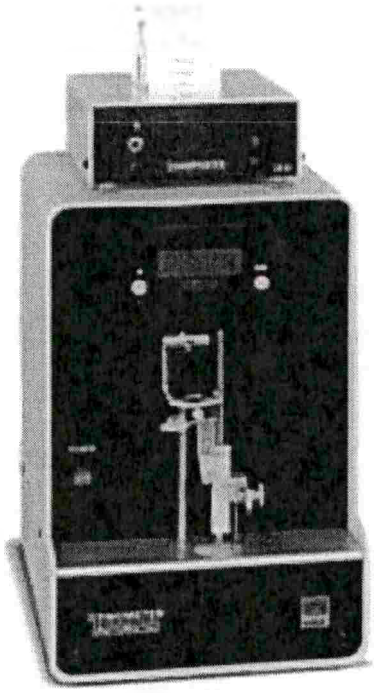
* Azzam.S.Tubaileh, T. W. S., David G.Lugg (1986). "Utilization of Thermal Infrared Thermometry for detection of water stress in spring barley." Agricultural Water Management 12: 75-85.

Mesure du POTENTIEL OSMOTIQUE
Le micro-osmometre automatique

Objectif :

Nous avons vu que le potentiel hydrique est la somme algébrique des potentiels osmotiques et de turgescence :
$\Psi_H = \Psi o + \Psi_t$ avec les termes Ψ_H et $\Psi_o < 0$ et $\Psi_t > 0$.

Le but est ici de déterminer les pressions osmotiques des sucs végétaux. On pourra en déduire au besoin, la valeur de la pression de turgescence des cellules, connaissant le potentiel hydrique. Il est toujours intéressant de connaître Ψ_t des tissus analysés dans la mesure où un certain nombre de fonctions physiologiques essentielles de la vie de la plante dépendent de la turgescence. (ex : la croissance cellulaire ou allongement, le maintien de la plante et le fonctionnement stomatique qui contrôle les échanges gazeux, transpiration et entrée du gaz carbonique nécessaire à l'assimilation carbonée).



Principe :

La méthode de détermination du potentiel osmotique repose sur la mesure de l'abaissement cryoscopique (lois de RAOULT). Schématiquement, une solution aqueuse possède un point de congélation inférieur à 0°C qui sera d'autant plus bas que la solution sera plus concentrée.
Les appareils sont constitués d'une source de froid (1 élément Peltier) et d'une thermistance insérée dans un pont de Wheatstone.
L'appareil est étalonné sur l'eau pure (0) et sur une solution étalon d'osmolarité connue (n milliosmoles par Kg d'eau).
L'échantillon de volume 100µl est refroidi par effet Peltier dans la chambre de mesure. Celui-ci est introduit dans un tube conique (Eppendorf), et mis à congeler. Une aiguille réfrigérée vient rompre la surfusion du liquide et provoque la prise en glace de la solution.
L'osmomètre détermine le point de congélation de solutions aqueuses. L'abaissement du point de congélation représente, par rapport au point de congélation de l'eau distillée, un mesurage direct à l'égard de la concentration osmolaire. L'eau pure se gèle à 0°C ; Une solution aqueuse avec une osmolarité de 1 mOsmol/Kg d'eau se gèle à -1.858°C.

L'appareil mesure la température au plateau de congélation. Elle est affichée, et convertie en milliosmoles.

Remarque : Cette technique nécessite toutefois une quantité importante de matériel végétal. Après la mesure du potentiel hydrique de la feuille lors du prélèvement, celle-ci est congelée puis pressée pour extraire les liquides cellulaires totaux (100µl sont nécessaires). Par différence entre potentiel hydrique et osmotique, on calcule le potentiel de turgescence.

Utilisation :

Elles sont de nature très diverse : en agro-alimentaire (teneur en eau du lait), contrôle de soluté, biochimie, biologie marine, physiologie végétale pour évaluer également l'effet d'un ajustement osmotique par la plante *(cf. annexe : ajustement osmotique).*

Annexe : L'ajustement osmotique

L'ajustement osmotique réfère à une augmentation nette de solutés dans les cellules, créée par une production active d'ions par la plante stressée, menant en une diminution du potentiel osmotique et, ainsi, en un appel d'eau dans les cellules. (acides organiques et inorganiques, carbohydrates principalement...). Ce phénomène permet donc à certaines plantes stressées hydriquement de maintenir la turgescence cellulaire du feuillage à un potentiel hydrique plus bas qu'il ne serait normalement possible.

Les feuilles d'une plante bien hydratée (condition normale) ont des valeurs de potentiel hydrique (relié au potentiel chimique de l'eau, c'est-à-dire à une mesure d'énergie disponible pour une réaction ou un mouvement) qui oscillent entre -0.2 et -0.6 MPa, alors que les feuilles des plantes subissant une température élevée et/ou une sécheresse (stress hydrique) peuvent voir cette même valeur descendre au alentours de -2.0 Mpa (Lord, 1999).

En condition normale, le transport de l'eau se fait des racines vers les feuilles et par le fait même vers l'atmosphère par la transpiration, donc d'un potentiel hydrique plus élevé vers un potentiel hydrique qui diminue (du + vers le -). De ce fait, l'eau ne pourra entrer dans la plante que si son potentiel hydrique est plus bas que celui du sol. C'est ce différentiel de potentiel entre les différentes parties de la plante qui explique le mouvement de l'eau.

En présence d'un stress hydrique (comme la température par exemple), la teneur en eau (%) du sol diminue considérablement. Lorsqu'on diminue la concentration en eau du sol, le différentiel de potentiel entre les racines et les feuilles change. La plupart des plantes ne peuvent survivre dans un milieu asséché parce que celui-ci est caractérisé par un potentiel hydrique plus bas que celui qui est nécessaire aux tissus végétaux pour un fonctionnement adéquat (Lord, 1999).
La plante doit donc se déshydrater au fur et à mesure que le sol sèche si elle ne veut pas voir son eau sortir par les racines. Mais cela n'arrive pas car cela provoquerait la mort de la plante.

Le phénomène d'ajustement osmotique intervient donc à ce moment là. Les cellules deviennent de plus en plus concentrées (ex: amidon qui est dégradé pour former du saccharose), ce qui crée une diminution du potentiel hydrique dans les cellules, augmente le gradient de potentiel hydrique entre l'intérieur des cellules et l'extérieur créant un appel d'eau vers les cellules. Les cellules exercent donc une

pression osmotique. Ce phénomène indique que l'eau va entrer dans la cellule et ce, jusqu'à ce que le potentiel hydrique à l'intérieur de la cellule égale celui de l'extérieur (dans la solution ou lequel la cellule baigne) d'où un arrêt du mouvement de l'eau (pas de perte d'eau).

Le solutés dont l'accumulation permet la diminution du potentiel osmotique et qui contribueraient ainsi à l'ajustement osmotique sont :

- *Les ions inorganiques*, tels que le potassium, qui contribue à 40% environ de l'osmolarité (Gaudillière et Barcelo, 1990) ; le nitrate pourrait également jouer, chez certaines espèces, un rôle important : sa teneur augmente considérablement, en cas de stress hydrique, dans les feuilles immatures de tournesol (jones et al, 1980).
- *Les sucres solubles* auraient un rôle majeur ; leur participation à l'abaissement du potentiel osmotique a été mise en évidence chez le sorgho (Jones, 1980) et le blé (Johnson, 1984)
- *Les acides aminés* : La teneur en acide aminés libres augmente significativement en situation de déficit hydrique chez le sorgho. Parmis eux, la proline joue un rôle particulièrement important : son accumulation en cas de stress hydrique est spectaculaire ; on lui attribue un rôle d'osmoticum au niveau du cytosol et au niveau de la vacuole, mais aussi un rôle de protection des membranes et des systèmes enzymatiques, et de régulation du pH (Venekamp, 1989)
- *Les acides organiques* : l'acide malique contribuerait (pour une part assez faible toutefois) à l'abaissement du potentiel osmotique chez le sorgho (Newton et al, 1986)

L'ajustement osmotique apparaît aujourd'hui comme un mécanisme majeur d'adaptation à la sécheresse. Il permet le maintien de nombreuses fonctions physiologiques :

- Photosynthèse, transpiration, croissance...
- Il peut intervenir à tous les stades du développement.
- Son caractère inductible suggère qu'il n'a pas (ou peu) d'incidence sur le rendement potentiel.

Références :

Kramer, P.J. 1983. Water relations of plants. Academic Press, New-York (USA).

Lord, Daniel, 1999. Physiologie végétale section III, UQAC, chapitre 8, 45 p.

Suivi de la solution de sol et de son potentiel hydrique : Le tensionic

Objectif :

Le tensionic est utilisé pour l'extraction de solution liquide du sol en vue d'analyse ultérieure. Il fournit également des informations concernant le potentiel hydrique du sol.

Principe :

Prélèvement de la solution de sol :

Le tensionic est une bougie poreuse à capacité réduite, dont la porosité permet un échange diffusif, non sélectif pour la plupart des minéraux du sol. Cette extraction est rendu possible grâce à une céramique type « haut flux » qui va permettre un transfert de solution sans dépression.
Le tensionic doit être rempli d'eau dégazée et sera implanté dans le sol à l'aide d'une tarière. On veillera à assurer un contact parfait entre le sol et la céramique poreuse, au travers d'une boue représentative du sol à la profondeur où l'on se propose de faire les mesures.
Il permet de mesurer la concentration ionique des éléments solubles présents dans le sol par échanges diffusifs des minéraux du sols et la bougie poreuse contenant l'eau distillée. Un temps d'équilibre de plusieurs jours (>5jours), variable suivant l'humidité volumique, est nécessaire pour obtenir une valeur représentative du milieu.
L'utilisation de cet appareil est limitée à des sols non caillouteux et dont la teneurs en eau reste supérieure aux 2/3 de la capacité au champ.

Fonction Tensiomètre :

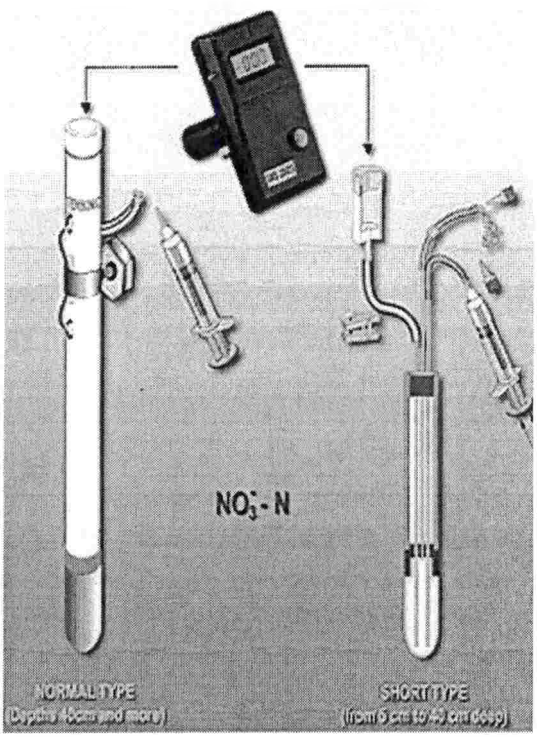
Le tensionic permet aussi une mesure de charge hydraulique identique à celle obtenue à l'aide d'un tensiomètre.
La grandeur mesurée est le potentiel hydrique : Le potentiel traduit l'état de liaison de l'eau dans le sol ou la quantité d'énergie qu'il faudrait fournir pour en extraire son eau.

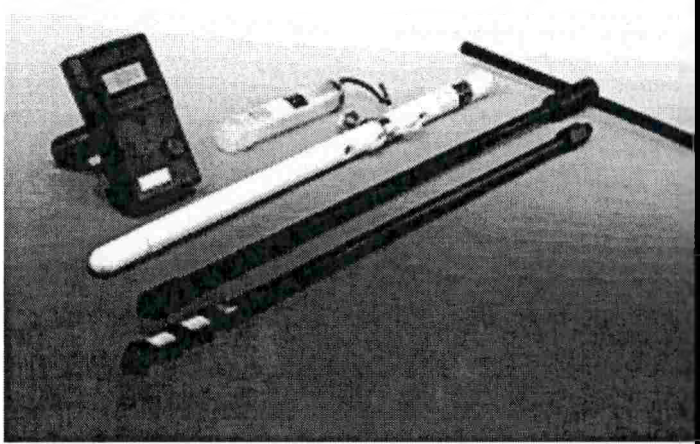
CIRAD-DIST
Unité bibliothèque
Lavalette

En toute rigueur, le potentiel hydrique s'exprime en J/Kg. Dans la pratique, on utilise une unité de pression (Mpa) ou une hauteur d'eau (m) qui correspondent aux grandeurs mesurées pour caractériser le potentiel hydrique.
La méthode tensiométrique permet de mesurer le potentiel hydrique du sol en laboratoire ou sur le terrain. Le principe de mesure consiste à placer une bougie poreuse saturée d'eau dans le sol. Cette bougie est reliée à un manomètre par un circuit hydraulique étanche. Le sol va engendrer une succion au niveau de la bougie qui se traduit par un transfert d'eau de celle-ci vers le sol. Ce flux se répercute par une chute de la pression hydrostatique dans le circuit hydraulique qui est mesurée par un manomètre.
La mesure tensiométrique présente un domaine de validité compris entre 0 et 0.1 MPa. Cette limite résulte du fait qu'une colonne d'eau ne peut pas être physiquement maintenue sous une succion supérieure à 0.1 MPa.

Utilisation :

- Pilotage de l'irrigation et de la fertilisation azotée minérale.
- Identification des remontées de nappe phréatiques dans la zone racinaire (anoxie, source d'azote supplémentaire pour le couvert, remontée de sel...)
- Diagnostic du risque de lessivage en parcelles agricoles.
- Mesure du potentiel hydrique du sol





Le tensionic présenté avec le tensimètre SMS 2500 et une tarière.

Références :

* Cuny H., and J. Wery. 1998. Mesures simultanées de la concentration en nitrate et du potentiel hydrique de la solution du sol pour évaluer le risque de lixiviation du nitrate en parcelle agricole.

* Moutonnet P., G. Guiraud and C. Marol. 1989. Le tensiomètre et la teneur en nitrates de la solution du sol. Bulletin du G.F.H.N. 26:11-29.

* Moutonnet P., and J. C. Fardeau. 1997. Inorganic nitrogen in soil solution collected with tensionic samplers. Soil Science Society of America Journal. 61:822-825.

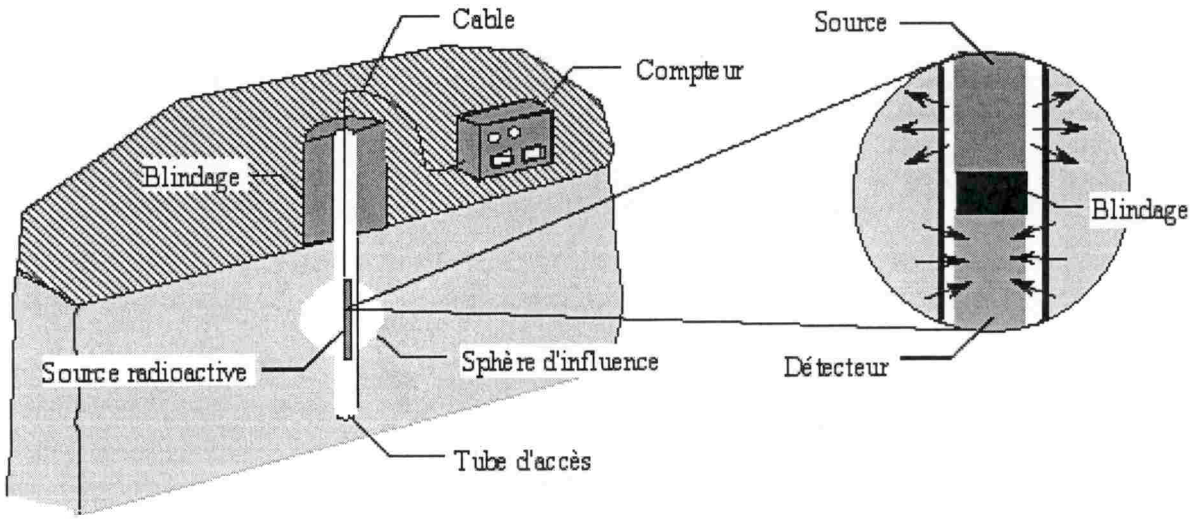
* Poss R., A.D. Noble, F.X. Dunin, and W. Reyenga. 1995. Evaluation of ceramic cup samplers to measure nitrate leaching in the field. European Journal of Soil Science. 46:667-674.

Mesures indirectes de la teneur en eau des sols

Les mesures indirectes reposent sur le principe que certaines propriétés physiques du sol, telles que sa constante diélectrique ou la rétro-diffusion d'un flux de neutrons, sont principalement influencées par la teneur en eau du sol. Ces méthodes font appel à une relation d'étalonnage qui relie la teneur en eau à la grandeur physique mesurée. Cette dernière peut également être influencée par d'autres facteurs (T° du milieu, composition chimique des constituants solides, salinité...) qu'il conviendra de prendre en compte pour minimiser l'erreur commise sur l'estimation de la teneur en eau.
Il existe principalement deux grandes familles de méthodes indirectes : Les méthodes nucléaires et les méthodes basées sur la constante diélectrique des sols, ces dernières permettant l'automatisation des mesures.

Mesures nucléaires : L'humidimètre neutronique

Cet instrument est composé d'une source radioactive émettant des neutrons qui se propagent dans le sol. L'énergie cinétique de ces neutrons va diminuer à chaque collision avec d'autres atomes. La perte d'énergie est d'autant plus grande que le choc intervient entre masses comparables. Ceci explique la sensibilité du ralentissement des neutrons au nombre de chocs avec les atomes d'hydrogène. On montre que le nombre de neutrons à faible énergie cinétique reçus par un détecteur placé au voisinage de la source est proportionnel à la teneur en hydrogène du sol, dont la principale source de variations est reliée aux changements de teneur en eau du sol. Les mesures se font à partir d'un tube d'accès installé verticalement dans le sol. On fait coulisser la source et le détecteur dans le tube pour les placer à différentes profondeurs. La sphère d'influence de la mesure présente un diamètre d'environ 20cm. L'estimation de l'humidité nécessite un étalonnage spécifique pour chaque sol et parfois même pour chaque horizon de chaque site, en raison de l'influence de certains éléments chimiques et de la densité apparente du sol. Les utilisateurs ont le choix entre un étalonnage direct sur le terrain qui constitue une opération laborieuse et un étalonnage indirect qui consiste à mesurer les constantes de diffusion et d'absorption neutronique des sols.



