

Institut de Recherche pour le Développement IRD

UMR 211 « BIOEMCO - Biogéochimie et écologie des milieux continentaux »

Système de régulation des flux d'eau, modèle phénologique et régulation stomatique

4^{EME} LA JOURNEE SCIENTIFIQUE « INTERACTIONS VEGETATION - CYCLE DE L'EAU » AU LABORATOIRE HYDROSCIENCES A MONTPELLIER

le 25 janvier 2013

JERZY JAN NIZINSKI & JEAN-PIERRE MONTOROI

Institut de Recherche pour le Développement - I.R.D., UMR 211 « BIOEMCO - Biogéochimie et écologie des milieux continentaux - Interactions biologiques dans les sols », Centre d'Ile de France, 32 avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, France, téléphone: (33) 2-38-49-95-25; fax: (33) 2-38-49-95-76; courriel: georges.nizinski@ird.fr

Ce dossier contient:

ORGANISATION DE LA JOURNEE SCIENTIFIQUE « INTERACTIONS VEGETATION - CYCLE DE L'EAU ».....	4
INTRODUCTION.....	6
DOMAINE D'ETUDE DE LA BIOCLIMATOLOGIE.....	6
MODELISATION DES SYSTEMES SOL-PLANTE-ATMOSPHERE.....	8
1. THEORIE DES MESURES DE L'EVAPOTRANSPIRATION.....	10
1.1. LA RESISTANCE DE COUCHE LIMITE.....	12
1.2. LA RESISTANCE AERODYNAMIQUE.....	12
1.3. LA RESISTANCE DU COUVERT.....	14
1.4. LES VARIABLES CLIMATIQUES.....	17
2. INFLUENCE DE L'INDICE FOLIAIRE DU COUVERT SUR L'EVAPOTRANSPIRATION REELLE.....	17
3. L'INCIDENCE DE LA MODIFICATION DES COUVERTS SUR L'EVAPOTRANSPIRATION, CONCLUSION ET PERSPECTIVES.....	18
4. MODELE DU DEBOURREMENT ET DE LA CROISSANCE FOLIAIRE CHEZ <i>QUERCUS PETREA</i>	22
5. Etude des variations de la conductance stomatique maximale avec l'âge des feuilles chez l'oranger (orangerie d'El-Salam, Nord Sinaï, Egypte).....	33
6. ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE DES TRONCS D'HEVEA: CAS D'UNE PLANTATION EN COTE D'IVOIRE. (I) MATERIEL ET METHODES.....	43
7. ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE DES TRONCS D'HEVEA: CAS D'UNE PLANTATION EN COTE D'IVOIRE. (II) Résultats et Discussion	53

4

ème journée thématique HSM

Intéractions végétation et cycle de l'eau Bilan et perspectives

Nathalie Philippon-Blanc
(Université de Bourgogne-CNRS)

Vincent Rivalland
(CESBIO-CNRS)

Benjamin Sultan
(LOCEAN-IRD)

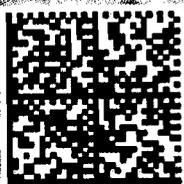
Georges Nizinski
(BIOEMCO-IRD)

Jérôme Demarty
(HSM-IRD)

Serge Rambal
(LTHE-CNRS)

Luc Descroix
(LTHE-IRD)

Photo: M. Vinolo



Conférence

le 25 janvier 2013

de 9h à 17h - Entrée libre

à la Maison des Sciences de l'Eau de Montpellier

Organisée par les étudiants Master 2 Recherche
Eau et Ressources de Montpellier

Contact : conf.hsm.2013@gmail.com

<http://confhsm2013.wix.com/conference-hsm-2013>

HSM : <http://www.hydrosciences.org/>

Laboratoire HydroSciences Montpellier

300, avenue du Professeur Emile Jeanbrau à Montpellier

HSM
HydroSciences
Montpellier

um2
UNIVERSITÉ MONTPELLIER 2
SCIENCE ET TECHNOLOGIE

E

Programme

9H15 - 9H35 :
Conférence introductive
(UM2)

9H40 - 10H20 : Serge RAMBAL
(CEFE-CNRS) « Écosystème, sécheresse
et changement climatique »

10H20 - 10H45 : Pause café

10H50 - 11H30 : Nathalie PHILIPPON-BLANC (Université
Bourgogne-CNRS) « Impact de l'ENSO en Afrique vu au travers
de l'activité photosynthétique de la végétation »

11H35-12H15 : Luc DESCROIX (LTHE-IRD) « Recrudescence du risque
de crue au Sahel »

12H15-13H45 : Buffet

13H50-14H30 : Benjamin SULTAN (LOCEAN-IRD) « Impact du changement
climatique sur l'agriculture en Afrique de l'ouest »

14H35-15H15 : Jérôme DEMARTY (HSM-IRD) « Observations et modélisation
des processus éco-hydrologiques dans le Sahel cultivé »

15H15-15H40 : Pause goûter

15H45-16H25 : Vincent RIVALLAND (CESBIO-CNRS) « Évaluation d'une
méthode simple de partition de l'évapotranspiration en contexte agricole
- application à l'estimation de l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) »

16H30-17H10 : Georges NIZINSKI (BIOEMCO-IRD) « Système de
régulation des flux d'eau, modèle phénologique et régulation
stomatique »

17H15-17H30 : Conclusion de la journée (UM2)

ORGANISATION DE LA JOURNEE SCIENTIFIQUE « INTERACTIONS VEGETATION - CYCLE DE L'EAU »

9h00

Accueil des intervenants autour d'un café convivial.

9h15 - 9h30

Conférence introductive (UM2)

9h45 - 10h15

Serge RAMBAL (CEFE-CNRS)

« *Écosystème, sécheresse et changement climatique* »

Introduction des problématiques liées aux interactions cycle de l'eau - végétation à l'échelle globale. Confrontation des études appliquées en Europe et en Afrique : comment les espèces terrestres, les communautés et les écosystèmes se sont adaptés dynamiquement aux changements climatiques? Comment évoluent les processus écologiques locaux? Comment modéliser et simuler numériquement le fonctionnement des écosystèmes?

Échelle : globale

10h15 - 10h45

Pause café

10h45 - 11h15

Nathalie PHILIPPON-BLANC (Université Bourgogne-CNRS)

« *Impact de l'ENSO en Afrique vu au travers de l'activité photosynthétique de la végétation* »

Étude des disparités régionales (Sahel vs Afrique du Sud, etc.) dans la réponse de la végétation à l'ENSO.

Échelle : continent africain

11h30 - 12h00

Luc DESCROIX (LTHE-IRD)

« *Recrudescence du risque de crue au Sahel* »

L'influence respective des conditions naturelles et des activités humaines (mise en culture, surexploitation des sols, etc.) sur l'accroissement des écoulements constaté au Sahel depuis le début de la sécheresse en 1968. *Échelle : régionale*

12h00 - 13h45

Buffet

13h45 - 14h15

Benjamin SULTAN (LOCEAN-IRD)

« Impact du changement climatique sur l'agriculture en Afrique de l'ouest »

Impacts du changement climatique sur l'agriculture en Afrique de l'Ouest. Présentation des résultats d'études qui utilisent des sorties de modèles climatiques et qui évaluent les risques pour le rendement agricole des principales cultures africaines.

Échelle : régionale/parcelle

14h30 - 15h00

Jérôme DEMARTY (HSM-IRD)

« Observations et modélisation des processus éco-hydrologiques dans le Sahel cultivé »

Processus biophysiques d'échanges d'énergie et de matière à l'interface Sol-Végétation-Atmosphère, observations in situ, modélisation numérique et apport de la télédétection spatiale.

Échelle : régionale parcelle

15h00 - 15h30

Pause café

15h45 - 16h15

Vincent RIVALLAND (CESBIO-CNRS)

« Évaluation d'une méthode simple de partition de l'évapotranspiration en contexte agricole - application à l'estimation de l'efficacité d'utilisation de l'eau (WUE) »

Présentation d'une méthode de partitionnement des flux d'évaporation (évaporation sol) et de transpiration (végétation) testée sur couverts agricole ainsi que d'une application directe, à savoir la possibilité d'estimation de l'efficacité d'utilisation de l'eau de la seule plante.

Échelle : locale

16h30 - 17h00

Georges NIZINSKI (BIOEMCO-IRD)

« Système de régulation des flux d'eau, modèle phénologique et régulation stomatique »

Détermination des flux d'eau dans le système Sol-Plante-Atmosphère-Continuum ainsi que des systèmes de régulation de ces flux.

Échelle : plante/feuille

17h00

Conclusion de la journée (UM2)

INTRODUCTION (DIAPO n° 1)

Tout d'abord, je vous remercie tous, Laurie, Laëtitia, Christelle, Hervé, Marion et Félix pour votre invitation, pour ce séminaire.