Mesures diélectriques :

La constante diélectrique du sol dans le domaine des hautes fréquences électromagnétiques est une fonction de la nature des constituants du sol. Ainsi, la constante diélectrique relative des constituants minéraux varie entre 4 et 8 alors que celle de l'eau libre est voisine de 80 (Mätzler, 1990). La dépendance en humidité de le constante diélectique résulte du contraste important entre l'eau libre et les autres constituants. Les capteurs de mesure de la constante diélectrique vont donc être sensibles à la quantité d'eau présente dans le volume de mesure et donnent ainsi accès à l'estimation de l'humidité volumique du sol. Toutefois d'autres facteurs affectent également la constante diélectrique des sols.

Il est à noté que les volumes de mesures se trouvent confinés au voisinage des capteurs, ce qui implique qu'une hétérogénéité se trouvant à proximité du capteur se répercute par une modification de la sensibilité de la mesure à l'humidité. Pour minimiser les risques, il convient d'installer avec soin les capteurs en assurant un bon contact entre le sol et le capteur ou de choisir des capteurs de grandes tailles. Néanmoins un étalonnage sur le terrain sera souvent nécessaire pour effectuer des mesures non biaisées de teneur en eau.

La technique TDR (Time Domain Réflectometry) :

Elle est basée sur la mesure du temps de propagation d'une impulsion électromagnétique le long d'un guide d'onde enfoui dans le sol. Le guide se présente sous la forme de plusieurs aiguille parallèles (en général deux ou trois), mais d'autres configurations sont également possibles. La mesure intègre la constante diélectrique sur toute la longueur du guide d'onde. Pour des raisons de précisions, le guide d'onde doit mesurer au minimum 10 cm. Les mesures d'humidité par la technique TDR peuvent être mise en œuvre, soit de manière itinérante en installant les guides d'onde verticalement, soit sur site fixe en

installant les guides d'onde horizontalement, si on s'intéresse au profil hydrique, ou verticalement, si on se limite à l'humidité moyenne d'une couche donnée.

Cette méthode a l'avantage d'être non destructive, facile à mettre en œuvre et nécessite que peu d'information sur le milieu sondé. Son principal défaut est le faible volume échantillonné par les sondes.

Rappel:
La constante diélectrique est donnée par la formule : $F = \frac{1}{D} \cdot \frac{Q1Q2}{r^2}$

F = force d'attraction entre deux charges électriques
D = constante diélectrique
Q1, Q2 = les 2 charges séparées par une distance r dans un milieu uniforme

Le sol peut être considéré comme constitué par une matrice solide, ainsi que de l'air et de l'eau. La constante diélectrique de l'air est égale à 1, celle de la matrice solide oscille entre 2 et 5 tandis que celle de l'eau est d'environ 80. Ainsi, les variations de la teneur en eau du sol affectent de façon prépondérante la constante diélectrique de celui-ci.

La technique consiste à envoyer une impulsion électromagnétique dans un guide d'ondes généralement formé de deux électrodes (parfois trois) métalliques de longueur connue l et à analyser le temps de transit t, soit à partir du signal de retour de l'impulsion, soit en mesurant le temps de transit pour différentes tensions (Auzet A.V., 1998).

Les électrodes sont identiques et parallèles, en acier inoxydable (diamètre externe de l'ordre de 3 à 4 mm, espacement de 3 à 5 cm) et leur longueur choisie en fonction de l'épaisseur de sol à explorer. Elles sont reliées par un transformateur d'adaptation et un câble coaxial à un générateur d'impulsions de courant alternatif à une fréquence de l'ordre de 1 GHz (domaine des hyperfréquences).

La sonde TDR Trime employée sur le terrain

Représentation schématique d'un TDR à 2 et à 3 conducteurs - In Guyot, 1997

La vitesse de propagation c d'une impulsion électromagnétique le long du guide d'ondes est donné par la relation :

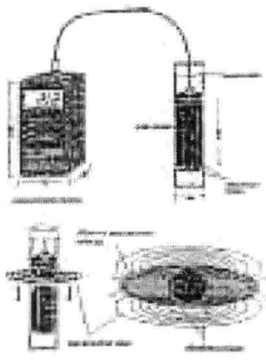
$$c = \frac{c_0}{\sqrt{\varepsilon \mu_r}}$$

er = constante diélectrique
mr = perméabilité magnétique : elle est égale à 1 pour les matériaux non magnétiques
c_0 = vitesse de la lumière

Connaissant la longueur l du guide d'ondes, la distance parcourue est connue (=2l) et la constante diélectrique er du sol peut être déduite du temps de transfert t.

$$\varepsilon r = \frac{c_o}{c} = \left(\frac{cot}{2l}\right)^2$$

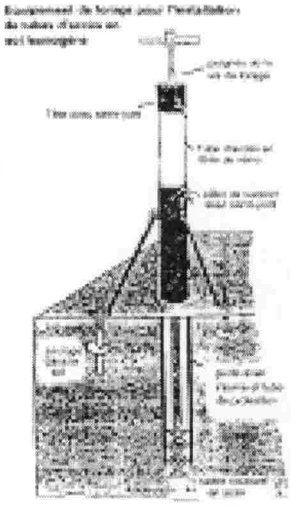
Parmi les sondes disponibles sur le marché, les géométries bi-tiges et tri-tiges sont d'usage courant, mais leur mise en place pour le suivi des profils hydriques suppose généralement l'ouverture d'un fosse, ce qui perturbe assez fortement le milieu.
La nécessité de suivi de routine des profils d'humidité a poussé au développement d'un nouvelle génération de sondes telle la sonde tube TRIME.
La sonde tube se compose d'un corps cylindrique en PVC muni de part et d'autre de deux plaques en aluminium servant de guide d'ondes.



La sonde tube TRIME et son volume de mesure (doc. fabriquant, IMKO)

Source : Auzet A.V. *et al*, 1998

L'insertion des tubes d'accès en fibre de verre doit être réalisée avec précaution et patience, afin d'obtenir le meilleur contact possible avec le sol. En particulier, le piégeage de vides au contact des tubes d'accès ou la modification de la densité apparente compromettrait sérieusement la qualité des mesures (Auzet A.V. *et al*, 1996).



Le système d'insertion pour l'installation des tubes d'accès (doc. fabriquant IMKO)

Source : Auzet A.V. *et al*, 1998

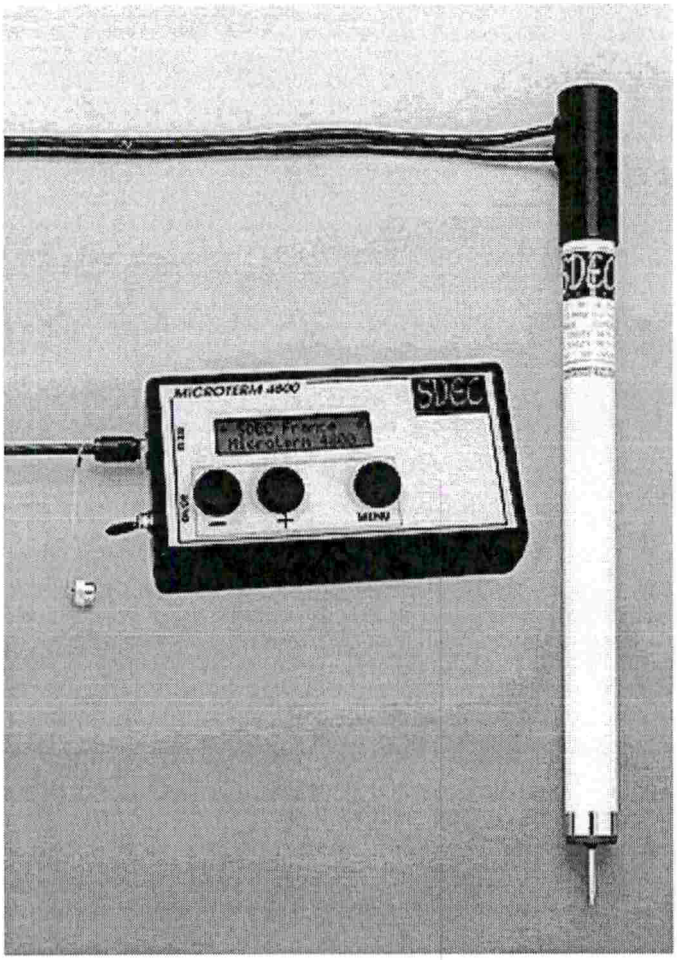
La méthode TDR présente l'avantage de mesures peu affectées par la composition du sol ou sa salinité. En revanche, des difficultés surviennent dans les sols hétérogènes où les perturbations du milieu lors de l'insertion des tiges ou du tube sont conséquentes et se répercutent sur la qualité des mesures.

La technique capacitive :

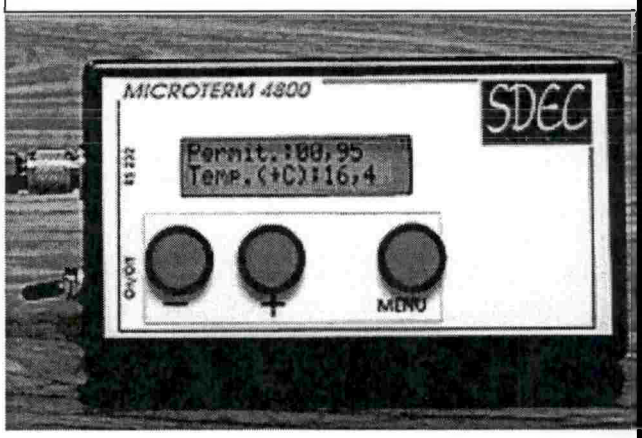
La constante diélectrique est déterminée en mesurant la capacité d'un condensateur composé d'électrodes et du sol comme milieu diélectrique. La taille des électrodes est généralement beaucoup plus petite (quelques cm) que celle des guides d'ondes de la TDR. La conversion analogique du signal délivré par un humidimètre capacitif est relativement standard et ne nécessite pas d'équipement spécifique d'enregistrement. Par conséquent, une telle technique se prête particulièrement bien à l'automatisation des mesures de teneurs en eau.

Exemple : le HMS 9000 :

Cet appareil est destiné à effectuer des mesures dans les sols à vocation agronomique. Il est destiné à une implantation de type « fixe ». C'est à dire que l'appareil sera installé dans le sol (après avoir fait un trou avec une tarière de diamètre égal à 22mm). L'utilisateur commencera à effectuer des mesures après 4 ou 5heures (temps de mise en équilibre avec le sol).



Indication de l'humidité volumique et de la tension de batterie.



Principe :

HMS 9000 est un humidimètre pour la mesure des teneurs en eau des sols, basé sur le principe de la mesure capacitive. Cet appareil, développé en collaboration avec l'I.N.R.A. (Science des sols, Avignon-France-), a fait l'objet de nombreuses années de recherche et représente actuellement une référence en matière de mesure d'humidité dans les sols. L'appareil offre un très haut niveau d'intégration puisqu'il contient toute son électronique dans le tube qui le constitue (Diamètre : 22 mm). HMS 9000 est ouvert à tous les systèmes d'acquisition de données, mais peut aussi fonctionner seul grâce à l'adjonction d'un petit boîtier (MICROTERM 4800) qui permettra d'en exploiter toutes les possibilités en temps réel. De par sa conception très "intégrée", il permet des mesures à des profondeurs allant de 3 cm à plusieurs mètres. Ceci est rendu possible grâce à de simples rallonges. Il est connectable sur toutes centrales d'acquisition de données (Boucle de courant : 4-20mA) disponibles sur le marché. La consommation en énergie électrique de cet humidimètre est particulièrement faible, permettant de ce fait une utilisation en continu durant de longues semaines sans intervention de l'opérateur. HMS 9000 est entièrement" programmable" par l'utilisateur. Cette programmation concerne les paramètres propres à la sonde ainsi que les coefficients "A" et "B" des équations d'humidités, relatives aux sols dans lesquels on effectue les mesures. HMS9000

est une sonde qui est étalonnée (comme permittivimètre) en usine, grâce à un jeu de milieux étalons.

Précision de la mesure : les sources d'erreur :

- Erreur intrinsèque de l'instrument de mesure :

Il s'agit des performances de l'instrument de mesure telles que la précision de la balance utilisée pour caratériser l'humidité gravimétrique (méthode directe de la teneur en eau d'un sol), la précision obtenue sur la constante diélectrique par un capteur capacitif ou l'erreur associé à l'émission aléatoire d'une source radioactive. Cette erreur est généralement connue (fournie par le constructeur)

- Erreur d'étalonnage :

Une relation d'étalonnage est nécessaire pour toutes les méthodes indirectes de mesure de la teneur en eau. La détermination de cette relation est toujours assortie d'une erreur. Celle-ci est liée à l'erreur commise sur la mesure de référence ou à sa représentativité. En effet, il y a souvent un écart dans le temps et/ou dans l'espace entre la mesure du capteur à étalonner et celle de référence. Une erreur supplémentaire intervient lorsqu'on applique, au capteur utilisé, un étalonnage établi par ailleurs. C'est typiquement le cas quand on emploi l'étalonnage donné par le constructeur.

- Erreur liée aux facteurs d'influence de la mesure :

La mesure d'humidité peut-être sensible à d'autres facteurs, telles que la température, la texture ou la salinité du sol. Pour minimiser l'erreur liée aux variations de ces facteurs, il convient de les contrôler et de modéliser leurs effets sur la mesure lorsque cela est possible.

- Erreur d'échantillonnage :

Il y a très souvent un grand écart entre le volume de mesure instrumental et celui dans lequel on souhaite caractériser la teneur en eau (ou le potentiel hydrique). Il est par exemple fréquent de vouloir caractériser le stock hydrique d'un champ à partir de quelques observations ne couvrant que quelques dm^3. Un échantillonnage est alors inévitable et l'erreur associée dépendra du nombre d'observations et de la variabilité spatiale de la quantité d'eau dans le sol.

Références :

* Brisco, B., T.J. Pultz, R.J. Brown, J.C. Topp, A. Hares & W.D. Zebchuk. 1992. Soil moisture measurement using portable dielectric probes and time domain reflectrometry. Water resour. Res. 28:1339-1346.

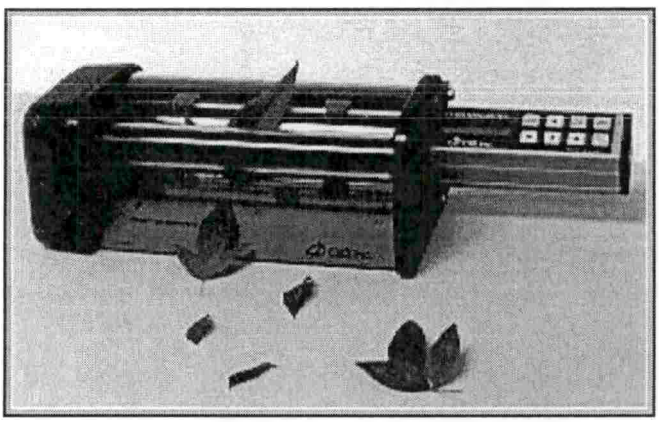
* Robinson, M., & T.J. Dean. 1993. Measurement of near surface soil water content using a capacitance probe. Hydrol. Proc. 7:77-86.

* Paltineanu, I.C., and J.L. Starr. 1997. Real time soil water dynamics using multisensor capacitance probe: Laboratory calibration. Soil Sci. Soc. Am. J. 61:1576-1585.

Mesure de la surface foliaire
le planimètre laser

Objectif :

Le planimètre laser CI-203 est un instrument qui permet la détermination d'une surface foliaire de façon rapide, précise et non destructive.



Principe :

Ce qui caractérise un organisme vivant c'est sa capacité de changer de forme et de taille selon les conditions qui lui sont imposées. La productivité des végétaux supérieurs, principalement en ce qui concerne les espèces cultivées, est dépendante à la fois de leur patrimoine génétique et des conditions du milieu où ils se développent.

La réduction de la surface foliaire est l'une des conséquences les plus visibles d'un déficit hydrique sur les végétaux. Elle est un facteur important de la réduction globale de l'activité photosynthétique et, par voie de conséquence, de la productivité agricole car cette réduction persiste même après le rétablissement de conditions plus favorables aux cultures. Pour cette raison, la mesure de la surface foliaire est un paramètre très utile dans les études concernant la productivité agricole.

Une nouvelle approche de diagnostic : Caractérisation de la variation des poids de grains

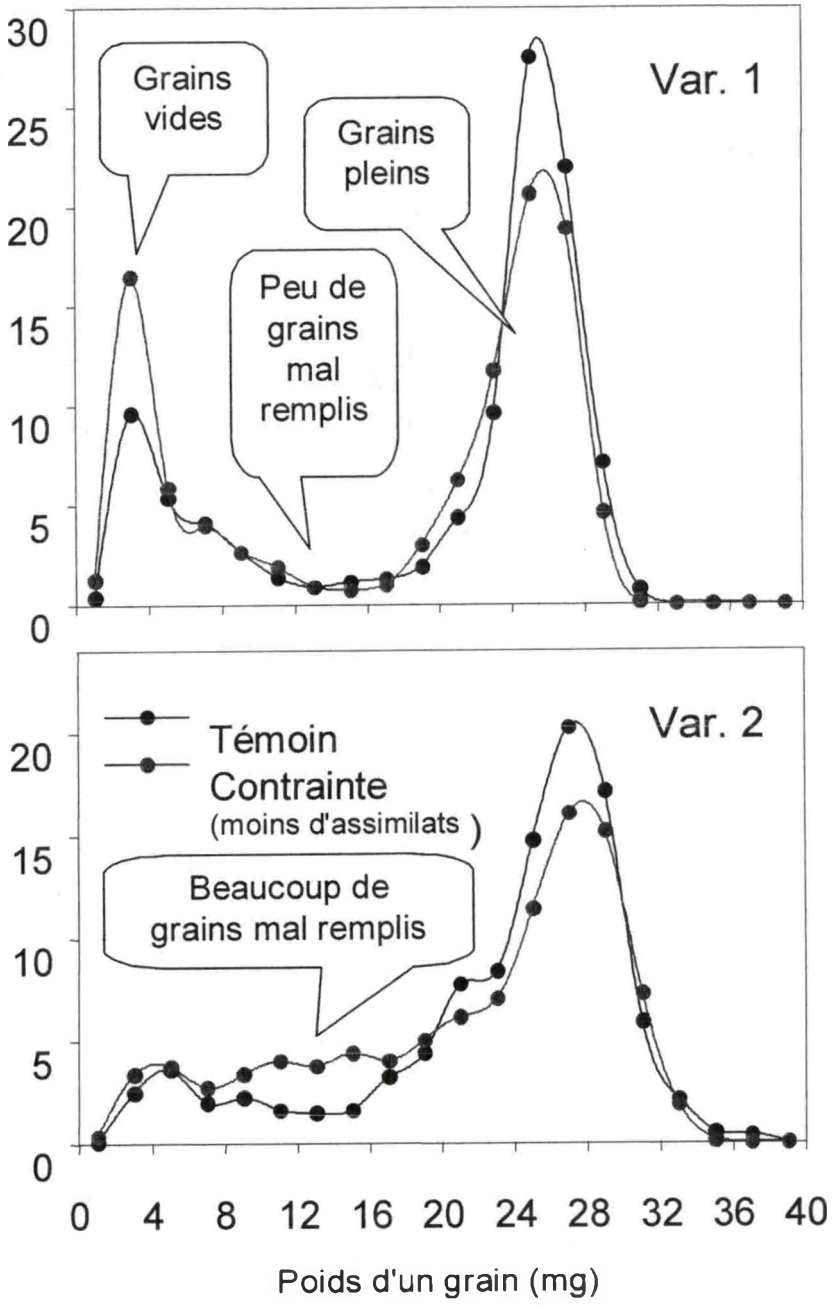
Objectif :

Cette nouvelle méthode à l'aide d'une approche « histogrammes massiques de grains » a été développé par l'UPR Ecotrop et validée pour le moment sur une céréale, le riz. Elle permet de caractériser par analyse de la variation des poids de grains, certaines contraintes subies par la plante, pendant ses phases reproductives et de maturation. Il est ainsi possible d'évaluer les relations source-puits et les interactions génotype-environnement.

Principe :

Le riz est connu pour avoir un poids de 1000 grains relativement constant, indépendant de l'environnement, certainement due à une coque rigide limitant la taille des grains, ainsi qu'à une proportion variable d'épillets stériles apparemment régulé en fonction des assimilas disponibles. (Yoshida, 1981).
Des recherches ultérieures sur du riz irrigué ont montrés l'extrême sensibilité des épillets et de leurs stérilités vis-à-vis des basses températures et de la chaleur (Dingkuhn et al.1995), mais aussi sur leurs remplissages et leurs poids.
En fait, les histogrammes de poids individuels de grains à maturités, échantillonnés à partir d'une population de panicules, montre que le poids maximum des grains décroît sous un contrainte de chaleur, tandis qu'une grande proportion de grains n'est qu'à moitié rempli sous la contrainte froid.
Par la suite, Siband a montré (résultats non publié à l'IRRI, 2000, en employant la même méthodologie, que chez certains génotypes de riz, la limitation des sources d'assimilâts par ablation de feuilles conduit à une grande variabilité des poids de grains, alors que pour d'autres génotypes l'histogramme résultant présente deux pics bien distinct (grains vides et grains pleins).

L'histogramme présenté ci-dessous provient d'une étude qui a été conduite aux Philippines sur deux années d'expérimentation. Elle était destinée à mettre en évidence des différences entre types variétaux portant sur le mode de remplissage du grain en conditions variées d'équilibre source-puits, éliminant les problèmes d'échantillonnage et de sous échantillonnage en travaillant sur des parcelles élémentaires limitées à des lignes de culture, et en travaillant sur des prises d'essai très large.



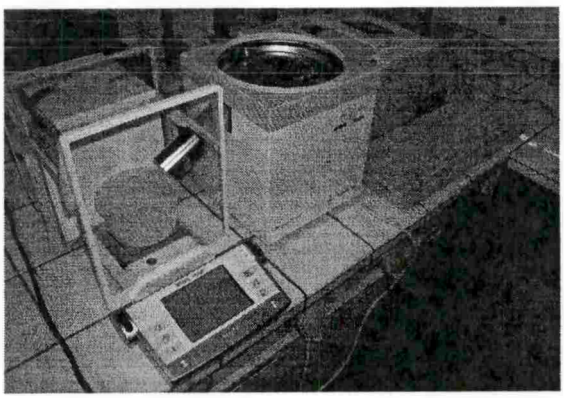
On peut voir sur cet exemple comment l'histogramme de distribution du poids de grains met en évidence des comportements variétaux opposés en réponse à une contrainte à partir de la floraison (ablation de feuille).
Pour la variété 1, on remarque que la contrainte diminue la fréquence de grains pleins au profit des grains vides, alors que pour la variété 2, ce sont les grains partiellement remplis dont la proportion augmente.
La variété 1 régule la fraction de grains qu'elle va remplir et les remplit, la variété 2 ne régule pas l'effectif, mais assure moins bien le remplissage.

Il a été conclu que le degré de bimodalité, de la forme et de la position des pics de l'histogramme des poids en fonction de leurs fréquences, pouvait être un outil

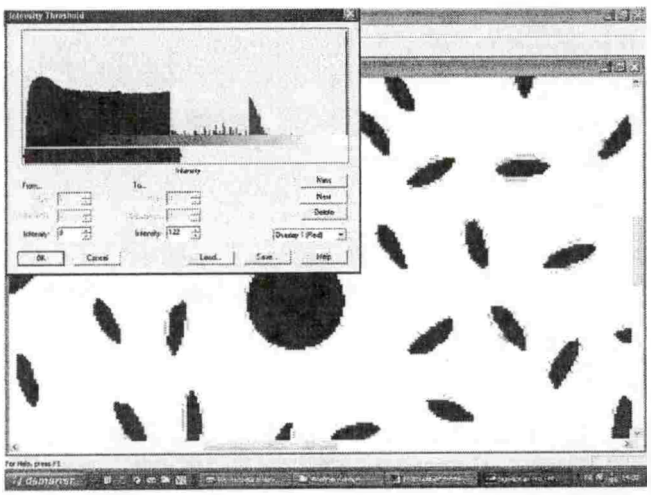
de diagnostic intéressant pour évaluer l'effet des stress et le comportement génotypique.

Cette distribution est bi-modale, séparant des populations de grains vides et de grains pleins. Elle montre de fortes variations selon les variétés, les saisons, les équilibres source-puits des produits de la photosynthèse, ou les conditions thermiques supportées par la phase de maturation du grain.
Ces variations portent sur la position, la hauteur, l'étalement et la dissymétrie de chaque pic.

Le dispositif d'analyse est constitué d'une balance de haute précision (100ème de milligramme), d'un distributeur de grain, le tout piloté par un ordinateur. (Voir photo ci-dessous). Les grains de riz sont délivrés et pesés un à un, afin de construire de tels histogrammes de poids.



Il a également été mené une étude complémentaire par analyse d'image et photographie numérique, nous donnant ainsi accès aux informations de longueurs et largeurs des grains en complément de leurs poids, pour le même lots de grains étudié.



Automate de pesée couplé avec la balance de précision

L'analyse combinée des histogrammes massiques et dimensionnels permet d'expliquer la baisse du poids des grains soit par leur taille (déterminé avant floraison), soit par leur taux de remplissage (déterminé après floraison), soit par les deux facteurs ensemble.

De plus, une méthode statistique d'analyse spécifique a été développé, pour être appliquée sur les histogrammes de poids, mais aussi de longueur/largeur des grains, pour connaître la significativité et quantifier les effets des stress au niveau de chaque pic et donc pouvoir comparer précisément les effets des différents traitements. Il s'agit de la méthode statistique par estimation des densités.

Utilisation :

L'analyse de telles distributions peut ainsi avoir diverses applications :

- dans la démarche de sélection variétale, en définissant des profils variétaux et leur plasticité en fonctions de diverses contraintes.

- dans le diagnostic agronomique, en associant des profils à des contextes culturaux

- dans le test de qualité des lots de grains produits par les agriculteurs, en évaluant précisément le degré de remplissage, mais aussi en permettant éventuellement de définir sur cette base des critères de qualité supplémentaires

Référence :

Fabre D., Siband P , Dingkuhn, M. 2004.
Characterizing Stress Effects on Rice Grain Filling using Kernel Weight and Size Distribution. Field Crops Research.

Cissé M. 1994. Variabilité du remplissage des grains en riziculture irriguée dans le delta et la moyenne vallée du fleuve Sénégal. Thesis « ingénieur agronome », ENSA, Thiès, Senegal, 70 p.

Dingkuhn, M., H.F. Schnier, C. Javellana, R. Pamplona, S.K. De Datta. 1992. Effect of late season nitrogen application on canopy photosynthesis and yield of transplanted and direct seeded tropical lowland rice. I. Growth patterns and yield components. Field Crops Res. 28, 223-34.

Dingkuhn, M., A. Sow, A. Samb, S. Diack, F. Asch. 1995. Climatic determinants of irrigated rice performance in the Sahel. I. Photothermal and microclimatic responses of flowering. Agricultural Systems 48, 385-410.

Murchie, E.H., Yang J., Hubbart, S., Horton, P., Peng S. 2002. Are there associations between grain-filling rate and photosynthesis in the flag leaves of field-grown rice? J. Exp. Bot. 53, 2217-2224.

Utilisation des isotopes stables en écophysiologie végétale

Objectif :

L'efficacité d'utilisation de l'eau (EUE), définie comme la production de biomasse par unité d'eau consommée, est un important caractère de tolérance à la sécheresse. La sélection pour l'amélioration de l'EUE est confrontée à la lourdeur et au coût de mesures directes sur de larges effectifs et en condition de pleins champs. L'émergence de la méthode isotopique a modifié ces données....

En 1984, Farquhar et Richards, ont montré que les plantes de type C_3 ayant une EUE élevée sont plus riches en ^{13}C. Cette relation a été vérifiée de nombreuses fois depuis, en particulier chez les céréales. La discrimination des deux isotopes ^{12}C et ^{13}C par les plantes en C_3 lors de la photosynthèse dépend de plusieurs facteurs : disponibilité en CO_2 de l'atmosphère, contraintes à la diffusion du CO_2 de l'extérieur vers l'intérieur des tissus et affinité spécifique de la RuBisCO, enzyme de carboxylation primaire, vis-à-vis des deux isotopes. Le premier de ces facteurs étant pratiquement constant, le fractionnement isotopique global de la photosynthèse (ou discrimination isotopique, notée delta) va donc dépendre du fractionnement isotopique intrinsèque de la diffusion (4,4 %) et de la carboxylation (30 %) ainsi que du caractère plus ou moins limitant de chacune de ces deux étapes. En particulier, toute limitation de la diffusion, résultant de la fermeture des stomates, empêche la carboxylation d'exercer son fractionnement isotopique à son maximum. Il y a donc enrichissement du tissu en ^{13}C et le fractionnement isotopique global est réduit (delta faible).

En fait, la photosynthèse sélectionne les formes isotopiques du CO_2 en discriminant le ^{12}C lorsque les stomates foliaires sont largement ouverts. Cette discrimination s'atténue lorsque les stomates se ferment, ce qui et le cas en situation de sécheresse.

⟹ Les plantes économes en eau sont riches en ^{13}C.

Principe :

Isotopes stables : Les éléments principaux en biologie (C, N, O, H..), comme tous les autres éléments, existent sous plusieurs formes isotopiques stables qui possèdent un même nombre de protons et diffèrent par le nombre de neutrons. Les isotopes légers (contenant le moins de neutrons) sont abondants tandis que les isotopes lourds sont souvent présents sous formes de traces. Ils existent cependant en proportions telles qu'il est possible d'en mesurer la quantité de manière précise. C'est le cas des éléments comme le carbone (13C : 1.1% du 12C+13C), l'azote (15N : 0.36% du 14N+15N), l'oxygène (18O : 0.2% et 17O : 0.04% du 16O+17O +18O) et l'hydrogène (D : 0.015% du H+D). L'abondance naturelle des isotopes (par exemple celle du carbone) varie entre les différents

compartiments organiques et inorganiques de la biosphère (air, matière organique végétale ou animale), les types de plantes (C3 et C4), les niveaux des chaînes trophiques, les individus, les organes, les fractions métaboliques et même, pour une molécule donnée, entre les différents atomes qui la constituent. Ces différences sont très petites (de l'ordre de quelque ‰) mais mesurables à l'aide du Spectromètre de Masse Isotopique (SMI).

Discrimination (fractionnement) isotopique : Ces variations naturelles sont dues à un phénomène dit de " fractionnement " ou de " discrimination " isotopique qui se produit lors d'une transformation, entre les molécules de différentes masses constituées d'isotopes différents (par exemple entre 13CO2 et 12CO2). La différence de masse isotopique modifie les propriétés physiques (exemple : coefficient de diffusion) et chimiques (ex : constantes de vitesse de réactions enzymatiques, constantes d'équilibre) de ces molécules. Par conséquent, lors d'une réaction enzymatique par exemple, le rapport isotopique du produit formé est différent de celui du substrat de départ. Le fractionnement ou la discrimination isotopique se mesure par la variation de la composition isotopique d'un composé avant et après sa transformation. En fait, c'est la " rareté " des isotopes " lourds " qui permet de déterminer avec précision le fractionnement isotopique. Ceci est également vrai lors des marquages isotopiques au niveau naturel (marquage de l'ordre de ± quelque ‰ avec l'isotope lourd). Par contre, il est difficile de mesurer avec précision le fractionnement isotopique lors d'un fort marquage : La discrimination vis-à-vis de l'isotope lourd étant de l'ordre de quelques ‰, le fractionnement isotopique, lors d'un marquage de quelques % avec l'isotope lourd, serait noyé dans le " bruit de fond ".

Pour certains processus primordiaux en physiologie végétale (par exemple : photosynthèse, transpiration, assimilation de l'azote…), les modèles de fractionnement isotopique ont été établis, ce qui permet d'interpréter les variations de l'abondance isotopique naturelle en fonction du fonctionnement physiologique des plantes.

Intérêts des isotopes stables : Le fractionnement isotopique lors des processus biologiques et par conséquent la signature isotopique de la matière organique ainsi que celle des différents métabolites dépendent de la disponibilité (limitation) des pools de substrat, des flux relatifs des métabolites et des conditions environnementales. L'approche isotopique constitue donc un outil puissant d'analyse des mécanismes de fonctionnement physiologique des plantes et ceci à différentes échelles physiologiques (métabolisme au niveau cellulaire, organe, individu, écosystème) et temporelles. Les modèles de fractionnement isotopique (au niveau de leur abondance naturelle) sont maintenant " incontournablement " complémentaires des modèles de fonctionnement physiologique et métabolique des plantes. De plus, les isotopes stables offrent un moyen de marquage à froid de longues durées (non-radioactif) par exemple des produits de la photosynthèse et des réservoirs de substrats utilisés ensuite dans le développement.

Utilisation :

Spectromètre de Masse Isotopique (SMI)

Le principe de mesure : Le spectromètre de masse isotopique mesure le rapport isotopique (13C/12C, 15N/14N, 18O/16O) du gaz pur (CO_2, N_2, O_2) issu d'échantillons solides, liquides ou gazeux et le compare à celui d'un gaz de référence (étalonné par rapport au standard international).