Voici je vous présente la structure de notre exposé; nous allons discuter (DIAPO n° 2):

- le domaine d'étude de la bioclimatologie
- la modélisation des systèmes sol-plante-atmosphère
- l'étude et modélisation de l'évapotranspiration des couverts végétaux
- nous allons commenter trois exemples de *régulation des flux d'eau*, (DIAPO n° 3)

- 1) modèle du débourrement et de la croissance foliaire chez *Quercus petrea*
- 2) étude des variations de la conductance stomatique maximale avec l'âge des feuilles chez l'oranger
- 3) Et, s'il nous reste du temps, je vous parlerai de l'étude de la conductivité hydraulique des troncs d'hévéa

DOMAINE D'ETUDE DE LA BIOCLIMATOLOGIE (DIAPO n° 3)

Les conceptions actuelles de ce cycle de l'eau reposent sur l'appréciation du fait que le champ (ou la station) et ses composantes - le sol, la plante, l'atmosphère - constituent une entité physique dynamique dans laquelle les processus de circulation de l'eau sont interdépendants comme les maillons d'une chaîne.

Dans ce système unifié appelé SPAC (Sol - Plante - Atmosphère - Continuum) par Philip (1966)¹, la circulation de l'eau se fait d'un niveau d'énergie potentielle élevé vers un autre moins élevé, si on admet que le concept de « potentiel de l'eau » est applicable au sol, à la plante et à l'atmosphère.

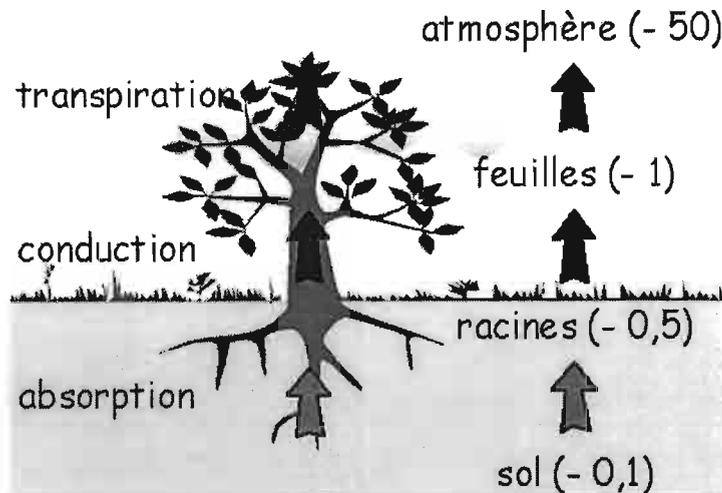


Figure n°1 - Système unifié appelé « Sol - Plante - Atmosphère - Continuum », la circulation de l'eau se fait d'un niveau d'énergie potentielle élevé ($\rho_{\text{sol}} = -0,1$ bars) vers un autre moins élevé ($\rho_{\text{atmosphère}} = -50$ bars).

Ainsi, la circulation de l'eau comprend le mouvement de l'eau du sol vers les racines, l'absorption par les racines, le transport des racines vers les branches et à travers le xylème jusqu'aux feuilles, l'évaporation dans les cavités intercellulaires des feuilles, la diffusion de la vapeur d'eau à travers les stomates vers la couche d'air calme au niveau de la feuille et à travers la couche d'air turbulente à partir de laquelle la vapeur d'eau diffuse dans l'atmosphère extérieure.

L'étude des phénomènes physiques qui interviennent dans les trois sous systèmes (sol - plante - atmosphère) et qui se déroulent simultanément à des « régimes différents » pose le problème des différentes échelles d'espace et de temps en bioclimatologie: il convient de distinguer l'échelle phénoménologique (les processus réels) et les échelles imposées par les méthodes de mesure et par la modélisation.

Les phénomènes étudiés le sont du niveau de la feuille à celui de l'individu, de l'ensemble des individus d'un peuplement jusqu'à l'échelle régionale. Les échelles de temps des phénomènes mesurés vont de la seconde (bilan énergétique) à quelques jours (modification de l'indice foliaire) à la semaine ou plus (teneur en eau du sol, absorption racinaire).

Une autre caractéristique qui se rencontre dans tout essai de compréhension mécaniste d'un système complexe est le fait que l'on ne dispose pas encore de

¹ Philip J.R., 1966. Plant water relations: some physical aspects. *Annual Review of Plant Physiology*, 28, 71-88

méthode expérimentale pour appréhender certains phénomènes, ainsi la mesure des gradients et flux microscopiques de l'eau au voisinage immédiat des racines (les méthodes de mesure de la teneur en eau du sol et du potentiel hydrique du sol reposent sur la détection d'un volume de sol relativement grand qui englobe ces micro-gradients).

MODELISATION DES SYSTEMES SOL-PLANTE-ATMOSPHERE (DIAPO n° 4)

L'étude de tout système complexe dans les conditions naturelles exige la formulation et la mise en œuvre d'hypothèses, et la description quantitative des fonctions du système (de Parcevaux & Huber, 2007²).

La modélisation consiste à élaborer un agencement précis de ces hypothèses.

Les modèles servent à coordonner un grand nombre d'observations d'une façon concise.

La modélisation est une démarche classique de la recherche et elle existait implicitement avant l'utilisation explosive relativement récente et quelque peu abusive de ce terme dans les sciences biologiques; un chercheur qui travaille sur de nombreux modèles en faisant peu ou pas d'expériences peut paraître, grâce à cette mode nouvelle, plus sérieux que celui qui sait observer les phénomènes naturels et obtenir de bons résultats expérimentaux.

La vérité est dans un bon équilibre entre toutes les composantes de la démarche scientifique. En bioclimatologie la modélisation est une technique habituelle.

Les modèles peuvent aider à identifier les domaines où les connaissances manquent et où de nouvelles observations et expériences sont nécessaires. Ils peuvent aussi servir à prédire le comportement d'un système dans un domaine non expérimenté; il s'agit alors de simulation.

Les modèles peuvent faire appel à des formulations mathématiques, cas le plus courant, ou à d'autres phénomènes, généralement de nature physique, qui se comportent de façon analogue au phénomène étudié.

Les premiers sont des modèles mathématiques, comme la relation liant la photosynthèse d'un végétal au rayonnement absorbé ou à la transpiration, et les seconds des modèles analogiques, comme utilisation de circuits électriques pour

² De Parcevaux S. & Huber L., 2007. Bioclimatologie: concept et applications. Editions Quae, INRA, Versailles, 336 pages

rendre compte de la diffusion (par exemple le flux d'eau dans le système sol-plante-atmosphère) ou d'autres processus de transport de diverses molécules.

Les modèles mathématiques sont empiriques, s'ils ne visent pas à décrire les mécanismes impliqués et qu'une information minimale est utilisée *a priori* dans leur développement.

C'est le cas des modèles qui utilisent les techniques de régression statistique pour décrire et prédire les variations de telle ou telle caractéristique des cultures en fonction des variations des conditions météorologiques d'une année à l'autre.

Les modèles mathématiques sont mécanistes, s'ils font appel au maximum aux connaissances antérieures et utilisent au mieux l'explication des phénomènes à des niveaux plus fins d'organisation.

Les modèles peuvent aussi être **déterministes** (...*Enchaînement de cause à effet entre les phénomènes physiques...*) ou **stochastiques** (...*Se dit de phénomènes ou de processus dont l'évolution s'étudie au moyen de probabilité...*)

- Dans un modèle déterministe, la sortie est complètement définie lorsque les entrées sont connues;
- Un modèle stochastique introduit un élément de hasard comme une donnée du modèle; c'est le cas des modèles utilisant la simulation de séquences de types de temps, la pénétration de la lumière dans un couvert végétal ou la dispersion de spores de champignons pathogènes.

Les modèles dynamiques prennent en compte l'évolution des phénomènes en fonction du temps. Ils sont bien appropriés pour étudier les processus tels que la croissance des plantes ou l'élaboration des rendements qui intègrent des modifications du développement et des changements du milieu sur de longues périodes.

Les modèles statiques sont utilisés pour une simple description d'un résultat final ou pour des systèmes en régime permanent; les modèles de transfert de matière ou d'énergie sont souvent des modèles statiques; les modèles de prévision de rendement établis à partir d'une simple équation de régression entre le rendement et certains facteurs climatiques sont également des modèles statiques.

Tout modèle doit être validé et testé.

Les modèles mathématiques résultent souvent de l'ajustement d'une courbe à une série d'observations. Par une série donnée de points expérimentaux, on peut faire passer une infinité de courbes mathématiques.

Le principe à retenir est de choisir le cas le plus simple parmi les meilleures solutions possibles.