Le gaz pur (gaz échantillon ou gaz de référence) est introduit dans la " source " de SMI où il est " bombardé " par les électrons. Le gaz ainsi ionisé est chargé positivement. Il est accéléré et projeté sous forme d'un faisceau très fin dans un champ magnétique et les ions sont déviés sur les trajectoires circulaires en fonction de leur masse. Les ions ainsi séparés arrivent dans 3 collecteurs réglés pour collecter les masses 44, 45 et 46 pour le CO_2 ou les masses 28, 29 et 30 pour le N_2 et masses 32, 33 et 34 pour le O_2. Un amplificateur relié aux collecteurs permet d'amplifier les signaux électriques qui dépendent de la quantité d'ions collectés. Ces signaux sont transmis à un ordinateur où ces données sont analysées et les rapports de masses isotopiques (45/44 et 46/44 pour le CO_2, 29/28 et 30/28 pour N_2, 33/32 et 34/32 pour O_2) sont déterminés et comparés à ceux du gaz de référence (voir le schéma 1 tiré de Deléens *et al.* 1997). La précision de mesure est de 0.2‰. Plusieurs systèmes couplés avec le SMI (schéma 2) permettent l'analyse isotopique des échantillons solides, liquides et gazeux avec ou sans purifications préalables

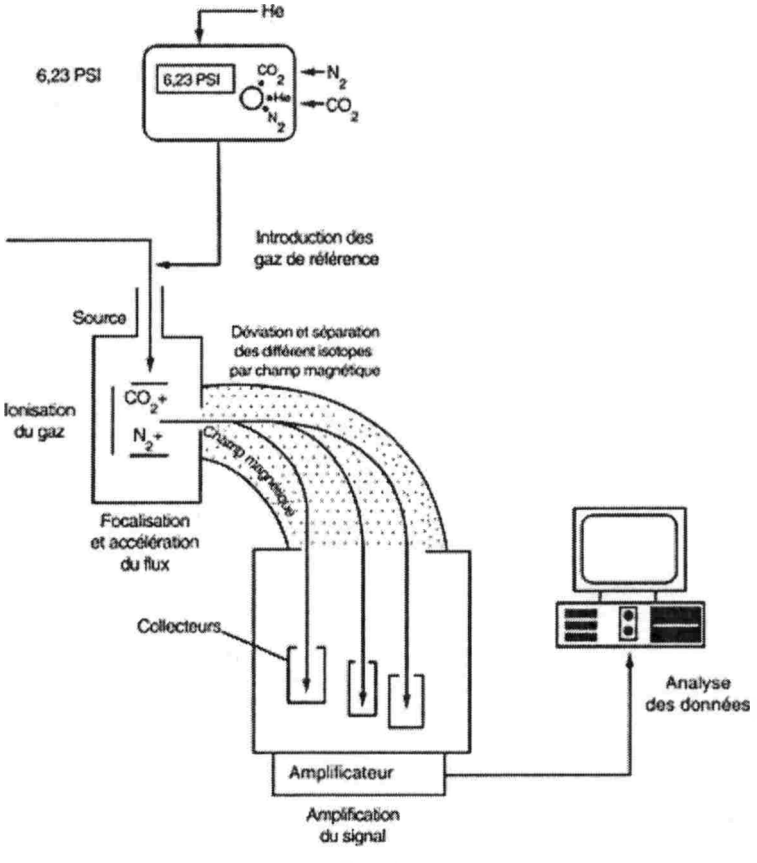


schéma 1

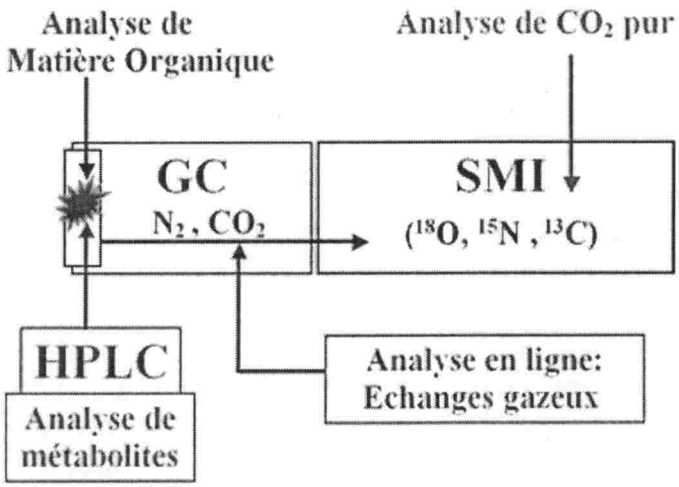


schéma 2

Référence :

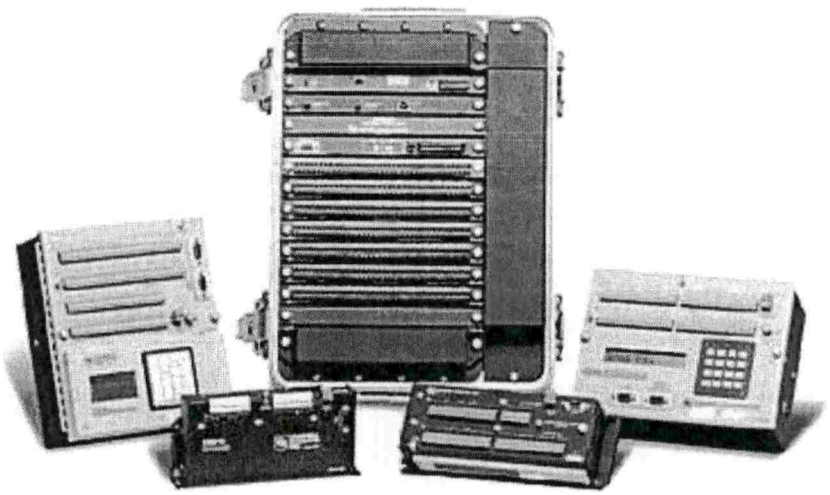
* Jaleh Ghasghaie, G.Tcherkez, G.Cornic, E.Deleens : Utilisation de la spectrométrie de masse en physiologie végétale, 2001.

* O.Merah, P.Monneveux, M.Nachit, E.Deleens : La composition isotopique du carbone, critère intégrateur du fonctionnement photosynthétique. Cahiers Agricultures 1999.

Les centrales d'acquisitions

Objectif :

Une centrale d'acquisition est un appareil électronique qui enregistre les valeurs de sorties de capteurs qui y sont raccordés.
Elles peuvent aussi contrôler et piloter d'autres appareils en fonction des valeurs mesurées par les capteurs. (par exemple, une centrale dans une serre peut contrôler la ventilation et l'humidification à la vue des valeurs obtenues par les différents capteurs.)



Principe :

A l'aide d'une centrale d'acquisition à plusieurs voies de type Campbell 21X, CR10X ou autres modèles équivalents comme Micromeck, Orion, ou mono voie comme Easy log, Tinytalk, etc... il est possible de piloter des appareils de mesures et d'en collecter les données avec un pas de temps choisi par l'utilisateur.
Elles sont alimentées par batterie ou par piles, et sont habituellement placées dans un coffret étanche.
Les centrales acquièrent les sorties d'une gamme de capteurs puis les numérisent, les traitent et sauvegardent les résultats. Le signal reçu est le plus souvent une différence de potentiel proportionnel à l'intensité du phénomène mesuré.

Les données peuvent être collectées directement sur site par un micro-ordinateur ou par une télécommunication (téléphone ou ondes radio).
Ces modules sont programmables soit directement par le clavier, soit avec un programme préalablement écrit, et ensuite téléchargé d'un PC.
Le jeu de commandes est sophistiqué et complet. Il contient les instructions de mesures essentielles mais aussi celles des traitements, d'analyse directe des mesures et exécutions conditionnelles, les sous-programmes, moyennes, maxima, minima, écart-type...

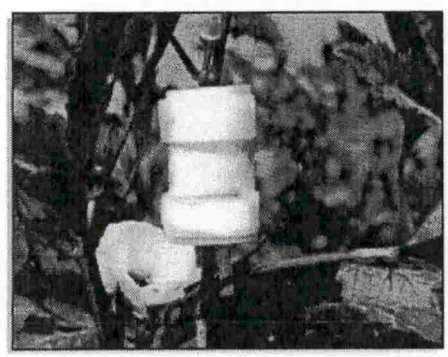
Utilisation :

L'utilisation des ces techniques est innombrable :

- enregistrement de données météorologiques
- suivi de pH et Rh du sol en continu
- suivi de croissances des plantes
- capteur de déplacement pour mesurer l'élongation foliaire
- capteurs de pression, cellules de charges
- suivi d'un flux de sève dans le temps
- interception de la lumière par un couvert végétal : somme d'énergie reçue, durée de l'ensoleillement, qualité de la lumière, photopériode
- flux radiant, qualité du spectre, etc...

On peut également envoyer un signal capable de déclencher une irrigation, la mise en route d'un injecteur, l'ouverture et la fermeture d'un appareil d'analyse annexe...

Capteur PAR – Kipp & Zonen



Mesure de flux de sève - Dynamax

Les capteurs de rayonnements :

P.A.R. :

Pour leur photosynthèse, les plantes utilisent l'énergie de la région du spectre électromagnétique allant de 400 à 700 nm. Les radiations de cette région sont appelées P.A.R. (Photosynthetically Active Radiation). L'unité est une intensité de lumière, c'est à dire, un **flux d'énergie par seconde émis dans une direction**. Mesurée en PAR, elle englobe uniquement le spectre photosynthétique actif. (400 à 700 nm).

Unité :

$\mu mol.m^{-2}.s^{-1} = \mu E.m^{-2}.s^{-1} = 6.023.10^{17}$ photons.$m^{-2}.s^{-1} = 0.2177$ J.$m^{-2}.s^{-1}$

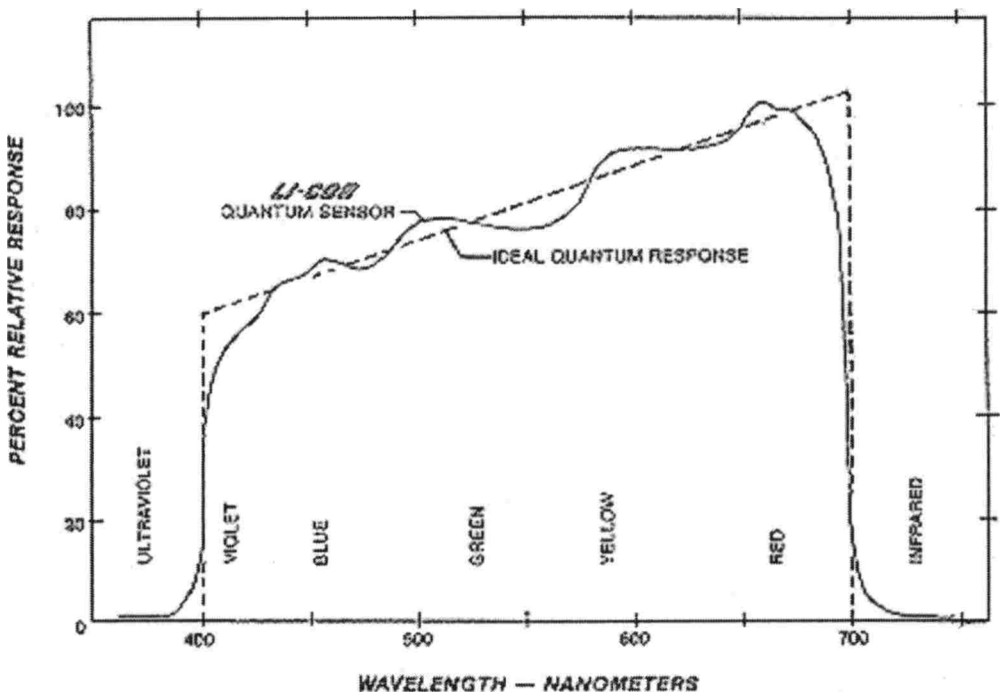


Figure 1. Typical spectral response of LI-COR Quantum Sensors vs. Wavelength and the Ideal Quantum Response (equal response to all photons in the 400-700 nm waveband).

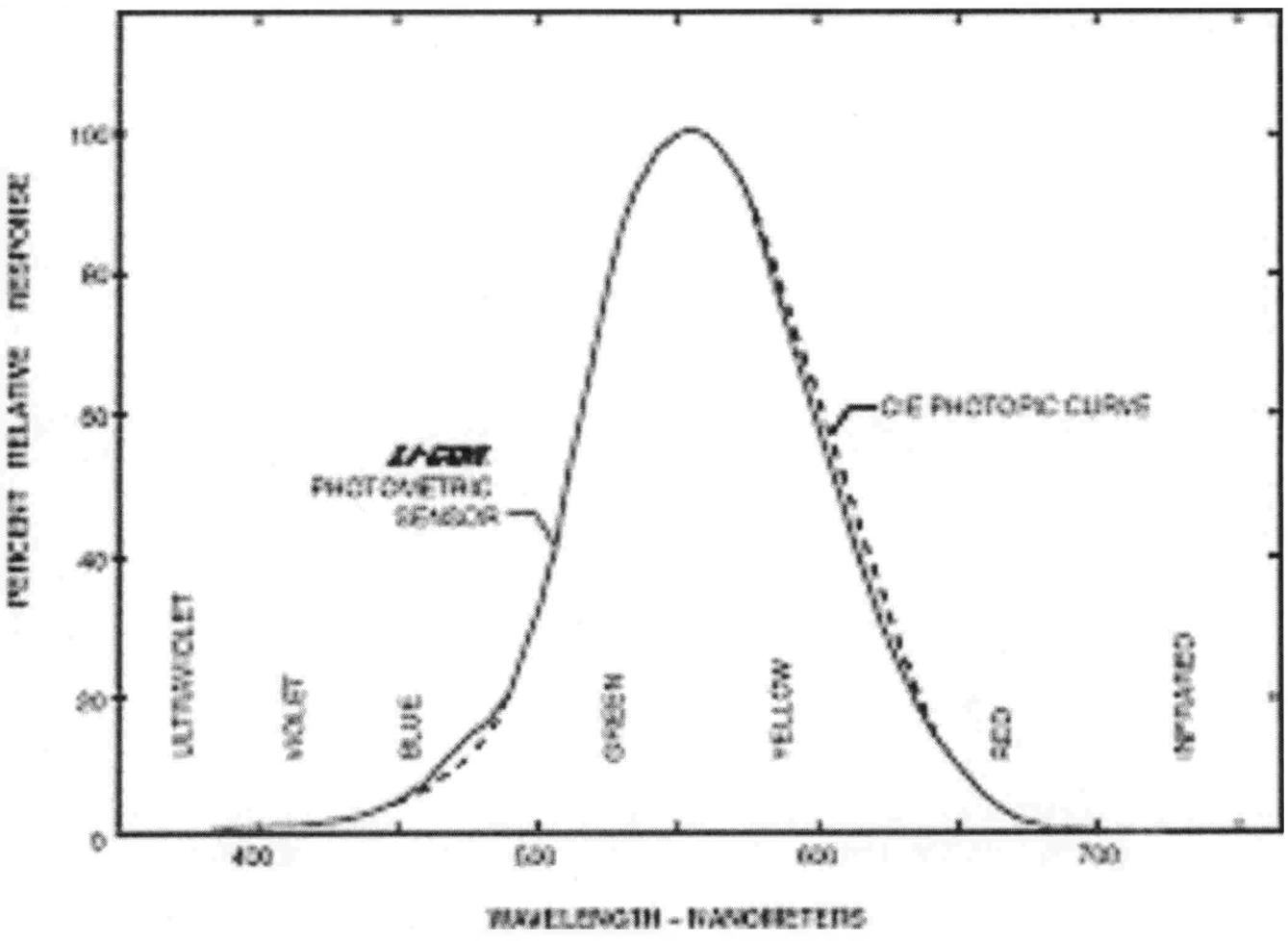
Photomètre :

Un photomètre mesure les radiations visible (lumière du jour), avec un détecteur qui a une réponse spectrale importante aux radiations dont l'œil humain est le plus sensible, c'est à dire 550 nm (correspondant au jaune).

Les capteurs photométriques sont utilisé pour mesuré des conditions lumineuses où l'œil est le premier récepteur (illumination du plan de travail, éclairage intérieur…)

Unité :

Le lux.



CIRAD-DIST
Unité bibliothèque
Lavalette

Pyranomètre :

Le pyranomètre est utilisé pour mesurer au champ un rayonnement global, qui est une **puissance émise dans toutes les directions** et s'exprime en Watt (W). Il recouvre la totalité du spectre compris entre 400 et 2700 nm.

Unité :

Le $W.m^2$

Remarque :

On ne devrait pas l'utiliser sous couvert végétal, sous lumière artificielle ou dans une serre.

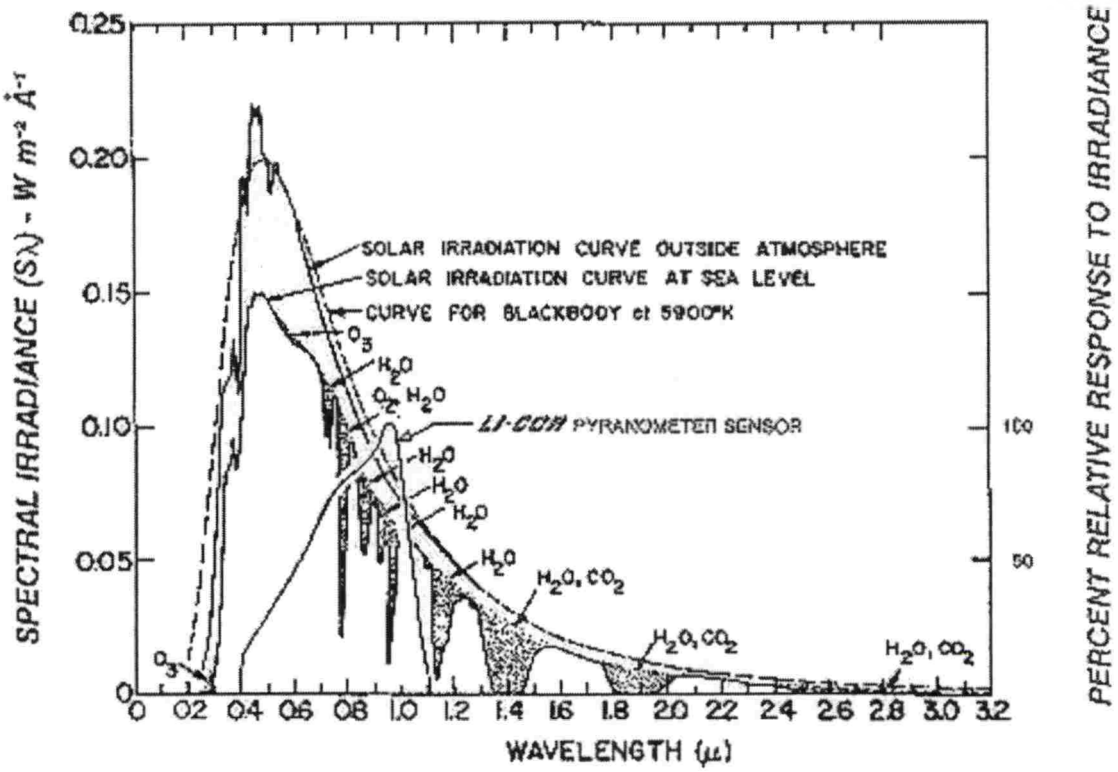


Figure 4. The LI-200SA Pyranometer spectral response is illustrated along with the energy distribution in the solar spectrum (8).

La mesure hydrologique

Introduction à la mesure des précipitations

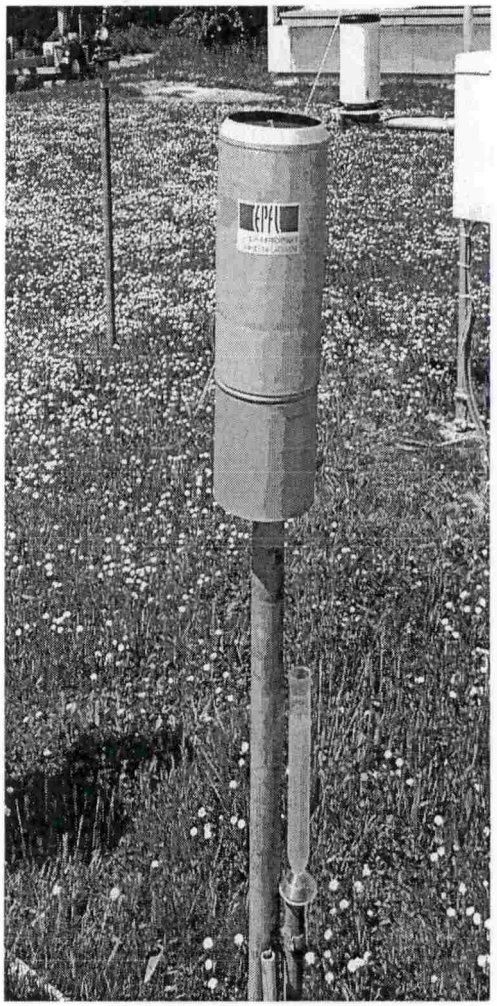
La mesure des précipitations est l'une des plus complexes en météorologie car on observe une forte variation spatiale selon le déplacement de la perturbation, le lieu de l'averse, la topographie et les obstacles géographiques locaux gênant sa captation.
On exprime généralement les précipitations en hauteur ou lame d'eau précipitée par unité de surface horizontale (mm). Si on rapporte cette hauteur d'eau à l'unité de temps, il s'agit d'une intensité (mm/h). Rappelons que :
1 mm = 1 l/m^2 = 10 m^3/ha
La précision de la mesure est au mieux de l'ordre de 0,1 mm. L'enregistrement des pluies en général, et des averses en particulier, se fait au moyen de divers appareils de mesure. Les plus classiques sont les pluviomètres et les pluviographes, à enregistrement mécano-graphique ou digital. Au contraire de ces approches ponctuelles, il existe aussi des méthodes de mesures globales fondées sur les méthodes radar et la télédétection.

Les pluviomètres

Le pluviomètre est l'instrument de base de la mesure des précipitations liquides ou solides. Il indique la pluie globale précipitée dans l'intervalle de temps séparant deux relevés. Le pluviomètre est généralement relevé une fois par jour. La hauteur de pluie lue le jour j est attribuée au jour *j-1* et constitue sa "pluie journalière" ou "pluie en 24 heures". Si la station pluviométrique est éloignée ou difficile d'accès, il est recommandé de recourir au pluviomètre totalisateur. Cet appareil reçoit les précipitations sur une longue période et la lecture se fait par mesure de la hauteur d'eau recueillie ou par pesée. En cas de neige ou de grêle on procède à une fusion avant mesure.

Un pluviomètre se compose d'une bague à arête chanfreinée, l'orifice qui surmonte un entonnoir conduisant au récepteur (seau). Pour uniformiser les méthodes et minimiser les erreurs, chaque pays a dû fixer les dimensions des appareils et les conditions d'installation. Chaque pays a pourtant son type de pluviomètre, dont les caractéristiques sont toutefois peu différentes. En France, c'est le type SPIEA qui est utilisé (surface réceptrice de 400 cm^2) ; en Suisse, nous utilisons le pluviomètre de type Hellmann, d'une surface de 200 cm^2 .
La quantité d'eau recueillie est mesurée à l'aide d'une éprouvette graduée. Le choix du site du pluviomètre est très important. Les normes standards sont basées sur le principe qu'un site est représentatif et caractérisé par l'absence d'obstacles à proximité.

Pluviomètre de Hellmann.



La hauteur au-dessus du sol de la bague du pluviomètre est également déterminante pour une mesure correcte de la pluie. En effet, les effets du vent créent un déficit en eau, dans le cas où le pluviomètre serait en position élevée. Aussi, malgré les erreurs de captation, les normes OMM (1996) préconisent que la surface réceptrice des pluviomètres (et pluviographes) soit horizontale et située à 1,50 m au-dessus du sol ; cette hauteur permet de placer facilement l'appareil et évite les rejaillissements.

Les pluviographes

Le pluviographe se distingue du pluviomètre en ce sens que la précipitation, au lieu de s'écouler directement dans un récipient collecteur, passe d'abord dans un dispositif particulier (réservoir à flotteur, augets, etc) qui permet l'enregistrement automatique de la hauteur instantanée de précipitation. L'enregistrement est permanent et continu, et permet de déterminer non seulement la hauteur de précipitation, mais aussi sa répartition dans le temps donc

son intensité. Les pluviographes fournissent des diagrammes de hauteurs de précipitations cumulées en fonction du temps. Il en existe deux types principaux utilisés en Europe.

Le pluviographe à siphon

L'accumulation de la pluie dans un réservoir cylindrique est enregistrée par l'élévation d'un flotteur. Lorsque le cylindre est plein, un siphon s'amorce et le vide rapidement. Les mouvements du flotteur sont enregistrés par un tambour rotatif à vitesse constante, entouré d'un papier, et déterminent le tracé du pluviogramme.

Le pluviographe à augets basculeurs

Cet appareil comporte, en dessous de son entonnoir de collecte de l'eau, une pièce pivotante dont les deux compartiments peuvent recevoir l'eau tour à tour (augets basculeurs). Quand un poids d'eau déterminé (correspondant en général à 0,1 ou 0,2 mm de pluie) s'est accumulé dans un des compartiments, la bascule change de position : le premier auget se vide et le deuxième commence à se remplir. Les basculements sont comptés soit mécaniquement avec enregistrement sur papier enroulé autour d'un tambour rotatif, soit électriquement par comptage d'impulsions (par exemple système MADD) : appareil permettant l'acquisition d'événements en temps réel, développé par l'HYDRAM en 1983. Les pluviographes à augets basculeurs sont actuellement les plus précis et les plus utilisés.

Le radar

Le radar (Radio Detection And Ranging) est devenu un instrument d'investigation et de mesure indispensable en physique de l'atmosphère. La mesure des précipitations est rendue possible par la forte influence que les hydrométéores exercent sur la propagation des ondes électromagnétiques de faible longueur d'onde. Le radar permet ainsi de localiser et de suivre le déplacement des nuages. Certains radars peuvent estimer l'intensité de la précipitation, avec cependant quelques difficultés dues à la calibration.

L'avantage essentiel du radar, par rapport à un réseau classique de pluviographes, réside dans sa capacité d'acquérir, depuis un seul point, de l'information sur l'état des systèmes précipitants intéressant une vaste région (--> 10^5 km^2). La portée d'un radar oscille entre 200 et 300 km.

De nombreuses sources d'erreur affectent toutefois la qualité des estimations de précipitation par radar. Un des points sensibles est la nécessité de trouver une relation moyenne pour la transformation des réflectivités des cibles en intensité des précipitations. Malgré l'incertitude des résultats, le radar est un des seuls

instruments permettant la mesure en temps réel sur l'ensemble d'un bassin versant et il est, par conséquent, très utile pour la prévision en temps réel. Il permet une bonne représentation des phénomènes dans un rayon d'environ 100 km.

Les erreurs de mesure

Les **erreurs instrumentales** sont multiples ; elles ont presque toutes pour conséquence de sous-estimer les quantités précipitées. On distingue :

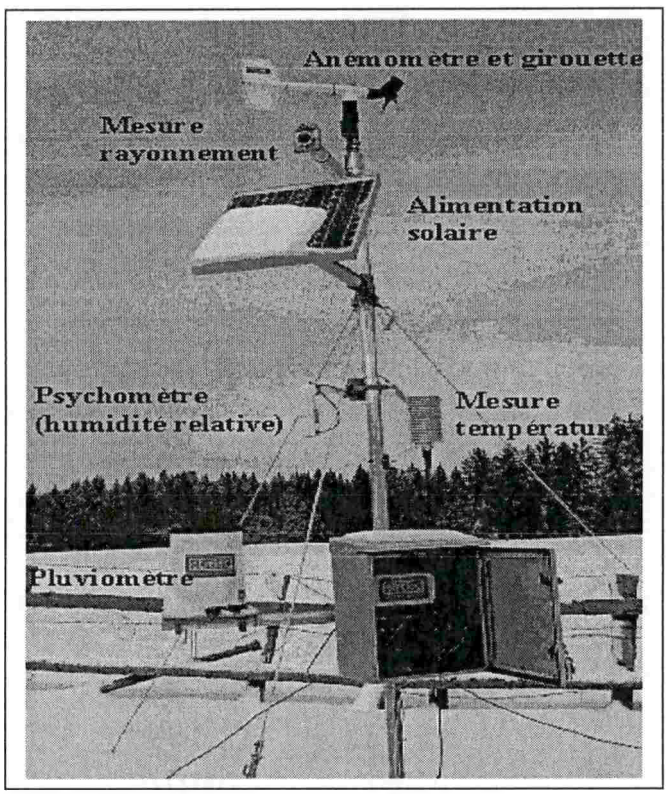
- Les erreurs de captation (5 à 80 %) : pluie inclinée, fortes pentes, turbulences du vent autour du pluviomètre.
- Les erreurs de l'instrument (environ 0,5 %) : déformation de l'appareil de mesure (par exemple déformation du papier enregistreur).
- Les erreurs dues aux rejaillissements (environ 1%).
- Les pertes par mouillage (environ 0,5 %) : déficit équivalent à l'eau qui humecte les parois intérieures du pluviomètre.
- Les erreurs dues à l'évaporation dans le récipient (environ 1%).
- Les erreurs propres aux pluviographes : en cas de fortes pluies, la vidange du système à siphon, et respectivement la vitesse de basculement des augets peuvent être trop lentes. Des pertes d'eau au moment du basculement des augets peuvent aussi avoir lieu.

Les erreurs d'observation sont en principe systématiques mais ne sont pas trop graves du moment que l'on ne change pas d'observateur (possibilité de corrections).

- **Les erreurs de positionnement de l'appareil** (on peut avoir une bonne mesure mais de quelque chose de "faux").
- **Les erreurs de représentativité spatiale ou d'échantillonnage** sont difficiles à estimer, car nous ne savons pas dans quelle mesure les quantités recueillies ponctuellement sont représentatives du volume total d'eau précipitée sur l'ensemble du bassin. Le manque de précision des ces appareils de mesure classiques, ainsi que leur coût en entretien ont motivé des chercheurs à développer de nouveaux systèmes basés sur une technologie de pointe.

La mesure de l'évaporation, de la transpiration et de l'évapotranspiration

Les facteurs qui conditionnent l'évaporation sont les suivants : les rayonnements solaires et atmosphériques, la température de l'eau et de l'air, l'humidité de l'air, la pression atmosphérique, le vent, la profondeur et la dimension de la nappe d'eau, la qualité de l'eau et les caractéristiques du bassin (exposition des versants au soleil, au vent, pentes, sol,...). Certains de ces paramètres (facteurs météorologiques) sont facilement mesurables. La figure ci dessous montre une station météo équipée de l'ensemble des instruments de mesures de ces paramètres.



Station météorologique.

Le rayonnement solaire et la durée d'insolation

On mesure couramment le rayonnement solaire parvenant au sol. Les mesures portent d'une part sur l'intensité du rayonnement direct, et d'autre part sur le rayonnement global tant sous forme de rayonnement diffus que sous forme de rayonnement direct. Les instruments utilisés sont désignés sous le nom général **d'actinomètres**. Pour la mesure du rayonnement net, on utilise des **pyranomètres** à thermopiles, à lames ou plus rarement à distillation.

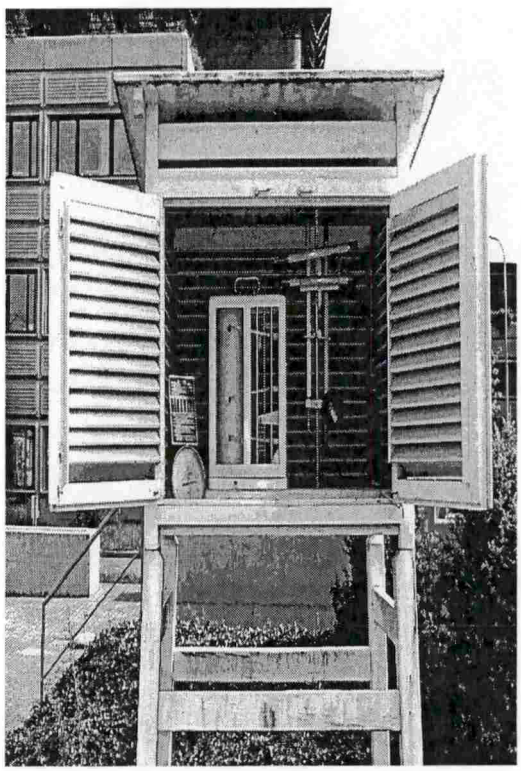
Il existe plusieurs appareils, nommés **héliographes**, qui évaluent chaque jour la durée totale de l'insolation pour une station. Ils déterminent la somme des intervalles de temps au cours desquels l'intensité du rayonnement solaire direct a dépassé un certain seuil.

La température

L'instrument de mesure de la température est le **thermomètre**. Il mesure la dilatation d'un liquide ou d'un solide à fort coefficient de dilatation, ce qui permet d'en déduire la température. Les plus courants sont les thermomètres à mercure, à alcool et à toluène. Citons ici le thermomètre à maxima, qui est capable de retenir la valeur maximale diurne en utilisant la capillarité.

La mesure de la température de l'air exige quelques précautions en raison des effets perturbateurs, principalement ceux du rayonnement. Il est donc nécessaire de protéger le thermomètre en le mettant sous un abri météorologique.
Ces abris météorologiques abritent en général d'autres instruments tels qu'un barographe ou un psychromètre par exemple. La forme et la position de l'abri sont normalisées (2 m). L'abri doit être peint en blanc, avec la porte orientée au nord et des jalousies (normes OMM).

Abri météorologique.



L'humidité de l'air

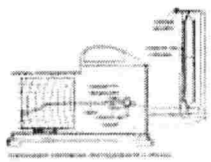
On mesure le taux d'humidité dans l'air avec un instrument appelé hygromètre. Les plus simples sont les hygromètres organiques. Ils sont basés sur la propriété des

substances organiques de se contracter ou se dilater selon l'humidité. Le cheveu humain, dégraissé, s'allonge de 2,5 % lorsque l'humidité relative passe de 0 à 100 %. La lecture peut être aisément faite sur un tambour ou sur un cadran qu'on étalonne en fonction de l'humidité relative. L'appareil relié à un système d'enregistrement constitue un hygrographe.
Pour la détermination simultanée de la température de l'air et de l'humidité, on utilise un psychromètre . Celui-ci est constitué d'un thermomètre à bulbe sec qui détermine la température ambiante et d'un thermomètre à bulbe mouillé (bulbe entouré d'un linge humide) qui mesure la température après ventilation de l'instrument. Le principe du psychromètre consiste à déduire l'humidité de l'air des deux températures indiquées respectivement par le thermomètre sec et le thermomètre mouillé, à 0,1 °C près. Cet appareil est le plus précis pour la mesure de l'humidité.

Hygromètres à capteur organique

Un certain nombre de matières organiques comportant de longues chaînes moléculaires ont la propriété d'**adsorber** (*adsorption : pénétration superficielle d'un gaz ou d'un liquide dans un solide ou dans un autre liquide*) des molécules d'eau et de s'allonger ou de se rétracter avec l'humidité de l'air. C'est le cas des cheveux humains dont la longueur augmente de 2 à 2,5% lorsque l'humidité relative de l'air passe de 0 à 100%. Quel que soit le type de cheveu, il existe une relation relativement constante avec l'humidité de l'air. Pour limiter les variations possibles d'un cheveu à l'autre (de l'ordre de 15%), ils sont généralement regroupés en faisceaux. Un hygromètre classique fonctionne sur le principe d'une double mèche de cheveux tendue verticalement. L'allongement du capteur est amplifié par un double jeu de leviers. Le signal reçu est enregistré graphiquement sur le papier recouvrant le tambour.

L'allongement des cheveux n'est pas linéaire mais peut être ajusté par une courbe logarithmique.
D'autres matières peuvent être utilisées comme le Nylon, le coton ou le péritoine de bœuf ou de porc.