ETUDE ET MODELISATION DE L'EVAPOTRANSPIRATION DES COUVERTS VEGETAUX (DIAPO N° 4)

INTRODUCTION

Pour les modèles de l'évapotranspiration des couverts végétaux à vocation mécaniste, se pose le problème (a) du choix des paramètres d'entrée les plus significatifs; et (b) le problème de leur calage initial dans des conditions environnementales données (Perrier, 1976). L'objectif de ce travail est de présenter l'intérêt de l'utilisation de la formule de Penman-Monteith (Monteith & Unsworth, 1990); ce modèle permet de bien rendre compte de l'évapotranspiration de couverts végétaux fermés (plantation) et peut être adapté à des couverts non fermés (savane herbacée boisée avec surfaces de sol nu) en traitant séparément transpiration des feuilles et évaporation du sol nu.

L'évapotranspiration des savanes herbeuses diffère de celle des plantations parce qu'elle est limitée par une résistance de couche limite qui est du même ordre de grandeur que la résistance du couvert liée aux stomates et à l'indice foliaire, alors que l'évapotranspiration des plantations est limitée seulement par la résistance du couvert: les arbres ont des stomates plus sensibles au dessèchement de l'air et du sol que les stomates des plantes herbacées.

Dans cet article, pour l'estimation et la modélisation de l'évapotranspiration, l'échelle de temps choisie, est la journée; les conditions sont celles dites du « flux conservatif » pour lesquelles l'absorption est égale à la transpiration, ce qui est rarement le cas dans la réalité pour une échelle de temps inférieure à la journée, au cours de laquelle il y a déshydratation et réhydratation de la plante, mais ce qui est réaliste pour un pas de temps de 24 heures.

Historiquement Penman (1948) puis Monteith (1965) ont posé les bases physiques du calcul de l'évaporation d'une surface mouillée puis de l'évapotranspiration d'un couvert végétal fermé.

THEORIE DES MESURES DE L'EVAPOTRANSPIRATION

L'équation dite de Penman associe la méthode du profil aérodynamique et celle du bilan d'énergie, en supposant de coefficients de transfert turbulent d'énergie et de masse identiques ($k_H \approx k_E$). En associant les deux équations pour éliminer la température de surface, difficile à mesurer, on obtient l'équation de Penman:

$$Ep = \frac{\frac{\Delta \cdot R_n}{\lambda} + \gamma \cdot Ea}{\Delta + \gamma} \quad [1]$$

Avec: E_p -évapotranspiration potentielle, en mm jour⁻¹; Δ -dérivée de la fonction reliant la pression de vapeur d'eau saturante de l'air et la température de l'air, en kPa °C⁻¹ ($\Delta = e_{s(t)} - e_{s(t_h)}/t - t_h$); avec: $e_{s(t)}$ -pression de vapeur d'eau saturante à la température de la surface t , en kPa; $e_{s(t_h)}$ -pression de vapeur d'eau saturante à la température de la surface humide t_h , en kPa; t -température de l'air, en °C; t_h -température humide de l'air, en °C); R_n -rayonnement net ou effectif, en W m⁻²;

$$R_n = R_g(1-g) + (R_a - R_t) \quad \text{et} \quad R_n = H + \lambda E + G_s \quad [2] \text{ et } [3]$$

Avec: R_g -rayonnement solaire global, en W m⁻²; R_a -rayonnement atmosphérique, en W m⁻²; R_t -rayonnement terrestre, en W m⁻²; g -réflectivité de la surface (fraction du rayonnement réfléchi pour une longueur spécifique); H -flux de chaleur sensible, en W m⁻²; λE -flux de chaleur latente d'évaporation, en W m⁻²; G_s -flux de chaleur dans le sol, en W m⁻²; λ -chaleur latente de vaporisation, en J kg⁻¹ (2451,8 J g⁻¹); γ -constante psychrométrique, en kPa °C⁻¹

$$\gamma = c_p P / \lambda (M_{EAU} / M_{AIR}) \quad [4]$$

Avec: c_p -chaleur massique de l'air, en J kg⁻¹ (1,012 J kg⁻¹); P -pression atmosphérique, en kPa; M_{EAU} -masse molaire de l'eau, en kg mole⁻¹ (18,10⁻³ kg mole⁻¹); M_{AIR} -masse molaire de l'air, en kg mole⁻¹ (29,10⁻³ kg mole⁻¹); E_a -évaporation d'une surface dont la température serait celle de l'air, mesurée sous abri, en mm jour⁻¹;

$$E_a = 2,6 (e_{s(t)} - e_{a(t)})(1 + 0,537 u_{2M}) \quad [5]$$

Avec: $e_{s(t)}$ -pression de vapeur d'eau saturante à la température de la surface t , kPa; u_{2M} -vitesse du vent mesurée à 2 mètres de la surface du sol, en m s⁻¹.

Pour les surfaces présentant une très petite pente, uniformes et suffisamment étendues, les flux de chaleur sensible et de chaleur latente sont considérés comme verticaux et on applique le principe de « similarité » entre les coefficients de transfert de chaleur sensible (k_H) et de chaleur latente (k_E), ainsi: $k_H \approx k_E$. Les relations empiriques entre flux et gradients verticaux des chaleurs sensible et latente peuvent s'écrire:

Equation dite de Penman-Monteith (1965):

$$Ea = \frac{Ep}{\left(1 + \left(\frac{\gamma}{\Delta + \gamma}\right) \cdot \left(\frac{rst}{LAI \cdot ra}\right)\right)} \quad [5]$$

Avec: E_a -évapotranspiration réelle, en mm jour⁻¹; E_p -évapotranspiration potentielle, en mm jour⁻¹; r_{st} -résistance stomatique d'une feuille, en s cm⁻¹; LAI-indice foliaire du couvert, sans unité; r_a -résistance aérodynamique du couvert, en s cm⁻¹.

LA RESISTANCE DE COUCHE LIMITE

Cette équation suppose de quantifier la *résistance aérodynamique* du couvert (r_a), la *résistance de surface du couvert* (dite résistance du couvert) (r_c) et les variables climatiques. La résistance aérodynamique est une grandeur physique qui rend compte de la diffusion de chaleur ou de vapeur d'eau de la surface des feuilles vers l'atmosphère.

La résistance du couvert (r_c) comporte en plus un terme biologique qui rend compte de la diffusion de la vapeur d'eau issue des feuilles, la résistance stomatique des feuilles à la diffusion de la vapeur d'eau, r_{st} . On utilise pour des couverts fermés les équations simplifiées suivantes:

$$r_a = \frac{r_b}{LAI} + r_a(1) \quad [6]$$

et

$$r_c = \frac{r_b + r_{st}}{LAI} + r_a(1) \quad [7]$$

Avec: r_b -résistance de couche limite de la feuille; LAI-indice foliaire; $r_{a(1)}$ -résistance aérodynamique entre le milieu du couvert et la hauteur de mesure; r_{st} -résistance stomatique de la feuille à la diffusion de vapeur d'eau

Ces équations supposent que les résistances des feuilles de l'ensemble du couvert sont identiques à tout instant, or ce n'est pas le cas: du haut vers le bas du couvert il y a augmentation de r_b due à diminution de la vitesse du vent; il y a augmentation de r_{st} due à la diminution de l'éclairement; par ailleurs les conditions de croissance des feuilles dépendant de leur position dans l'architecture du couvert, les feuilles de haut et du bas du couvert n'ont pas les mêmes caractéristiques physiologiques (feuilles dites « d'ombre » et « de lumière »).

LA RESISTANCE AERODYNAMIQUE

La résistance aérodynamique est composée des résistances à la diffusion de la chaleur ou de la vapeur d'eau de la couche limite des feuilles et de la résistance de l'air entre le milieu du couvert (moyenne de la hauteur de ce couvert) et la hauteur au dessus du couvert où techniquement il est possible de mesurer les variables météorologiques. On évalue r_a ou son inverse $1/r_a = g_a$, conductance aérodynamique, en supposant l'égalité entre transport de chaleur (k_H) et transport de quantité de mouvement (k_V):

$$r_a = \left(\frac{1}{(k_2 \cdot u_{2m})} \right) \cdot \left[\ln \left(\frac{z-d}{z_0} \right) \right]^2 \quad [8]$$