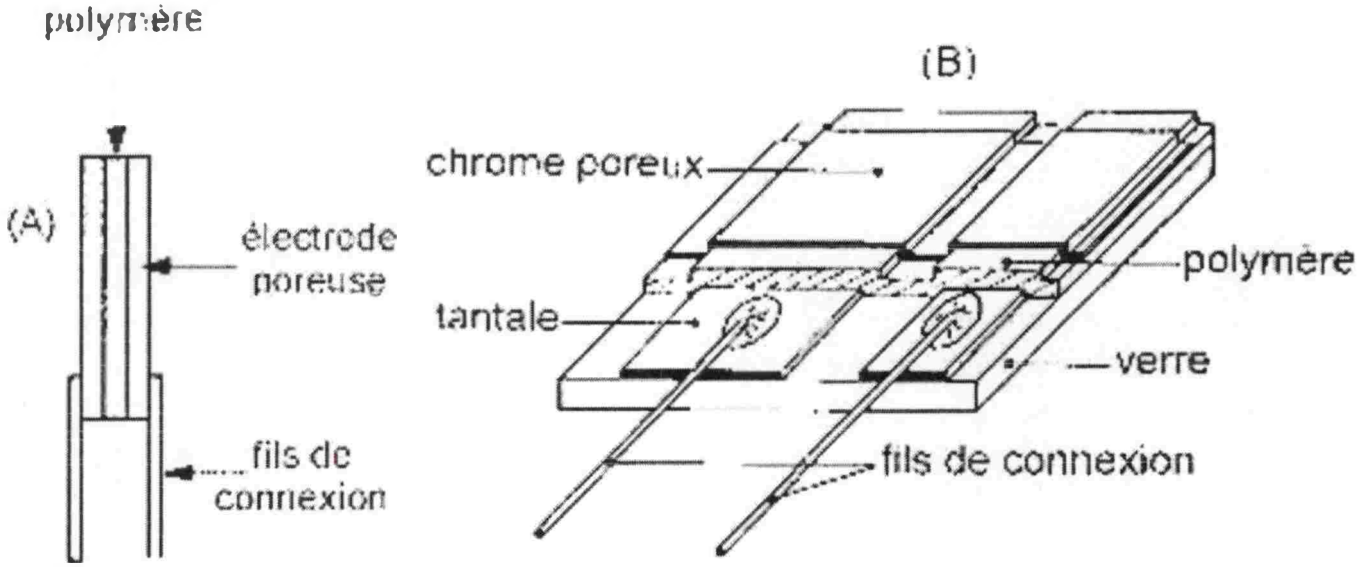


Représentation schématique d'un hygrographe à cheveux

Les hygromètres à capteur organique présentent de nombreux inconvénients du point de vue métrologique et leur utilisation tient surtout à leur simplicité et leur

faible coût. Leur précision est limitée (± 5%) et l'étalonnage doit être répété fréquemment.

hygromètres capacitifs



Dans son principe, un hygromètre capacitif est constitué par une lame de polymère hygroscopique sur laquelle sont déposées deux électrodes métalliques poreuses, l'ensemble constituant un condensateur.
Lorsque le polymère adsorbe les molécules d'eau, son volume augmente et la distance entre les électrodes s'accroît, ce qui se traduit par une variation de capacité du condensateur. Le signal mesuré correspond aux variations de fréquence du capteur.
Ces hygromètres ont une réponse linéaire à ± 1% entre 0% et 80% d'humidité relative. Au-delà; la linéarité est moins bonne et l'écart peut atteindre ± 3% au voisinage de la saturation.

hygromètres à condensation

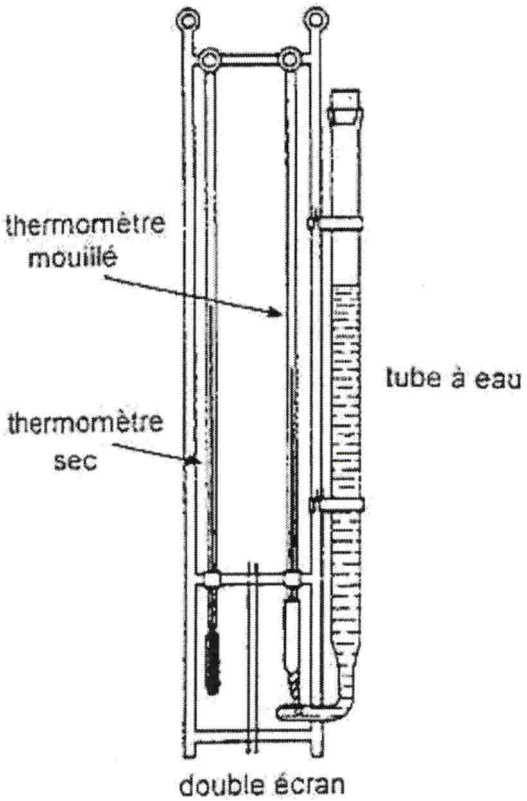
La mesure de la température de rosée permet de connaître l'humidité absolue de l'air. Pour atteindre ce point de rosée, il suffit de refroidir progressivement une surface plane et lisse jusqu'à ce qu'un film d'eau se condense. La température de surface est alors très proche de celle du point de rosée.
Un hygromètre à condensation comporte un petit miroir refroidi. Il est éclairé par une diode électroluminescente et lorsqu'il n'est pas recouvert de buée, le faisceau de lumière incident est réfléchi vers le boîtier de l'hygromètre. Lorsque de la buée apparaît, le miroir diffuse la lumière qui impressionne alors un détecteur (phototransistor). Ce détecteur est relié au circuit de régulation de la température et commande alors le réchauffement du miroir. La rosée disparaît et entraîne de

nouveau la commande de refroidissement et ainsi de suite.
Grâce à un système de régulation approprié, il est possible de maintenir un dépôt constant de condensation sur le miroir et il suffit alors d'enregistrer sa température à l'aide d'un microcapteur thermique, délivrant un signal électrique.

Ces hygromètres fonctionnent généralement pour une gamme de température allant de -80°C à +100°C avec une incertitude qui peut être réduite à ± 0,2°C. Les seuls inconvénients de l'instrument sont son prix élevé et sa complexité.

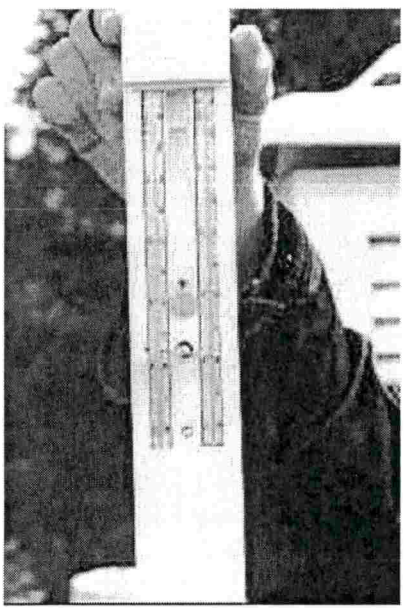
Les psychromètres

Le psychromètre est un instrument formé par l'association de deux thermomètres dont l'un est entouré d'une mousseline mouillée en permanence et l'autre est sec. Si l'air est saturé d'humidité, les deux thermomètres indiquent la même température, mais par temps sec, le thermomètre mouillé indique une température plus faible (l'évaporation de l'eau de la mousseline absorbe de l'énergie et fait baisser la température).



A gauche :
schéma d'un psychromètre

A droite :
exemple de psychromètre



Avant lecture, un petit ventilateur intégré est enclenché afin d'aérer les deux thermomètres. Il est alors possible d'élaborer des équations psychrométriques et de déduire le taux d'humidité de l'air par interpolation avec une courbe de saturation.

L'équation du psychromètre s'écrit : $$e_a = e(T_H - \gamma.(T_a - T_H))$$

e_a = tension de vapeur d'eau de l'air
T_H = température du thermomètre humide
T_a = température du thermomètre sec
$e(T_H)$ = tension de vapeur saturante à la température du thermomètre humide
g = coefficient psychrométrique (= 66 Pa/K)

Cette équation n'est pas rigoureuse car elle ne tient pas compte de la ventilation qui influe pourtant sur le coefficient psychrométrique.

La pression atmosphérique

Il existe divers instruments mesurant la pression atmosphérique. On distingue d'abord le **baromètre** à liquide ; le mercure est le plus souvent utilisé à cause de sa densité 13.6 fois supérieure à celle de l'eau. On a parfois recourt à un baromètre mécanique ou **aéroïde**, installé sous abri météorologique. Il peut se rattacher à un système d'enregistrement (stylo) ; on obtient ainsi un barographe mesurant la pression en fonction du temps.

Le vent

Les instruments de mesure du vent sont de deux types ; certains évaluent la vitesse, d'autres la direction. En surface, les anémomètres mesurent la vitesse du vent. Ils sont installés à 10 mètres au-dessus du sol, à un endroit dégagé de tout obstacle (bâtiment, arbre,...). Les plus fréquemment utilisés sont les anémomètres totalisateurs, constitués de trois ou quatre branches terminées respectivement par une coupelle hémisphérique. Le système se rattache aussi à un dispositif d'enregistrement pour former un ensemble appelé anémographe. Pour la mesure en altitude troposphèrique, on se sert d'un ballon rempli d'hydrogène qui s'élève dans l'atmosphère. Connaissant sa vitesse d'ascension et son déplacement horizontal en fonction du temps, on calcule aisément la vitesse du vent qui l'entraîne. La direction du vent est, quant à elle, déterminée à l'aide d'une *girouette* ou d'une manche à air. La direction du vent est donnée selon les points cardinaux.

Mesure de l'évaporation des nappes d'eau libre

Les évaporimètres

Les évaporimètres simulent l'évaporation naturelle en évaporant de l'eau distillée à travers une surface poreuse. Le plus simple de ces appareils est l'évaporimètre de Piche. Il est constitué d'un tube d'où l'eau s'évapore à travers la surface de papier filtre. La baisse du niveau de l'eau est directement lisible sur le tube calibré et le taux d'évaporation est alors calculé par unité de surface de papier filtre.

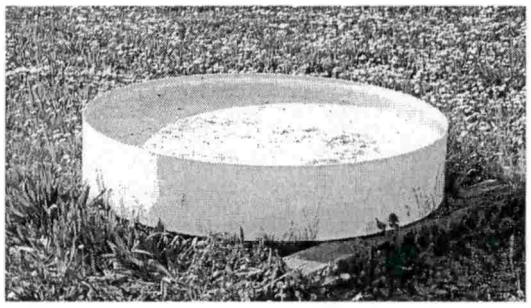
Les balances d'évaporation

Les balances d'évaporation mesurent l'évaporation en continu par diminution du poids de l'eau placée dans un plateau sous abri. Elles ne sont pas très représentatives de l'évaporation naturelle en raison de leur faible surface libre. De plus, le faible volume de l'eau favorise le rôle thermique des parois.

Les bacs d'évaporation

Il existe différents types de bacs d'évaporation. Ce sont des bassins de 1 à 5 mètres de diamètre et de 10 à 70 cm de profondeur, posés sur ou dans le sol (bacs enterrés) ou encore dans l'eau (bacs flottants). Dans tous les cas, on doit maintenir le niveau de l'eau à faible distance au-dessous du bord du bac. Les variations du niveau d'eau du bac, mesurées à des intervalles fixes, sont le reflet de l'intensité de l'évaporation.

Bac d'évaporation.



Mesure de l'évaporation à partir des sols nus

Les verrières ou châssis vitrés

Les verrières sont constituées d'un cadre métallique sans fond, de 1 m^2 de section, posé sur le sol. Une vitre inclinée recouvre ce châssis. L'eau du sol s'évapore et la vapeur se condense sur la paroi froide de la vitre. L'eau condensée est alors collectée par une gouttière et recueillie dans un récipient. Ce type de mesure doit cependant subir des corrections pour tenir compte des effets du vent et de la température à l'air libre.

Le lysimètre

Le lysimètre est une cuve étanche enterrée, à parois verticales, ouverte en surface et remplie par une portion de terrain d'une épaisseur de 0,5 à 2 mètres. La végétation et les conditions à chaque niveau, surtout la teneur en eau, sont maintenues sensiblement identiques à celles du terrain en place. Les variations de stock d'eau peuvent alors être mesurées avec précision.
Le lysimètre est pourvu à sa base d'un dispositif recueillant l'eau de drainage. On peut déduire l'évaporation à la surface du terrain de ces variations de stock par pesée, ou encore des mesures de l'eau du sol et de drainage et des données de précipitations indiquées par un pluviomètre à proximité. L'aire horizontale de la portion de terrain isolé doit être suffisamment grande pour obtenir une bonne précision de la hauteur d'eau évaporée, en théorie à 0,01 mm près.

Mesure de l'évapotranspiration

La mesure de l'évapotranspiration est une mesure complexe. A l'inverse des autres termes du bilan hydrique, elle est le plus souvent indirecte (en procédant par bilan hydrologique sur une parcelle expérimentale ou sur un bassin versant). Cependant, la mesure de l'évapotranspiration réelle (*Etr*) peut être effectuée de façon ponctuelle et directe en se basant par exemple, sur les pertes en eau d'une case lysimétrique portant de la végétation.

L'évapotranspiration de référence ET_0 est calculée directement à partir de mesures liées au pouvoir évaporant de l'air (température, humidité, pression, etc.).

Rappel :

Facteurs météorologiques intervenant dans le processus d'évaporation

L'évaporation dépend essentiellement de deux facteurs :

- la quantité de chaleur à disposition,
- la capacité de l'air à stocker de l'eau.

1. Quantité de chaleur disponible

La quantité d'eau pouvant être évaporée à partir d'une surface dépend de la quantité de chaleur provenant du soleil. Cette quantité de chaleur varie, d'une part, selon les conditions géographiques (gradient de latitude), et d'autre part, selon l'élévation de la surface liquide par rapport au niveau de la mer (gradient altimétrique). Les échanges de chaleur entre l'atmosphère, la surface du sol et la surface des lacs et des océans qui sont les agents de l'évaporation, s'effectuent par convection et conduction. Cette énergie échangée est, en tous points, compensée par un transfert d'eau qui s'évapore à un endroit pour se condenser à un autre et retomber sous forme de précipitations. Ces échanges de chaleur entretiennent le cycle de l'eau.

Les mouvements horizontaux et verticaux qui brassent l'atmosphère mettent en jeu des échanges et des transformations d'énergie. L'une des causes fondamentales de cette agitation réside dans la distribution des températures à la surface terrestre ainsi qu'au sein de l'atmosphère elle-même. L'évaporation est donc fonction des rapports énergétiques entre l'atmosphère et le plan d'eau évaporant.

a. **Le rayonnement solaire (*RS*)**

Le rayonnement solaire est l'élément moteur des conditions météorologiques et climatiques, et par voie de conséquence, du cycle hydrologique. Son action intéresse l'atmosphère, l'hydrosphère et la lithosphère, par émission, convection, absorption, réflexion, transmission, diffraction ou diffusion. L'émission solaire se situe essentiellement dans une bande de longueur d'onde allant de 0,25 à 5 μm.

Au cours de sa traversée dans l'atmosphère, le rayonnement solaire incident est partiellement atténué par absorption et par réflexion diffuse dans toutes les directions. Ces phénomènes se produisent de manière différente selon le domaine spectral. Environ un tiers du rayonnement solaire est

renvoyé vers l'espace par réflexion diffuse, cette proportion pouvant atteindre 80% lorsque le ciel est couvert. Le rayonnement solaire global atteignant la surface du sol comporte ainsi deux composantes, d'une part le rayonnement solaire incident transmis par l'atmosphère, et d'autre part le rayonnement solaire diffus réfléchi par l'atmosphère en direction du sol. Cette énergie solaire arrivant sur terre est essentiellement constituée de rayonnements de courtes longueurs d'ondes (0,1 à 10 μm) (hautes fréquences).

Le rayonnement global est partiellement réfléchi par la surface du sol, selon la nature, la couleur, l'inclinaison ou encore la rugosité de celui-ci. On définit l'albedo comme le pourcentage de lumière solaire réfléchie à la surface terrestre pour une zone irradiée. L'albédo varie considérablement suivant divers composantes terrestres ou atmosphériques et climatiques (nuages, angle d'incidence du rayonnement solaire, saison et moment de la journée, etc.). De même, certaines composantes de l'atmosphère telles que les poussières modifient l'albédo du globe.

Valeurs de l'albédo pur différentes surfaces.

Surfaces du sol	**Albédo**
Surface d'eau	0,03 à 0,1
Forêt	0,05 à 0,2
Sol cultivé	0,07 à 0,14
Pierres et rochers	0,15 à 0,25
Champs et prairies	0,1 à 0,3
Sol nu	0,15 à 0,4
Neige ancienne	0,5 à 0,7
Neige fraîche	0,8 à 0,95

b. **Le rayonnement atmosphérique (*RA*)**

Etant donné les températures régnant dans les différentes couches atmosphériques, ces dernières émettent un rayonnement de grandes longueurs d'onde, comprises entre 5 et 100 μm (infrarouge). Cette émission est due essentiellement à la vapeur d'eau, au gaz carbonique ainsi qu'à l'ozone.

Les aérosols, poussières, cristaux, etc., en suspension interviennent également dans les transferts radiatifs atmosphériques tandis que la présence de nuages accroît sensiblement l'importance de l'émission atmosphérique.

c. **Le rayonnement terrestre (*RT*)**

La température superficielle moyenne de la terre est d'environ 300°K, l'émission terrestre s'effectue comme pour le rayonnement atmosphérique dans l'infrarouge.

Le rayonnement terrestre, encore appelé rayonnement propre, est absorbé en quasi-totalité par l'atmosphère. Cette absorption sélective est due principalement au gaz carbonique, un peu à l'ozone et surtout à la vapeur d'eau. Ces gaz ont un spectre d'émission similaire à leur spectre d'absorption, si bien que l'essentiel du rayonnement terrestre absorbé par l'atmosphère est émis à nouveau et partiellement en direction de l'espace. En présence d'une couverture nuageuse, le rayonnement terrestre est réfléchi. C'est donc au cours des nuits sans nuages que les températures de surface sont les plus basses.

d. **Notion de rayonnement net (*RN*)**

Le rayonnement net est défini comme la quantité d'énergie radiative disponible à la surface de la terre est pouvant être transformée en d'autres formes d'énergie par les divers mécanismes physiques ou biologiques de la surface.

On exprime généralement le bilan des échanges radiatifs à la surface du sol par le rayonnement net *RN* défini comme la résultante des trois types de rayonnements considérés précédemment :

$$RN = (RS + RA) \cdot (1 - \alpha) - RT$$

Avec :
RS : rayonnement solaire direct et diffus atteignant le sol [Wm^{-2}],
RA : rayonnement atmosphérique dirigé vers le sol [Wm^{-2}],

RT : rayonnement terrestre [Wm^{-2}],
α : albédo de la surface.

Le terme $(RS + RA) \cdot (1 - \alpha)$ représente la fraction du rayonnement incident global Ri absorbée par la surface terrestre. De manière simplifiée, on considère généralement le rayonnement terrestre comme négligeable dans le calcul du rayonnement net.

e. **Formulation du bilan énergétique**

Le bilan d'énergie au travers de la surface du sol ou de la mer et, plus généralement, au travers de la surface évaporante, exprime que la somme des densités de flux de chaleur est nulle au niveau de cette surface :

$$RN + \phi C + \phi S + \phi L = 0$$

Avec :
RN : rayonnement net à la surface de la terre.
ϕC : flux de chaleur dans le sol rendant respectivement compte du transport de chaleur par conduction dans le sol ainsi que du transfert d'eau sous la forme de vapeur.
ϕS : flux de chaleur sensible dû à la convection thermique au voisinage de la surface évaporante. Ce flux de chaleur n'affecte donc qu'une hauteur restreinte de l'atmosphère.
ϕL : flux de chaleur latente ou flux de vapeur à l'interface sol-atmosphère dû à la vaporisation lorsqu'il n'y a pas d'accumulation de vapeur au sein du couvert végétal ou au sein de la tranche d'eau qui recouvre le sol.

Cette équation traduit simplement le fait que le flux d'énergie perdu par la surface de la terre au cours de l'évaporation soit égal au flux apporté par rayonnement, diminué du flux d'énergie perdue par convection dans l'air et dans le sol.

2. Température de l'air et de l'eau

La température étant étroitement reliée au taux de radiation, lui-même directement corrélé à l'évaporation, il s'ensuit qu'une certaine relation existe entre l'évaporation et la température de la surface évaporante. Le taux d'évaporation est, en particulier, une fonction croissante de la température de l'eau. Comme la température de l'eau varie dans le même sens que la température de l'air, il est plus facile de mesurer cette dernière. On utilise ainsi dans les formules de calcul de l'évaporation la température de l'air plutôt que celle de l'eau.