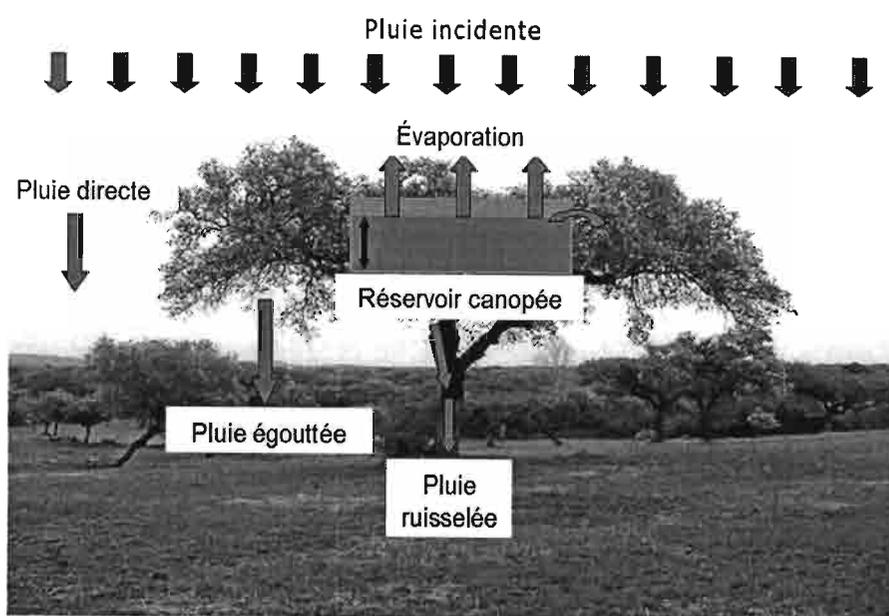
Avec: r_a -résistance aérodynamique, en $s\ cm^{-1}$; k -constante de von Karman (0,39); u_{2m} - vitesse du vent mesurée à 2 mètres de la surface du sol, en $m\ s^{-1}$; z -niveau considéré, en m; z_0 -longueur de rugosité, en m; d -hauteur du déplacement, en m.

Pour les savanes (steppe sahélienne et savane du littoral congolais), nous avons estimé g_a à partir des profils de la vitesse du vent au dessus de ces couverts herbacés (de $2,5\ cm\ s^{-1}$ à $5,0\ cm\ s^{-1}$); pour les couverts arborescents (chênaie, plantation d'Eucalyptus et d'hévéa) nous avons calculé g_a à partir de la hauteur du peuplement:

$$d=0,75\ h \quad \text{et} \quad z_0=0,1\ h \quad [9] \quad \text{et} \quad [10]$$

Avec: d -hauteur de déplacement, en m; z_0 -longueur de rugosité, en m; h -hauteur du peuplement, en m (de $5,0\ cm\ s^{-1}$ à $10,0\ cm\ s^{-1}$).

L'ensemble des valeurs de la résistance aérodynamique rendent compte du fait que la résistance diminue avec la rugosité du couvert et avec la vitesse du vent. Pour les couverts épars, le calcul de la résistance aérodynamique n'a pour l'instant pas de solution théorique; pour la steppe sahélienne composée à 80 % de zones herbacées (bosquets d'arbres peu denses) nous avons supposé l'égalité des résistances aérodynamiques entre zones herbacées et bosquets, ce qui, compte tenu de la faible densité des arbres au sein des bosquets reste raisonnable: la résistance est d'autant plus élevée que la densité est faible; par ailleurs, en ce qui concerne l'estimation de l'interception (seule la résistance aérodynamique intervient), on peut supposer qu'on ne la surestime pas trop car les pluies sont de grande intensité et la capacité de rétention des couronnes et troncs est faible ($2,9$ - $3,8\ mm$ pour *Balanites aegyptiaca* et *Acacia raddiana*).



Jean-Marc LIMOUSIN, 2009

Les valeurs maximales de l'interception des bosquets de *Balanites aegyptiaca* et d'*Acacia raddiana* sont de 8,4 et 12,4 % des précipitations incidentes alors qu'elles

peuvent atteindre 40 % des précipitations incidentes (P_i) pour le chêne en zone tempérée (forêt de Fontainebleau); les valeurs maximales de l'interception des bosquets (8,4 et 12,4 % P_i) sont du même ordre de grandeur que celle des zones herbacées de la savane sahélienne (7,5 % de P_i) et de la savane du littoral congolais (7 % de P_i).

LA RESISTANCE DU COUVERT

La résistance du couvert dépend des résistances stomatiques des feuilles de ce couvert et de l'indice foliaire; la transpiration du couvert est la somme des transpirations de l'ensemble des feuilles, chaque feuille ayant une résistance stomatique donnée instantanée dépendante de ses caractéristiques physiologiques propres et du microclimat auquel elle est soumise.

La résistance stomatique: les mouvements stomatiques (dépendant de la turgescence des cellules de garde) sont sous le contrôle du rayonnement incident, de l'état hydrique de l'air, de l'état hydrique du sol et de l'état hydrique des feuilles.

Les mécanismes par lesquels les stomates répondent aux trois derniers facteurs sont encore discutés:

- concernant l'état hydrique de l'atmosphère, il devient de plus en plus discuté que les stomates soient dépendants de l'humidité relative de l'air. Ils seraient dépendants du déficit de saturation de l'air associé au flux d'eau à l'intérieur de la feuille, mais on ignore par quels mécanismes.
- concernant l'état hydrique du sol, on a longtemps expliqué l'action de ce dernier sur les mouvements stomatiques par son action sur l'état hydrique des feuilles: ainsi une baisse du potentiel hydrique du sol entraînerait une baisse du potentiel hydrique des feuilles qui entraînerait à partir d'un potentiel seuil une fermeture des stomates, mais on sait aujourd'hui qu'une plante bien alimentée en eau mais soumise à des potentiels hydriques du sol élevés (artifice expérimental) fermera ses stomates: les racines, au contact d'un sol desséché, synthétiseraient de l'acide abscissique qui agirait directement sur les stomates, quel que soit l'état hydrique de la plante. Parmi les espèces que nous avons étudiées, *Balanites aegyptiaca* pourrait répondre à ce cas de figure: en période de dessèchement du sol, avec des horizons supérieurs du sol n'offrant plus d'eau disponible pour la plante et avec des horizons plus profonds ayant encore de l'eau disponible, *Balanites aegyptiaca* fermera ses stomates (en fonction des journées, même en fin de nuit - lever du soleil, il peut ne pas y avoir ouverture stomatique).
- concernant l'état hydrique de la plante, il n'existe pas de relation causale simple entre les mouvements stomatiques et le potentiel hydrique foliaire: ainsi à potentiel hydrique foliaire égal les stomates sont fermés la nuit et ouverts le jour; en fonction de l'espèce, le dessèchement du sol provoque une fermeture stomatique, avec ou non incidence sur le potentiel hydrique foliaire. Les espèces sur lesquelles nous avons travaillé répondent au 1^{er} cas de figure à l'exception de *Balanites aegyptiaca*. Lors d'une période de dessèchement du sol *Balanites aegyptiaca* a une stratégie de modification de l'indice foliaire (chute

des feuilles) associée au maintien d'un potentiel hydrique foliaire élevé pour les feuilles restantes (pendant une période dépendante de la période de sécheresse). Parmi les régulations d'une plante soumise à la sécheresse, il y a celles relatives au flux d'eau dans la plante et celles relatives à la distribution des assimilats, en général une part plus importante du carbone est destinée aux racines et/ou il y a réduction de la croissance foliaire et accélération de la sénescence.

La résistance stomatique est généralement systématiquement mesurée sur le terrain - ce que nous avons fait - mais actuellement on ne dispose que de modèles empiriques pour rendre compte des variations de cette résistance avec les facteurs du milieu. La résistance stomatique d'une feuille peut être calculée à l'aide des modèles empiriques de Jarvis (1976) à partir des relations entre la résistance stomatique minimale d'une feuille, le potentiel hydrique des feuilles, le rayonnement global, le déficit de saturation de l'air et la réserve en eau du sol.

La résistance stomatique dépend de la *résistance stomatique minimale*, valeur remarquable correspondant à une situation de non contrainte hydrique (sol et plante) (Nizinski, 2007). La résistance stomatique minimale évolue dans le temps, de l'apparition de la feuille jusqu'à sa mort, elle décroît jusqu'à une valeur minimale pour ensuite réaugmenter (évolution biologique et physiologique de la feuille), ce que nous avons observé sur les espèces que nous avons étudiées. Chez les espèces caducifoliées (chêne, *Acacia*, hêvea) toutes les feuilles du couvert évoluant *grosso modo* de façon synchrone, la résistance du couvert est une fonction de la résistance stomatique minimale et de l'indice foliaire.

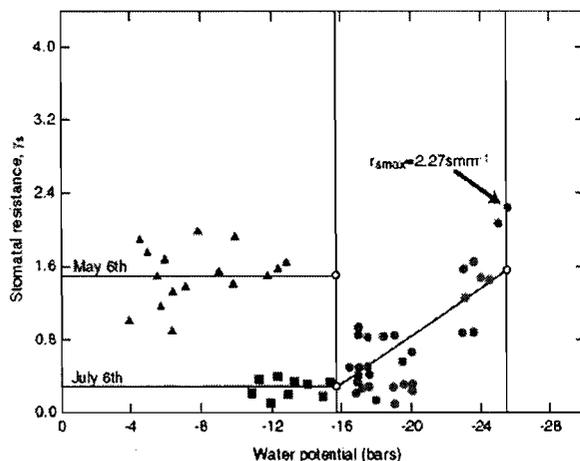


Figure 11.2. Variations in the mean leaf stomatal resistance for oak trees (r_s) with the mean mesophyll water potential in a canopy (Ψ_m). Field measurements on different days during the 1983 growing season; (Freely adapted from a figure from Nizinski and Saugier, 1989)

Chez les espèces persistantes (Eucalyptus), le degré de dépendance de la résistance du couvert à la résistance stomatique minimale dépendra du taux du renouvellement des feuilles puisque coexistent dans le couvert des feuilles d'âges différents (problématique d'échantillonnage).

Relation [résistance stomatique minimale - indice foliaire] chez les espèces caducifoliées: à l'exception d'Eucalyptus, les espèces que nous avons étudiées sont caducifoliées, la période sans feuille étant la saison froide en zone tempérée et la saison sèche en zone tropicale nous avons pu ainsi analyser les phénomènes suivants: lors de la mise en place du couvert la résistance stomatique minimale d'une feuille décroît avec l'augmentation de l'indice foliaire et continue généralement de décroître jusqu'à sa valeur minimale alors que l'indice foliaire est maximal. La période (LAI_{max} - valeurs minimale de r_{st-min} : chez *Quercus petraea* - $LAI=100\%$; $r_{st}=3,6\pm 0,9 \text{ s cm}^{-1}$; $LAI=8\%$; $r_{st}=8,7\pm 3,6 \text{ s cm}^{-1}$) (Nizinski & Saugier, 1989) est plus ou moins longue en fonction de l'espèce; par exemple chez le chêne, elle est très courte (deux à trois semaine). Ensuite, la r_{st-min} réaugmente pendant toute la période du LAI_{max} (deux mois et demi pour le chêne) pour continuer d'augmenter lors de la sénescence (Nizinski & Saugier, 1988).

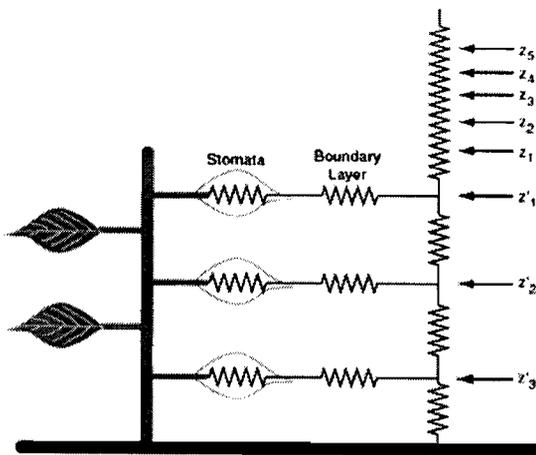


Figure 7.3 Resistance model for a plant in a stand of vegetation. Serrated segments refer to resistors, labeled accordingly. Our model is represented by just one layer (rather than three layers) of vegetation. (Freely adapted from Monteith, 1990: p 246.)

Pour estimer la résistance du couvert, on a commencé historiquement par supposer que toutes les feuilles étaient semblables (mêmes caractéristiques physiologiques, même microclimat)

- Katerji & Perrier (1985) ont estimé la variabilité des résistances stomatiques dans l'ensemble du couvert et divisent le couvert en plusieurs strates auxquelles ils appliquent l'équation citée plus haut.
- Saugier & Katerji (1991) proposent un calcul reposant sur la décroissance exponentielle du rayonnement avec l'indice foliaire cumulé à partir du sommet du couvert et sur l'intégration de la variation de la résistance stomatique avec le rayonnement reçu.
- D'autres auteurs calculent la résistance du couvert r_c , à partir de mesures du flux de chaleur latente au dessus du couvert par des méthodes micrométéorologiques en inversant l'équation de Penman-Monteith, le couvert végétal fermé est assimilé à une « grande feuille » dont il faut connaître la résistance aérodynamique:

Nous avons commencé par utiliser le modèle de Jarvis (1976) puis pour la savane du littoral congolais, l'équation inversée de Penman-Monteith, avec en parallèle des mesures de résistance stomatique et des facteurs du milieu (Nizinski et al. 2009); cette dernière approche permet de faire une analyse déterministe de la résistance du couvert: la mesure de l'indice foliaire s'avère déterminante dans l'estimation de cette résistance.

LES VARIABLES CLIMATIQUES

Autres variables difficiles à estimer dans l'équation Penman-Monteith le déficit de saturation de l'air. Il doit théoriquement et idéalement être mesuré au dessus de la végétation dans la couche de l'atmosphère constamment modifiée par l'évapotranspiration (couche limite de surface) et diffère alors des valeurs des stations météorologiques (gazon bien arrosé).

Pour exemple, la « couche limite de surface » de la savane congolaise est $Z_H \approx 3,0$ x hauteur du peuplement dans le cas du flux de chaleur sensible, et $Z_{\lambda E} \approx 3,5$ x hauteur du peuplement dans le cas du flux de chaleur latente. Méthodologiquement, il faut éviter tout effet de « fetch » pour que les formules aérodynamiques classiques puissent y être appliquées (Perrier, 1976).

Il existe des modèles pour estimer le déficit de saturation de l'air à partir des caractéristiques de la couche limite planétaire, couche globale soumise aux échanges d'énergie et de masse de la surface mais non encore soumise à la rotation terrestre (de quelques dizaines de mètres la nuit et jusqu'à 3000 mètre le jour).

INFLUENCE DE L'INDICE FOLIAIRE DU COUVERT SUR L'EVAPOTRANSPIRATION REELLE

Le rapport Transpiration/Evapotranspiration potentielle augmente avec l'augmentation de l'indice foliaire suivant une fonction $1 - e^{(-k \text{ LAI})}$ où k représente le coefficient d'extinction de la lumière dans le couvert (Saugier, 1996).

En fonction du type de végétation l'écart à cette courbe est plus ou moins grand. L'estimation et la modélisation de l'indice foliaire sont donc essentielles. Nous illustrerons l'influence de l'indice foliaire sur l'évapotranspiration réelle à partir de deux situations: la chênaie tempérée, forêt caduque que nous avons suivie plusieurs années du débourrement jusqu'à la chute des feuilles, et la steppe sahélienne, végétation hétérogène.

Dans le cas *des espèces caducifoliées*, il s'agit de modéliser les différents événements phénologiques: le jour de débourrement, la période de croissance foliaire jusqu'à indice foliaire maximal, la phase adulte pendant laquelle l'indice foliaire $\text{LAI} = \text{LAI}_{\text{max}}$, le début de la sénescence, de la chute des feuilles jusqu'à moment où l'indice foliaire s'annule. Avec deux variables d'entrée simples, la température moyenne de l'air et la photopériode, nous avons modélisé pour

Quercus petraea, le jour du débourrement, celui de la fin d'accroissement en surface des feuilles, l'évolution de l'indice foliaire.

L'évapotranspiration réelle suit les variations de l'indice foliaire dans les forêts caduques; comme il existe un décalage entre le moment où $LAI=LAI_{max}$ et le moment où r_{st-min} atteint sa valeur minimale, l'évapotranspiration réelle atteint son maximum (en période de non contrainte hydrique) après $LAI=LAI_{max}$ au moment où r_{st-min} est à sa valeur minimale pour le chêne environ un mois après que $LAI=LAI_{max}$.

Balanites aegyptiaca offre un exemple d'adaptation à la sécheresse et nous allons récapituler ici ensemble de ses caractéristiques qui expliqueraient sa répartition (espèce qui « remonte » le plus au Nord du Sénégal) et l'augmentation actuelle de sa fréquence par rapport aux autres espèces arbustives et arborescentes de la steppe sahélienne: en saison sèche, lorsque la disponibilité en eau devient limitante, on a vu que *Balanites aegyptiaca* avait une stratégie de maintien d'un potentiel foliaire élevé avec augmentation de la résistance stomatique (« message d'ABA » issu des racines) et une stratégie de modification de l'indice foliaire (chute des feuilles). Ainsi, en fin de saison sèche alors que *Balanites aegyptiaca* n'a plus des feuilles il subsiste dans les horizons profonds (au-delà de 2,0 m de profondeur) une lame d'eau qui était disponible pour *Balanites aegyptiaca* mais qui n'a pas été utilisé (augmentation de la résistance stomatique, diminution de la transpiration).

Ensuite, il y a débourrement et croissance foliaire avant les pluies, pendant la période où l'humidité relative de l'air réaugmente, cette croissance foliaire est possible puisqu'il y a de l'eau disponible en profondeur.