Au voisinage du sol, la température de l'air est fortement influencée par la nature de la surface terrestre et par l'importance de l'ensoleillement. A la base de la troposphère, la température de l'air suit un cycle quotidien appelé variation ou cycle diurne, avec un minimum et un maximum observables au cours d'une journée. Les facteurs influant sur ces variations de la température atmosphérique dans le temps sont en fait nombreux. Il y a la latitude, l'altitude, le relief, le type de surface ou de végétation, la proximité de la mer, les masses d'air dominantes et le degré d'urbanisation et de pollution, etc. De tels éléments agissent sur les amplitudes thermiques du jour, du mois ou de l'année.

3. Humidité relative et spécifique de l'air

Le *déficit de saturation* (différence entre la pression de vapeur saturante et la pression de vapeur actuelle) peut aussi être exprimé d'une autre manière recourant à la notion d'humidité relative *Hr*. Cette dernière s'exprime par la relation suivante :

$$H_r = \frac{e_a}{e_s} \cdot 100 \ [\%]$$

Avec :
e_a : pression de vapeur d'eau effective ou actuelle,
e_s : pression de vapeur d'eau à saturation.

L'humidité relative est donc le rapport entre la quantité d'eau contenue dans une masse d'air et la quantité maximale d'eau que peut contenir cette masse d'air. Ainsi, lorsqu'une masse d'air se refroidit, elle garde la même quantité d'eau. Par contre, la valeur de sa quantité maximale diminue avec la température. Cette diminution implique qu'à un certain moment, l'air devient saturé car H_r = 100%. On nomme la température pour laquelle la pression de vapeur saturante est égale à la pression de vapeur actuelle, la température du point de rosée. On exprime parfois l'humidité de l'air en kg d'eau par kg d'air humide (humidité spécifique) ou encore en gramme d'eau par m^3 d'air humide (humidité absolue).

4. Pression atmosphérique

La pression atmosphérique représente le poids d'une colonne d'air par unité de surface considérée. Elle constitue un indicateur de la variation des types de masse d'air passant au-dessus d'un point donné et intervient dans le calcul des humidités spécifique et absolue.

Plus la pression totale au-dessus d'un liquide est élevée, plus grande est sa tension de vapeur ; mais cet effet reste négligeable pour des pressions totales inférieures

à 106 Pa (ou 10 bars). Par contre, certains auteurs considèrent que le taux d'évaporation augmente lorsque la pression atmosphérique diminue. Cette relation inverse n'est pas encore clairement démontrée, car la variation de la pression barométrique est généralement suivie d'autres variations, comme celles de la température et du régime du vent.

5. *Le vent*

Le vent joue un rôle essentiel sur les processus d'évaporation car c'est lui qui permet, par le mélange de l'air ambiant, de remplacer au voisinage de la surface évaporante, l'air saturé par de l'air plus sec. En effet, l'air au voisinage de la surface évaporante va se saturer plus ou moins rapidement et par conséquent stopper le processus d'évaporation. Un verre d'eau placé dans une enceinte fermée à l'abri de tout mouvement de l'air ne pourrait évaporer son contenu bien longtemps même dans une atmosphère extrêmement sèche. Le vent, par le bais de sa vitesse mais aussi de sa structure verticale et de ses turbulences, joue un rôle prépondérant dans le processus d'évaporation. Les turbulences permettent entre autre l'ascension de l'air humide, tandis que l'air sec descend et se charge d'humidité.

L'eau dans le système sol-plante-Atmosphère
Notion de point de flétrissement

Objectif :

Acquérir les notions de bases en pédologie afin d'apprécier la disponibilité en eau pour les végétaux suivant le type de sol.

Principe :

1- Généralité sur la structure d'un sol :

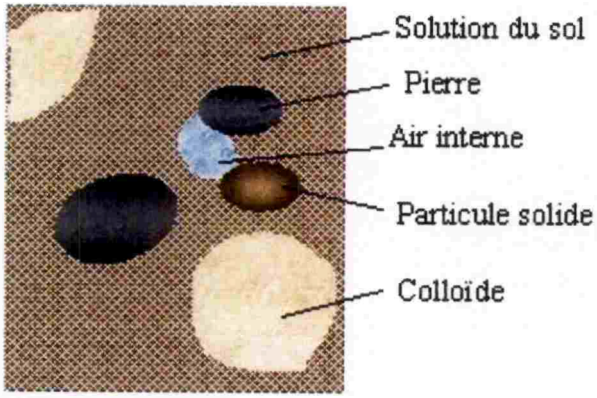
Le sol se compose d'éléments divers rassemblés dans un milieu interstitiel appelé solution de sol. Les particules solides comprennent les grains de silice, le carbonate de calcium, le calcium...

Les colloïdes sont des macromolécules hydrophyles. Elles ont une nature minérale (argiles, silicates d'aluminium, hydrates de fer...) ou organique (humus). L'argile a une charge globale négative, elle peut s'associer avec des protons ou se chélater avec du calcium, par exemple, modifiant suivant les cas la nature des sols.

Lorsque les particules colloïdales sont chargées, elles se repoussent entre elles, formant un système colloïdal dispersé. Lorsqu'elles sont neutres, le système est dit floculé. Ces deux états ont une incidence sur les végétaux : un sol à l'état dispersé a une apparence boueuse, pâteuse ou desséchée, épaisse et impropre aux échanges aqueux ou gazeux. Le système est alors asphyxique et flétrissant.

A l'inverse un sol à l'état floculé permet la formation d'un ciment propice aux agrégats, et favorise le développement des végétaux.
L'homme peut intervenir sur le sol par ajout d'amendements. Par exemple, le calcaire augmente le pH du sol, les magnésiens neutralisent les colloïdes. Attention cependant, les engrais ne sont pas des amendements.

Le sol contient enfin une phase liquide et des poches gazeuses (air interne) appauvries en dioxygène (moins de 10%), mais enrichies en gaz carbonique (de 1 à 5%).



Selon les particules du sol, l'eau ne sera pas disponible de la même façon :

- Les forces de capillarités retiennent l'eau. Ainsi si les particules du sol ne sont entourées que par une faible pellicule d'eau malgré une forte porosité, ou si les particules de sols sont trop resserrées, les forces de capillarité peuvent empêcher l'absorption.
- Les forces osmotiques et les forces d'imbibition qui existent entre les particules en solution et l'eau peuvent également gêner l'absorption.

La nature du sol va donc influer directement sur l'absorption de l'eau par les racines. Le potentiel hydrique d'un sol (Ψ mesuré en Mpa) correspond à l'inverse de la quantité d'énergie nécessaire pour libérer 1 gramme d'eau (pour avoir une force d'attraction plus forte que celle du sol). Plus l'eau est riche en soluté, plus son potentiel hydrique sera négatif. Plus les particules du sol sont petites (argiles) plus la quantité d'eau retenue par capillarité est forte, et plus le potentiel hydrique est négatif.

Selon leur composition, les sols retiennent plus ou moins d'eau après saturation, cela caractérise leur humidité équivalente. En fonction de ces caractéristiques, il est possible de définir la quantité d'eau au dessous de laquelle il y a flétrissement irrémédiable de la plante. C'est le point de flétrissement (pF). Pour les sables, il se situe à environ 1 à 3 % d'eau, pour les sols argileux c'est de l'ordre de 10 à 20 % et pour les tourbes cela va à 50 % !

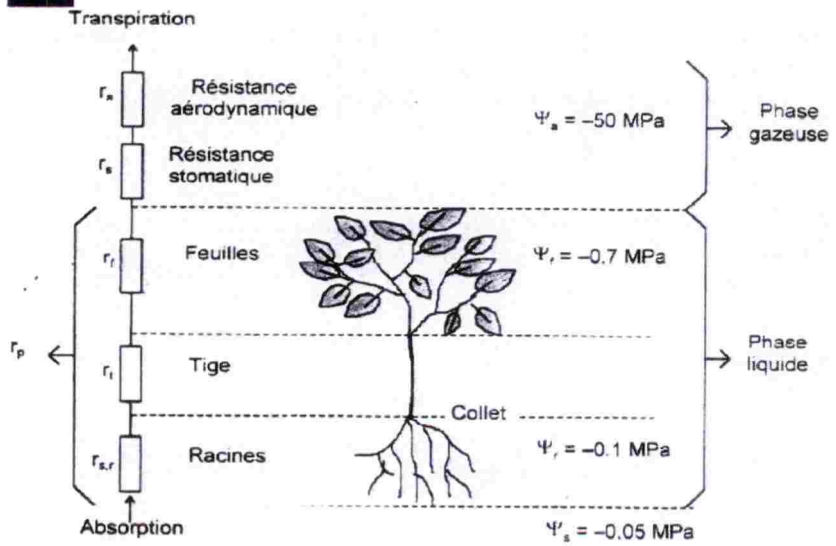


Figure 1

L'eau circule dans le système sol-plante-atmosphère sous l'action des gradients de potentiels hydrique : D'un potentiel hydrique plus élevé vers un potentiel hydrique qui diminue (du + vers le -)

2- Les limites à l'absorption de l'eau par la plante

Les plantes se servent de l'eau pour développer leurs tissus à l'aide du processus de la photosynthèse et pour réguler leur température. Les plantes agissent à la manière des pompes, tirant l'eau du sol et l'acheminant dans les feuilles, d'où elle s'évapore dans l'atmosphère. Les racines sont capables de pomper l'eau du sol si ce dernier est aéré (c'est-à-dire dans un état suffisamment floculé). Lorsque les plantes flétrissent, une certaine quantité d'eau reste dans le sol : les forces qui retiennent cette eau liée aux particules du sol sont plus grandes que les forces de succion des racines.

Toutefois des mécanismes d'adaptations permettent aux plantes de vivre dans un milieu trop lourd ou trop humide, ou encore en absence de sol : les palétuviers des mangroves ont des racines aériennes et des pneumatophores (rameaux verticaux racinaire jaillissant au-dessus de l'eau) pour éviter l'asphyxie des sols vaseux. Les épiphytes se développant sur des plantes hôtes doivent puiser leur eau de l'atmosphère (feuilles récoltant l'eau..).

Ainsi, les trois principaux facteurs qui déterminent la quantité d'eau du sol qu'utilisent les plantes sont

- le type de plante
- la quantité d'eau dans le sol qui peut être absorbée par les plantes
- la quantité d'eau que l'atmosphère peut tirer des plantes et du sol.

La transpiration est le processus par lequel l'eau du sol se perd dans l'atmosphère après être passée dans la plante. La quantité maximum d'eau que les plantes peuvent absorber dans des conditions idéales et l'évaporation inévitable du sol constituent ce que l'on appelle l'évapotranspiration potentielle, qui dépend des conditions météorologiques. Les jours venteux et chauds, les plantes puisent beaucoup d'eau dans le sol et moins les jours frais.

Les plantes ne peuvent pas utiliser la totalité de l'eau du sol. Deux limites physiques déterminent la quantité d'eau du sol que les plantes peuvent absorber :

- la capacité de rétention (ou capacité au champ), qui est la limite supérieure
- le point de flétrissement permanent, qui est la limite inférieure.

La capacité au champ désigne l'état d'humidité dans lequel reste le sol après ressuyage car il reste toujours de l'eau retenue dans les porosités (cf. l'éponge qui, même une fois essorée, continue à contenir de l'eau, elle est mouillée).

Le point de flétrissement permanent est la teneur en eau du sol à laquelle les végétaux ne peuvent plus se rétablir du flétrissement diurne.

Il intervient lorsque l'eau présente dans les microporosités du sol, les capillaires, ne peut plus être absorbée par les poils absorbants des racines des végétaux : la force de succion des capillaires est supérieure à la pression osmotique résultant de l'évapotranspiration.

Un sol atteint sa capacité de rétention (CR) après avoir été entièrement détrempé et s'être égoutté pendant quelques jours. Si le drainage est mauvais, l'eau en surabondance peut endommager les cultures. Dès que les cultures ont tiré du sol l'eau dont elles ont besoin, il devient de plus en plus difficile pour elles d'utiliser l'eau qui reste. Par ailleurs, lorsqu'elles ne peuvent extraire assez d'eau pour répondre à leurs besoins, elles flétrissent. Dès le moment où les plantes ne peuvent plus récupérer d'un flétrissement diurne, moment que l'on désigne par point de flétrissement permanent, il n'y a plus d'eau dans le sol que les plantes peuvent absorber.

Entre la capacité de rétention et le point de flétrissement permanent, les plantes peuvent absorber l'eau présente dans le sol. Cette eau s'appelle alors eau disponible (ED ou réserve utilisable RU). La quantité d'eau que le sol peut garder dépend surtout de sa texture. Les sols à texture moyenne et lourde comme le limon et l'argile retiennent beaucoup plus d'eau disponible que les sols à texture grossière ou sableuse (fig. 1). D'autres caractéristiques du sol influent aussi sur l'efficacité de l'utilisation de l'eau par les plantes; il s'agit notamment :

- de la teneur en matière organique
- de la structure
- de la teneur en nutriments.

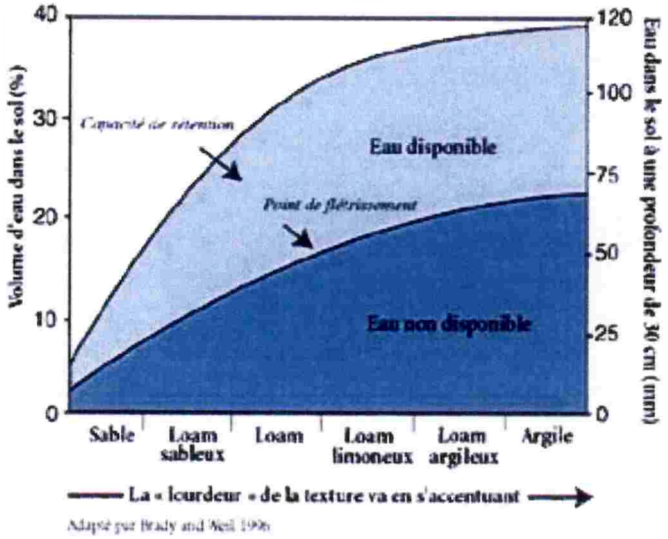


Figure 2: Rapport entre la texture et l'eau du sol

Il faut que la plante puisse disposer de la quantité appropriée d'eau au bon moment dans son cycle de croissance pour avoir un bon rendement.

Intérêt :

La connaissance de la capacité de rétention CR et du point de flétrissement PF permet de calculer l'eau disponible ED du sol (pourcentage d'eau utilisable par les plantes).

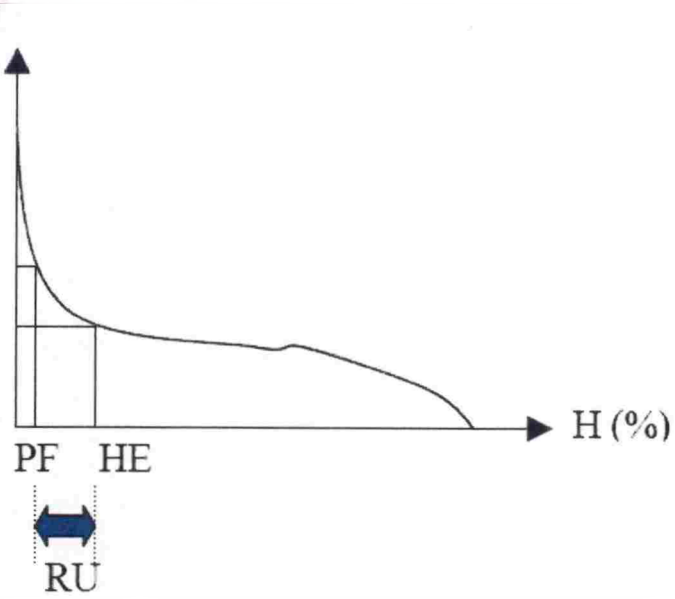
ED % = CR % — PF %

Si CR et PF sont des fonctions croissantes de la teneur en éléments fins et en humus, leur différence l'est également.

Exemple de terre sableuse : CR= 8% PF= 2% ED = 6%
Exemple de terre argileuse : CR = 25 % PF= 8% ED=17%

3- Le point de flétrissement :

Par analogie avec le fameux pH, les pédologues ont défini le pF, qui correspond à log|Ψ|. F signifie « free energy ». Ψ, le potentiel hydrique augmente très rapidement avec le dessèchement. L'échelle logarithmique ainsi définie trouve tout son intérêt lors de la comparaison entre l'humidité du sol H(%) et Ψ.



HE : humidité équivalente
PF : point de flétrissement
RU : réserve utilisable

L'humidité équivalente (HE) correspond à la capacité de rétention maximale du sol. Au-dessus de cette valeur, le sol est gorgé d'au et il y a ruissellement.
Le point de flétrissement (pF) donne l'humidité minimale du sol, en-dessous de laquelle la plante se fane irréversiblement. Par convention fixée par les pédologues, le pF se trouve alors proche de 4.2, soit 16 bars de succion., quelle que soit la plante à laquelle on s'intéresse.

Suivant le type de sol, le point de flétrissement apparaît pour des taux d'humidité différents :
Sable : 1-3%
Sol argileux : 10-20%
Tourbes : 50%

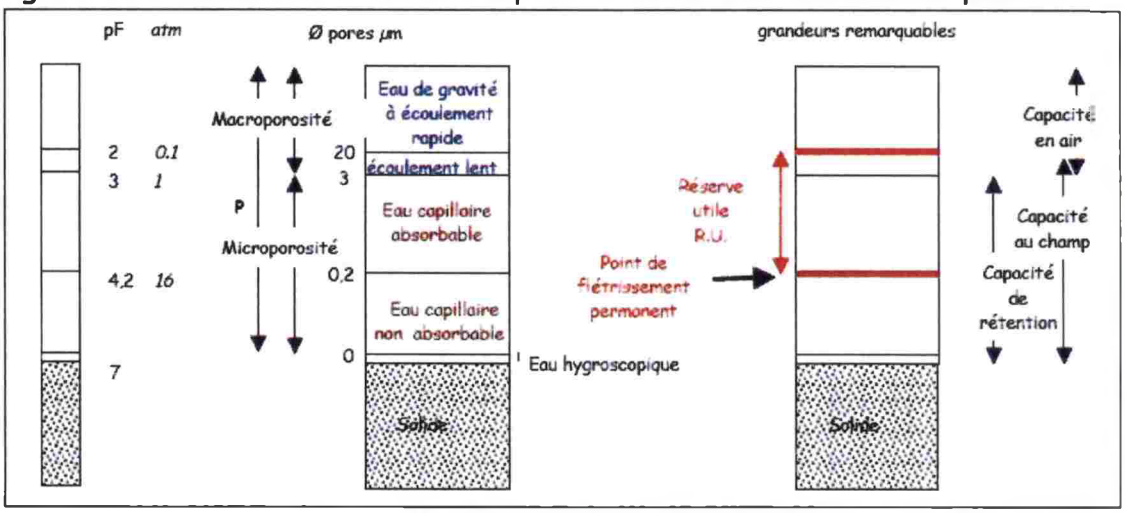
La réserve utilisable (RU) indique donc la fourchette d'humidité du sol pour laquelle la plante pourra se développer et le sol ne dégorgera pas.