Une telle situation nous amène à faire deux suppositions:

(1^e) supposons l'existence d'un « message » chimique lié à la détection de l'augmentation de l'humidité relative de l'air, message participant à l'équilibre chimique de l'induction au débourrement. Cette détection doit être le fait d'un organe aérien qui pourrait être les tiges (épines) photosynthétiques, qui elles, restent en place;

(2^e) supposons que ce message est prioritaire par rapport au « message ABA » issu des racines puisque les feuilles se mettent en place alors que la réserve en eau des horizons supérieurs sont à la réserve au point de flétrissement permanent, dans une « configuration sol » identique à celle de la fin de la saison sèche. On peut se poser la question de l'avantage adaptatif de la mise en place des feuilles avant l'arrivée des pluies.

L'INCIDENCE DE LA MODIFICATION DES COUVERTS SUR L'EVAPOTRANSPIRATION, CONCLUSION ET PERSPECTIVES

L'homme a modifié et continue de modifier les couverts végétaux; globalement il y a augmentation des surfaces herbacées et de sol nu au détriment des surfaces peuplées d'arbres et arbustes depuis le néolithique. Les modifications du couvert végétal participent à l'évolution des climats locaux, des climats régionaux et du climat global terrestre.

Les modèles climatiques de circulation générale de l'atmosphère nécessitent des modèles d'évapotranspiration réelle rendant compte des échanges végétation - atmosphère les plus réalistes possibles. Notre étude au Sénégal de la steppe à *Acacia raddiana* et à *Balanites aegyptiaca* (Nizinski et al. 1994) et notre étude au Congo de la savane à *Loudetia arundinacea* et des plantations d'Eucalyptus sur le littoral (Nizinski et al. 2011) offrent deux exemples de l'incidence d'une modification du couvert sur l'évapotranspiration réelle: au Sénégal, les bosquets de la steppe (20 % de la surface) peuvent être assimilés à ce qu'était la forêt claire à *Acacia senegal* du Nord du Sénégal avant que cette forêt ne disparaisse et les 80 % de surface herbacée représente le nouvel écosystème.

Au Congo, sur le littoral, il existe des lambeaux de savane pure jouxtant les forêts d'Eucalyptus plantées sur cette savane d'origine. Le remplacement de la forêt par un écosystème herbacé augmente le drainage et diminue l'évapotranspiration réelle sur un cycle complet de végétation (avec des variations saisonnières qui peuvent être marquées puisqu'en saison de déficit hydrique les deux écosystèmes se différencient moins qu'en saison humide où l'évaporation de l'eau interceptée est plus grande pour la forêt à cause de sa forte rugosité).

La conductance de surface des deux couverts diffère peu, ce qui diffère, c'est conductance aérodynamique pour laquelle il existe un facteur 2 entre les deux couverts (de $2,5 \text{ cm s}^{-1}$ à $5,0 \text{ cm s}^{-1}$ pour « l'herbacé » et de $5,0 \text{ cm s}^{-1}$ à $10,0 \text{ cm s}^{-1}$ pour le « forestier »). Les deux couverts se différencient par leur albédo (supérieure pour l'écosystème herbacé) et leur bilan énergétique (inférieur pour l'écosystème herbacé), l'évapotranspiration réelle d'un écosystème herbacé dépendra surtout du rayonnement net et l'évapotranspiration réelle d'une forêt du déficit de saturation de l'air.

Le sol joue un rôle d'importance majeure: l'état de surface du sol va contrôler l'existence (ou l'absence) de ruissellement dû à la présence (ou à l'absence) d'une croûte dans des écosystèmes herbacés à faible recouvrement. Dans la steppe à *Acacia raddiana*, la 1^e année, après la mise en défends de la parcelle expérimentale, il y a eu constitution d'une croûte et non renouvellement de la strate herbacée car cette surface n'était plus piétinée par les troupeaux; la 2^e année un sarclément a remplacé le piétinement animal. La conductivité hydraulique du sol saturé va aussi contrôler l'existence (ou l'absence) d'un ruissellement; cette variable est dans l'ensemble plus faible dans les écosystèmes herbacés souvent soumis au piétinement animal que dans les forêts.

La profondeur du sol exploitée par les racines des arbres est généralement supérieure à celle exploitée par les racines des herbes: il subsiste dans le sol de la steppe à *Acacia raddiana* une lame d'eau disponible qui pourrait être utilisée si la steppe était boisée. Lean & Rowntree (1997) donnent un exemple de remplacement d'une forêt (forêt amazonienne) par une prairie, exemple pour lequel la diminution de la profondeur du sol exploitée n'affecte que peu le bilan hydrique: dans le cas de la forêt amazonienne, il existe des régions où le sol potentiellement exploitable par les racines est peu profond (existence d'un horizon imperméable aux racines), on se retrouve dans le cas d'une forêt qui ne dispose que d'une faible « réserve utile » comparable à celle de la prairie qui lui succède

et dont le sol présente souvent une circulation hydrique souterraine importante. On voit ici l'importance du sol dans un bilan hydrique régional.

Dans les modèles climatiques globaux, le fonctionnement de la circulation générale de l'atmosphère est intimement lié à la distribution planétaire des sources et des puits d'énergie; lors des équilibres, le transport s'effectue par l'air atmosphérique et l'eau des océans. L'atmosphère doit ainsi transporter de l'énergie des continents vers les océans pendant l'été et des océans vers les continents pendant l'hiver.

L'étude de ces phénomènes sur les continents utilise les données relatives aux études d'évapotranspiration réelle à un niveau local et régional, niveau qui est le notre. Les modèles récents d'évapotranspiration réelle d'un couvert dissocient évaporation du sol, transpiration du végétal et interception, simulent l'évolution de la structure du couvert, des résistances stomatiques, ensembles de facteurs qui contrôlent les résistances aux transferts de vapeur d'eau et qui régissent l'équilibre entre évaporation et transpiration. Aujourd'hui pour les modèles à vocation mécaniste, se pose le problème du choix des paramètres d'entrée les plus significatifs et le problème de leur calage initial dans des conditions environnementales données. Actuellement d'un point de vue méthodologique, pour les espèces arbustives -arborescentes, l'estimation de la transpiration individu par individu (flux de sève) ouvre des perspectives nouvelles.

Nous finirons en disant que parallèlement au travail de modélisation, le travail de terrain est loin d'être achevé: ainsi de la résistance stomatique minimale pour laquelle nous avons montré qu'il existait pour *Quercus petraea* un facteur trois entre sa valeur minimale et sa valeur maximale ou encore de la gamme que l'on peut supposer très étendue des caractéristiques d'adaptation à la sécheresse telles que celle décrites pour *Balanites aegyptiaca*.

RÉFÉRENCES

JARVIS, P.G. (1976). - The interpretation of the variation in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transaction of the Royal Society of London, Series B*, 273: 593-610.

KATERJI, N. & PERRIER, A. (1985). - Détermination de la résistance globale d'un couvert végétal à la diffusion de la vapeur d'eau et de ses différentes composantes. Approche théorique et vérification expérimentale sur une culture de luzerne. *Agricultural Meteorology*, 34: 105-120.

LEAN, J. & ROWNTREE P.R. (1997). - Understanding the Sensitivity of a GCM Simulation of Amazonian Deforestation to the Specification of Vegetation and Soil Characteristics. *Journal of Climate*, 10: 1216-1235.

MONTEITH, J.L. (1965). - Evaporation and environment. The state and movement of water in living organisms. *Symosia of the Soc. Exp. Biol.*, New York, Academic Press, 19: 205-234.

MONTEITH, J.L. & UNSWORTH, M.H. (1990). - *Principles of environmental physics*. (2nd ed.), Edward Arnold, London.

NIZINSKI, J.J. (2007). - *Etude et modélisation du bilan des échanges de masse et d'énergie dans les couverts végétaux*. Habilitation à Diriger des Recherches, Université d'Orléans, Orléans.

NIZINSKI, J.J. & SAUGIER, B. (1988). - A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. *Journal of Applied Ecology*, 25: 643-652.

NIZINSKI, J.J. & SAUGIER, B. (1989). - A model of transpiration and soil-water balance for a mature oak forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 47: 1-17.

NIZINSKI, J.J., MORAND, D. & FOURNIER, CH. (1994). - Actual evapotranspiration of a thorn scrub with *Acacia tortilis* and *Balanites aegyptiaca* (North Senegal). *Agricultural and Forest Meteorology*, 69: 93-111.

NIZINSKI, J.J., GALAT-LUONG, A., GALAT, G., DINGKUHN, M. & FABRE, D. (2009). - Evapotranspiration réelle et résistance du couvert d'une savane à *Loudetia arundinacea* (bassin du Kouilou, Congo-Brazzaville). *Climatologie*, 6: 33-45.

NIZINSKI, J.J., GALAT, G. & GALAT-LUONG, A. (2011). - Water balance and sustainability of Eucalyptus plantations in the Kouilou basin (Congo-Brazzaville). *Russian Journal of Ecology - Ekologiya*, 42: 40-50.

PENMAN, H.L. (1948). - Natural evaporation from open water balance bare soil, and grass. *Proceedings of the Royal Society of London, Series A*, 193: 120-145.

PERRIER, A. (1976). - *Etude et essai de modélisation des échanges de masse et d'énergie au niveau des couverts végétaux: profils microclimatiques, évapotranspiration et photosynthèse nette*. Thèse d'Etat, Université de Pierre et Marie Curie, Paris VI.

SAUGIER, B. (1996). - Evapotranspiration des prairies et des cultures. *Comptes Rendus de l'Académie d'agriculture de France*, 82 : 133-153.

SAUGIER, B. & KATERJI, N. (1991). - Some plant factors controlling evapotranspiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 54: 263-277.

4. MODELE DU DEBOURREMENT ET DE LA CROISSANCE FOLIAIRE CHEZ
QUERCUS PETREA

A MODEL OF LEAF BUDDING AND DEVELOPMENT FOR A MATURE *QUERCUS* FOREST

BY JERZY J. NIZINSKI AND BERNARD SAUGIER

*Laboratory of Plant Ecology, Building 362, University of Paris XI,
91 405 Orsay Cedex, France*

SUMMARY

(1) Budburst and leaf expansion up to maximal leaf area index were followed from 1976 to 1983 in a 120-year-old *Quercus petraea* stand.

(2) A phenological model was formulated to predict the date of budburst and the increase in leaf area as a function of cumulative temperature and of day-length. Budburst occurs when the temperature sum of the past 10 days exceeds a given threshold, which is a decreasing function of day-length. Leaf area increases with the temperature sum since budburst, and reaches its greatest value when the temperature sum exceeds a given threshold, which is also a function of day-length.

(3) The model was tested during the growing season of 1982 and 1983. Simulated dates of budburst and leaf area index development were in close agreement with the measurements.

INTRODUCTION

Energy and mass exchanges of a deciduous forest are influenced by the temporal variations in leaf area index (Rauner 1976; Miller & Stoner 1979; Baldocchi *et al.* 1984). The present study is part of an investigation on water balance, carried out in a mature oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) stand in the middle of the Fontainebleau forest (Nizinski & Saugier 1988a,b), 50 km south of Paris, France. This paper deals with prediction of the temporal dynamics of the forest canopy. An empirical model with a 1-day time resolution was developed to predict the dates of budburst, the end of leaf growth and the value of the leaf area index during the shoot elongation period. Mean daily air temperature and day length were used in the model, but environmental variables such as soil-water content and soil temperature were not included as they vary little from year to year. According to Cannell & Smith (1983), the incorporation of soil temperature in budburst predictive models has a negligible effect on their accuracy.

Numerous predictive models exist for the bud elongation process in northern temperate conifers (Owens, Molder & Langer 1977; Thomson & Moncrieff 1982; Cannell & Smith 1983, 1986; Perala 1985), but there are few models for deciduous forests. In the literature on budburst timing in trees, it is implied that a relationship exists between the date of budburst and cumulative mean daily air temperature, measured from the first day of the months of January, March or April up to the date of budburst. According to Castonguay, Boisvert & Dube (1984), these three starting dates yielded the same results; thus, these arbitrary dates are of statistical rather than of biological nature. The short period immediately before budburst was studied. Budburst is the final stage of the tree's physiological 'activation' process, which can be observed by root uptake and translocation of water, nutrients and carbon (Braun 1983, 1984) and change in bud water content and ionic concentration (Essiamah & Eschrich 1986). This period has specific length. It is

included in our empirical model of the bud elongation process based on day-length and cumulative temperatures.

STUDY SITE

Field work was carried out on plot number 267 ('Gros Fouteau'), situated on a rise in the centre of the 22 000 ha Fontainebleau forest near Paris (48°26'N, 2°41'E) at 131 m altitude. The limestone bedrock is covered with quaternary wind-blown silicious sand. The depth of the sandy layer has determined the characteristics of the plot's soils, which are leached or podzolic. The climate of the region is partly maritime, partly subcontinental. The mean annual precipitation (1883–1983) is 720 mm, being fairly evenly distributed throughout the year, with a maximum of 72 mm in January and December and a minimum of 48 mm in March and 46 mm in April. The mean annual temperature is 10 °C (average monthly maximum of 18 °C in July and minimum of 2 °C in January). The overstorey canopy is exclusively 120-year-old oaks (*Quercus petraea*). The mean tree height is 30 m, stand density is 182 trees ha⁻¹ and the total basal area is 33.8 m² ha⁻¹. The understorey consists mainly of seedlings and saplings of beech (*Fagus sylvatica* L.). According to Lemée (1966), the vegetation of the sample site is characteristic of an oak stand on acid soils (*Querco-Fagetea*, *Quercion robori-petraeae*).

METHODS

Phenological assessments

Bud elongation was assessed using the phenological observation scale of Aussenac (1975):

- b0 = bud dormancy phase, the buds keep their winter size;
- b1 = bud swelling phase, the scales of buds remain closed;
- b2 = first green leaf phase, beginning of bud burst;
- b3 = real budburst, young leaves protrude beyond the bud scales;
- b4 = young leaves are completely free of bud scales.

The physiological 'activation' period is equivalent to stages b1 and b2. In this study, actual budburst was considered as stage b3. During stage b4, the shoots increase to their final size.

Sampling techniques

Leafing out was recorded in two ways. Budburst and leaf elongation measurements were made on five mature trees of *Q. petraea*, 240 leaves in 1982 and 150 leaves in 1983. Each sampled tree and shoot was randomly selected and identified by numbering. The date of budburst was defined as the day when 50% of the lateral buds of the trees reached stage b3, and the leaf area index was considered as maximal if the values of the lengths and widths of leaves were stable for 50% of the leaves. Variation in recording of dates was up to 1 day (24 h).

The dates of budburst and of the start of the fully-leaved phase of the period 1976–80 were available (J. Y. Pontailier, unpublished). As these dates were monitored in the same way, although the variation in recording was up to 2 days (48 h), the shoot phenology results could then be extrapolated to the forest-canopy level.

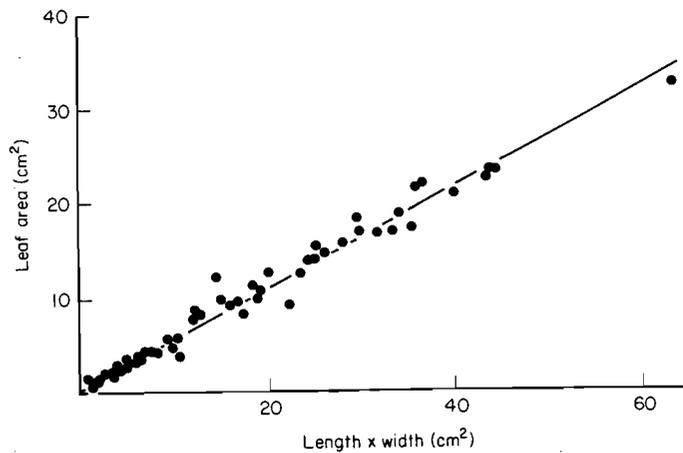


FIG. 1. Relationship between the mature actual leaf area (LAI_{max}) of *Quercus petraeae* and the leaf area (LA) calculated from the product of leaf length and width (LW) ($LA=0.52LW+0.64$, $r=0.990$). The 54 experimental points were recorded in August, 1981 at Fontainebleau forest.

Leaf area measurements

During the elongation phase, every sampled shoot at the research site was measured with a steel tape (error range ± 1 mm) to determine the length of the main vein without the leafstalk and the width of the widest part of the leaf.

The leaf area (LA) was calculated from the product of length and width (LW). The relationship between the actual and the calculated leaf area was established using a linear regression for 54 leaves of varying sizes ($LA=0.52LW+0.64$, $r=0.990$). These shoots were harvested in August 1981 during the fully-leaved canopy stage and their actual areas were measured with a leaf-area meter (Delta T Devices; accuracy 0.1 cm²) (Fig. 1).

Measurements of maximal leaf area index

Measurement of the maximal leaf area index was based on the assumption that the total leaf number and area measured on the tree would be the same as on the soil surface after autumnal leaf-fall. Two indirect-measurement techniques were used to estimate the maximal leaf area index. First, leaves were collected from fresh litter with a vertically-held needle (the 'needle' technique). The average number of leaves collected with each stab represents the maximal leaf area index. Each measurement was repeated 100 times on 17 January 1983. Second, leaf-fall was monitored at weekly intervals from 1 September to 16 December 1983 using ten baskets with a total collecting area of 25 000 cm² (the 'basket' technique). The area of the sampled leaves was measured with a leaf-area meter. The leaf area index was thus the total area of harvested leaves per unit ground area. The maximal leaf area index found on a similar plot in 1975 using thirty grids with a total surface of 75 000 cm² was also used (G. Lemée, unpublished).