Selon les sols, l'eau ne sera pas stockée en même quantité. Utilisons l'image d'un verre. Il y a des verres de différentes tailles, plus ou moins grands, plus ou moins larges, pouvant contenir plus ou moins d'eau.
Pour caractériser un sol, on analyse sa granulométrie (la taille des grains qui le composent).
Trois tailles de grains sont mesurés : le sable (gros grain), le limon (sable fin, ou grain moyen), l'argile (grain très fin). Dans chaque sol, chacune des catégories précédentes existent, c'est leur proportion qui change selon le lieu. Connaître la granulométrie (que l'on appelle aussi la texture) d'un sol est important, car c'est entre les particules, les grains du sol que se retrouve l'eau qui sera utilisée par la plante. C'est donc connaître la quantité d'eau qui pourra être stockée. Car, plus les grains sont gros, et plus l'eau pourra s'écouler, s'infiltrer dans la nappe.

Plus les grains seront fins, et plus ils emprisonneront l'eau qui sera alors pompée par les racines de la plante. À partir des indications sur la nature du sol, on pourra calculer la **Réserve Utilisable** maximale, c'est à dire la quantité d'eau maximale qui sera disponible pour la plante quand le sol est rempli d'eau. Pour reprendre notre image, c'est lorsque le verre est rempli à ras bord.

4- Pour résumer :

Figure 3 : résumé des caractéristiques du sol et des relation sol-plante.



Application pratique : Détermination du pF pour un type de sol :

Il y a plusieurs façons de déterminer la capacité au champ (CC) et le point de flétrissement (pF) d'un sol, notamment :

- en laboratoire en utilisant un extracteur à plaque céramique ou à membrane cellulosique (on applique alors une pression de 1.5bars et 16bars pour connaître respectivement la teneur en eau d'un sol à la capacité au champ et au point de flétrissement). Cependant, du point de vue de l'écophysiologiste, cette méthode ne prend pas en compte le type de plante auquel on s'intéresse (différence entre espèces ? variétés ?)

- par méthode directe en utilisant une plante en croissance comme référence : on mesure d'abord la teneur en eau du sol après ressuyage (on a alors CC) puis on provoque le pF de l'espèce végétale en laissant dessécher le sol étudié, pour connaître le point de flétrissement permanent de la plante dans ce sol.

Nous nous intéresserons à cette deuxième méthode (ne nécessitant aucun matériel perfectionné si ce n'est une balance).

Exemple d'un cas concret d'étude :

Mise en culture d'une variété de riz (IR64) sur un sol argilo-sableux prélevé dans une parcelle expérimentale du site de Lavalette (Montpellier). Même si les valeurs de pF et CC de ce sol ont été caractérisées par la méthode de laboratoire (i.e. sans plante, méthode physique), le sol a cependant été déstructuré du fait du prélèvement puis du tamisage pour sa mise en pot et la culture de riz. D'autre part, les valeurs relatives de pF pour le cas du riz ne sont pas forcément celles issus des mesures de laboratoire : aussi la méthode directe de caractérisation du sol a été appliquée.

5- Protocole à suivre (exemple d'une variété de riz, IR64) :

NB : l'utilisation de balances à mesure continue (cf photo ci-dessous), automatisée et préférable afin de repérer l'arrêt de transpiration de la plante, cependant il est possible d'avoir le même résultat par des pesées bi-journalières.

La terre est séchée à l'étuve à 110°C pendant 24 h et les graines sont mises à germer en étuve à 32-33°C.

Avant de planter, on effectue la pesée de l'ensemble pots+coupelles, avec terres sèche, puis terre saturée d'eau (CC). On a ainsi le % en eau à CC.

Après ré-essuyage, la culture de la variété choisie est réalisée jusqu'à un stade défini (6ème feuille dans le cas du riz) ; les pots sont emballés de cellophane pour éviter toute perte d'eau, seule la plante en émerge afin de mesurer uniquement la transpiration.

La variation de poids est alors enregistrée automatiquement par la balance (scrutation horaire), jusqu'à observer sa stabilisation, témoignant de la fin de la transpiration. On en déduit le % en eau au point de flétrissement.

La plante est alors extraite, pesée, ainsi que le pot avec sa terre afin d'évaluer la quantité d'eau restante. On en déduit la RU du sol.

CIRAD-DIST
Unité bibliothèque
Lavalette

6- Résultats :

La Figure 4 présente les résultats bruts de pesée des pots à pas de temps horaire, utilisés pour caractériser pF. Dans le Tableau 1 sont synthétisées les différentes étapes de pesée permettant d'accéder à la fois à CC et pF.

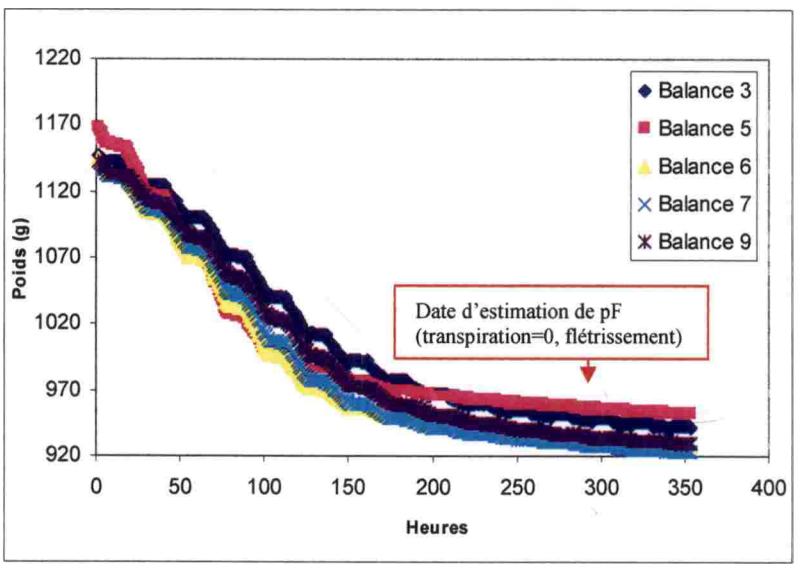


Figure 4 : pesée horaire automatisée de 5 pots positionnés sur des balances (précision à 0.1 gramme)

	1° étape: arrosage et ressuyage du sol pour mesure de CC				2° étape: quand la plante atteint le flétrissement permanent, pF				
N° de balance	Pot + coupelle	Pot + coupelle + terre sèche	Pot+coupelle+ terre à CC	% eau à CC (du sol sec)	poids final frais du riz	Pot + terre	Pot + terre + riz J47 (10h)	% eau à pF	Reserve utile (RU = CC-pF)
3	95	938	1232	0.31	3.0	942	945.25	0.061	0.25
5	95.5	955	1257	0.32	8.5	946	954.5	0.046	0.27
6	96	932.5	1215.5	0.30	7.0	924	930.8	0.048	0.26
7	95	929.5	1223	0.32	7.5	920	927.05	0.046	0.27
9	95	933.5	1228	0.32	8.5	925	933.25	0.047	0.27
moyenne				*0.313*				*0.050*	*0.263*
rreur standard				*0.002*				*0.003*	*0.004*

Tableau 1 : résumé des résultats obtenus

7- Conclusion :

Les données disponibles de caractéristiques du sol de Lavalette utilisé dans cette étude (données obtenues par méthode de laboratoire) indiquaient un pF entre 7.3 et 10.5% et un CC entre 21.5 et 26%, selon les parcelles de Lavalette. La méthode directe caractérisant ces valeurs pour le complexe étudié « riz / sol de Lavalette en pot » donne des valeurs assez différentes, avec un pF de 5% et un CC de 30%. Il semble important, dans toute étude où les caractéristiques du sol sont centrales, de les vérifier pour avoir des valeurs propres à l'étude réalisé : le type de plante étudié, le « vécu » du sol jusqu'à sa mise en pot et les risques d'hétérogénéité des parcelles où les prélèvements sont réalisés, peuvent laisser penser que les valeurs fournies par la méthode de laboratoire ne sont pas toujours adaptées.

LES MEDIATEURS MOLECULAIRES DU DEVELOPPEMENT

I\ Les phytohormones.

Les phytohormones sont des substances chimiques synthétisées par le végétal. Elles sont oligodynamiques : actives à faible dose. Elles agissent parfois à distance du lieu de synthèse : elles ont une influence sur le fonctionnement.

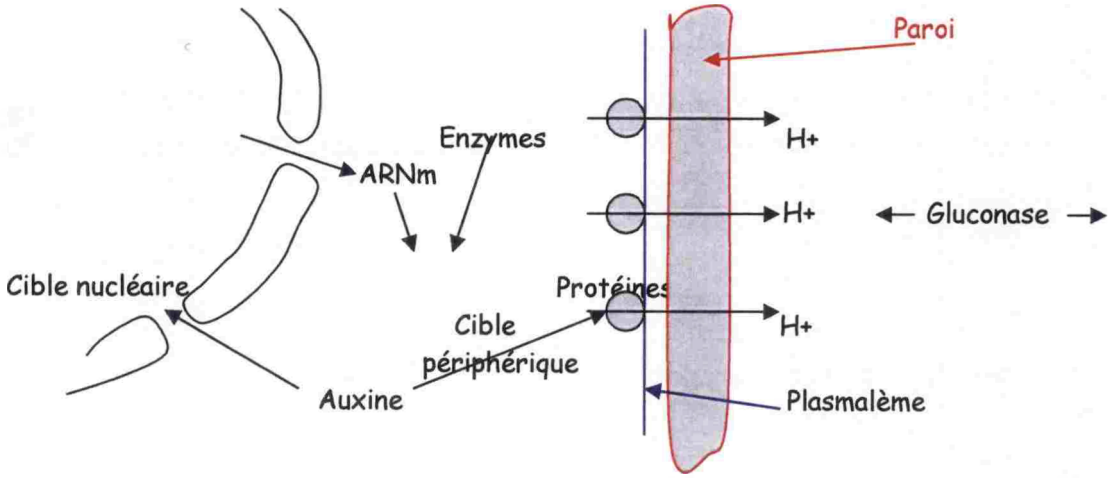
A\ Les auxines.

1\ Nature et répartition dans la plante.

Les auxines sont synthétisées dans l'apex des tiges et des jeunes feuilles. Elles sont libres ou liées à d'autres molécules. Leur transport par le phloëme est polarisé : c'est un transport actif basipète (du haut vers le bas). Ces molécules sont des composés instables, sensibles à la lumière, à l'acidité, à l'oxygène.

2\ Propriétés physiologiques.

Les effets sur l'élongation sont différents si l'on se trouve sur une tige ou une racine. Une dose favorable pour l'augmentation d'une tige peut-être défavorable pour l'augmentation d'une racine. En règle générale, les auxines favorisent l'accroissement des racines alors que les cytokinines favorise la croissance des tiges et des bourgeons. L'élongation fait appel à la plasticité de la paroi et à sa structure fibrillaire dans laquelle s'entrecroisent des chaînes de molécules diverses, où, entre ces chaînes, se crées des liaisons. Pour qu'il y ait élongation, il faut couper les liaisons interchaînes (intervention de l'auxine) au niveau périphérique et nucléaire.



B\ Les gibberellines.

1\ Nature et répartition dans la plante.

Les gibberellines sont des diterpènes (molécules à 20 carbones), formées à partir de l'isoprène. La synthèse de ces molécules est effectuée dans des sites divers mais toujours dans des lieux de division active (à l'apex de tiges et de racines). Leur migration est polarisée. Elle se déroule dans le xylème et dans le phloëme, toujours liée à des sucres.

2\ Propriétés physiologiques.

a\ Effets sur la croissance.

Les gibberellines permettent un allongement des entre-nœuds. Leur action se fait en synergie avec les auxines et les cytokinines.

b\ Autres effets.

Elles permettent la levée de la dormance des semences. Elles ont un effet antagoniste à celui de l'ABA.

c\ Applications.

On a trouvé des anti-gibberellines, qui sont des nanifiants : CCC, Amo16-18, phosphon : ils bloquent la synthèse des gibberellines. Les plantes ainsi traitées ont un aspect nain (au niveau des tiges mais jamais au niveau des feuilles).

C\ Les cytokinines.

1\ Nature et répartition.

Ce sont des substances qui augmentent la division cellulaire. La première cytokinine découverte fut la zéatine, isolée dans le mais.

Ces hormones sont trouvées dans tous les tissus et sont synthétisées sur les lieux d'utilisation. On observe de fortes synthèses au niveau des racines.

2\ Propriétés physiologiques.

a\ Au niveau cellulaire.

Les cytokinines sont présentes dans la sève brute et transportées sous forme de nucléotides de zéatine. Elles stimulent la division cellulaire en présence d'auxine : action en synergie.

b\ Au niveau de l'organisme

On les trouve :

- au niveau des bourgeons, elles sont antagonistes des auxines
- pour la levée de dormance des graines,
- au moment du développement des ébauches florales,
- dans les feuilles, où elles favorisent la diminution du turn-over de la chlorophylle, en améliorant le verdissement des feuilles.

D\ L'acide abscissique

1\ Nature et répartition.

L'acide abscissique est un composé en C15 qui a été trouvé pendant l'abscission des fruits et des feuilles de cotonnier. Sa synthèse est réalisée au niveau des graines et des semences.

2\ Propriétés physiologiques.

Il est antagoniste des gibberellines, en prolongeant la dormance des graines et des bourgeons. Il intervient aussi dans la fermeture des stomates. Il favorise la maturation des graines en stimulant l'accroissement de l'embryon et l'augmentation des réserves tout en inhibant la germination.

E\ L'éthylène.

On dose ce qui est dégagé par la plante. Il se forme à partir de méthionine. Il est antagoniste aux gibberellines et à un rôle dans le mûrissement des fruits.

Il inhibe l'élongation en diminuant les tiges et les racines : c'est une hormone de stress, de défense.

II\ Le phytochrome.

A\ Nature.

1\ Mise en évidence

Chez les végétaux, on trouve des molécules différentes de la chlorophylle, qui sont capables de capter la lumière et d'induire sa transduction pendant le développement des végétaux. L'accroissement de la plante est modelé par la lumière : c'est la photomorphogenèse (ensemble des réactions végétales réalisées grâce à la lumière).

S'il y a absorption d'une lumière monochromatique rouge à faible énergie :

Le rouge clair déclenche une réponse physiologique qui est annulée par le proche infrarouge (rouge sombre). C'est la qualité du dernier éclairement qui prédomine.

Il existe dans la plante, un pigment qui, à l'obscurité, est capable d'absorber la lumière rouge. Ce pigment se transforme en une forme qui, à son tour, absorbera le rouge sombre.

La forme capable d'absorber le rouge sombre déclenche la réponse physiologique (croissance des tiges et des feuilles et arrêt de la floraison). Ces formes de pigments sont photo-convertibles.

2\ Constitution.

Chromophore + protéines → chaîne tétrapyrolique → absorption de lumière par modifications de la position de certains hydrogènes et doubles liaisons.

La lumière blanche a le même effet que la lumière rouge en réalisant une transformation qui est relativement lente ($1/10^{ème}$ de seconde).

B\ Répartition dans la plante.

Les phytochromes sont présents en faible quantité dans le végétal. Le jour, ils sont sous forme P730 (ils absorbent à λ=730nm). La nuit, ces phytochromes sont sous leur forme P660.

La forme active est la forme P730. Pendant la nuit, elle se convertie en forme inactive en subissant un turn-over.

Ce pigment est répandu chez les végétaux supérieurs (phanérogames, bryophytes et ptérydophytes).

C\ Les modalités d'action.

Il semble que le phytochrome agisse sur les modalités cellulaires par un changement de configuration qui modifie les propriétés membranaires, rendant possibles le passage de métabolites, de cations, d'hormones et d'ATP.

Au niveau nucléaire, les phytochromes agissent sous l'activation ou la répression de certains gènes. Quand ils sont sous forme active, ils permettent l'activation de kinases.

D\ Phénomènes contrôlés par le phytochrome.

- la photomorphose positive (>0) ; exemple : activation par P730.
- la photomorphose négative (<0) ; exemple : inhibition par P730.
- la photomorphose mixte ; exemple : le photopériodisme.

- La photomorphose positive : pour les plantes qui germent à la lumière, le contrôle de la germination est réalisée par le phytochrome.

L'accroissement des feuilles est stimulé par la lumière rouge et inhibée par le rouge sombre.

L'action sur le mouvement des feuilles : de nombreuses feuilles pennées (chez les légumineuses) subissent des mouvements nyctinastiques (c'est le mouvement des feuilles qui se plient). Ce mouvement a lieu si la quantité de forme active est suffisante en fin de journée. Le mouvement est du à des variations différentielles de turgescence (cellule à la base des folioles).

La synthèse des pigments entraîne la synthèse d'enzymes : PAL (PhénylalanineAmmoniaLyse), PEPcarboxylase, Rubisco.

- la photomorphose négative : c'est l'inhibition de la croissance des tiges. Il y a synthèse de Lipoxygénase qui va permettre la production d'éthylène.
- la photomorphose mixte : elle déclenche une induction ou une répression. L'exemple type en est la floraison.

- 9 FEV. 2010

CIRAD-DIST
Unité bibliothèque
Lavalette