Meteorological data

The mean daily air temperature ($(T_{min} + T_{max})/2$) for the period 1976–83 was calculated from records at the Fontainebleau-Ville meteorological station, 2 km from the study site.

TABLE 1. The eight budburst dates of *Quercus petraea* and its thermal time values with a starting summation date of 1 March, the base temperature being 0 °C

Years in order of budburst date	Budburst date	Mean daily air temperature (and number of days) from 1 March to budburst date	Cumulative mean daily air temperature from 1 March to budburst date (°C)
1981	14 April	10.4 °C (44 days)	455.5
1976	20 April	7.4 °C (50 days)	367.8
1980	20 April	6.9 °C (50 days)	345.4
1977	24 April	8.0 °C (54 days)	431.7
1983	25 April	7.6 °C (55 days)	417.3
1978	27 April	7.6 °C (57 days)	432.1
1982	29 April	7.9 °C (59 days)	468.8
1979	10 May	7.4 °C (70 days)	520.7

TABLE 2. The earliest and latest dates of budburst of *Quercus petraea* recorded from 1976 to 1983

Years	Budburst date	Cumulative mean daily air temperature of the 10 days before budburst date (°C)	Day-length on budburst date (min)
Earliest budburst, 1981	14 April	135	815
Latest budburst, 1979	10 May	82	899

RESULTS AND DISCUSSION

Date of budburst

Budburst dates were first plotted against temperature sum alone, and then against temperature sum and day-length. The elongation rate of buds was analysed relative to the cumulative mean daily air temperature, using several starting summation dates from 1 November to 15 March and several base temperatures ranging from -5 to +10 °C. Table 1 lists the thermal time values with a starting summation date of 1 March (0 °C base temperature). Regardless of base temperature and the starting summation dates, thermal time varied from one year to the next and the higher the mean daily air temperatures from these starting summation dates, the earlier budburst occurred.

Cannell & Smith (1983) showed for *Picea sitchensis* (Bong.) Carr. that a decreasing exponential relationship existed between the number of day degrees above 5 °C from 1 February to budburst, and the number of cold days with a mean temperature ≤ 5 °C from 1 November to the time of budburst. If the number of cold days is replaced by day-length (which increases from 21 December), the date of budburst could be explained by the cumulative temperatures and the day-length. We therefore examined relationships between the day length on the day of budburst and (i) the mean daily air temperature summed from a fixed date to budburst and (ii) the mean daily air temperature summed on a given period before budburst. For both relationships, the base temperature varied between -5 and +10 °C. The best prediction was obtained with a period of 10 days before budburst and a base temperature of 0 °C by fitting a regression line using least-squares analysis ($r=0.99$). The earliest and latest dates of budburst are given in Table 2.

TABLE 3. Budburst date and the first day of fully-leaved phase of *Quercus petraea* with number of days of leaf expansion phase, mean daily air temperature and cumulative mean daily air temperature recorded from 1981 to 1983

	Year		
	1981	1982	1983
Budburst date	14 April	25 April	29 April
First day of fully-leaved phase	14 May	19 May	18 May
Number of days of leaf expansion phase	31	23	20
Mean daily air temperature during leaf expansion phase (°C)	9.7	11.4	12.0
Cumulative mean daily air temperature during leaf expansion phase with 0 °C base temperature	289.7	262.0	240.0

Figure 2 shows that the heat sum S (in °C days) required for budburst is a decreasing function of day-length D (in minutes):

$$S = (2.42 \times 10^{-2}D) / [(1.41 \times 10^{-3})D - 1] \quad (1)$$

The asymptotes of eqn (1) have a specific biological significance. Budburst cannot occur when the denominator of eqn (1) is negative, i.e. for $D \leq 711$ minutes (day-length of March 16). When day length tends towards the infinite, S tends towards 17.2 °C days, i.e. budburst cannot occur if the mean daily air temperatures during the previous 10 days were lower than +1.7 °C. In this study the maximal day length is 967 minutes (17–23 June). Thus, according to eqn (1), budburst cannot occur if the mean daily air temperatures during the 10 days prior to budburst were below +6.4 °C.

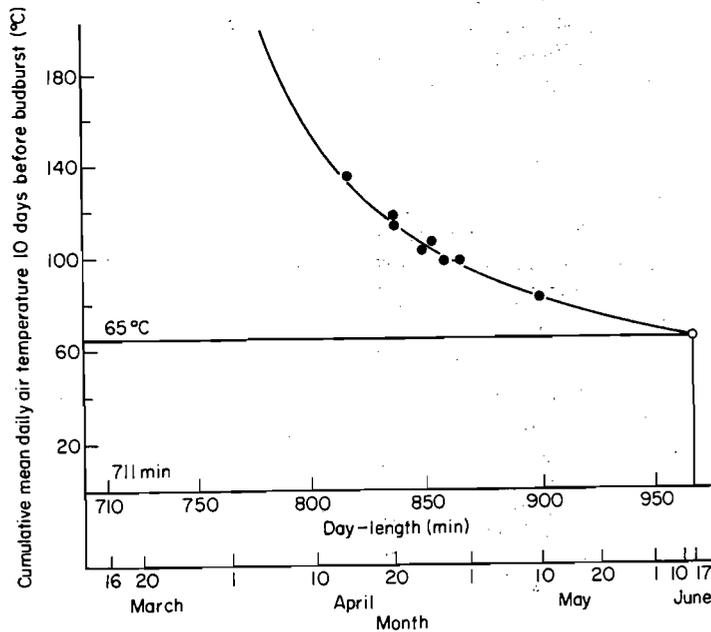


FIG. 2. Relationship between the cumulative mean daily air temperature (during the 10 days before budburst) and the day-length of the budburst date. The eight dates of budburst (●) of *Quercus petraea* were recorded from 1976 to 1983. The fitted line (—) is described by eqn (3) (see text).

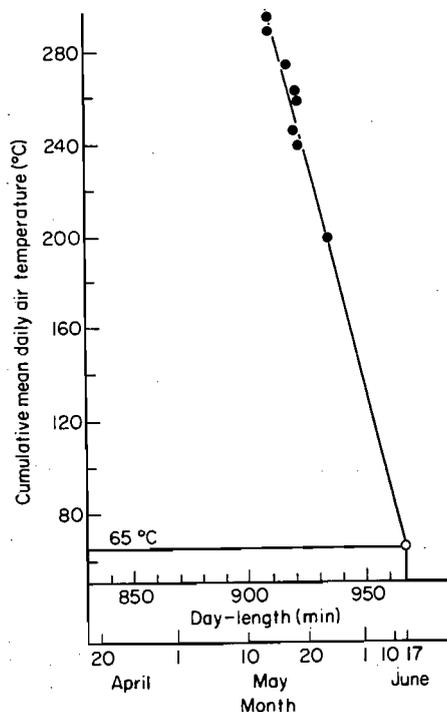


FIG. 3. Relationship between the cumulative mean daily air temperature (from budburst to $LAI = LAI_{max}$) and day-length of the first day with $LAI = LAI_{max}$. The eight dates of the first day with $LAI = LAI_{max}$ (●) of *Quercus petraea* were recorded from 1976 to 1983 at Fontainebleau forest. The fitted line (—) is described by eqn (2) (see text).

First day of the fully-leafed phase

The leaves were fully elongated 18–31 days after budburst. *Q. petraea* did not produce any more leaves during the year. To estimate the date of the start of the fully-leafed phenophase, a similar analysis to that for the date of budburst was made. The date of the first day of the fully-leafed phase was examined in relation to (i) cumulative mean daily air temperatures for the leaf expansion period and (ii) temperature and day-length during the shoot elongation phase. Thus, for the last 3 years of observations, the higher the mean daily air temperatures, the shorter the shoot expansion phase (Table 3). On the other hand, the cumulative mean daily air temperature for the shoot elongation phase had a fluctuating value. As for budburst, the process was accelerated by an increase of the photoperiod. For the eight recorded dates, a linear relationship ($r = 0.975$) existed between heat sum S' (in °C days) for the leaf expansion period and the day-length D' (minutes) of the first day of the fully-leafed phase (Fig. 3).

$$S' = 4.1 (983 - D') \quad (2)$$

where S' is the cumulative mean daily air temperature for the leaf expansion period (between the budburst day (db) and day d), with 0 °C as the base temperature. Thus, in 1981 for example, leaf expansion was reached on 14 May when the day-length was 910 minutes and in 1979 on 24 May when the day-length was 934 minutes. The threshold of 983 minutes in eqn (2) is approximately the maximum day-length for the study site.

Maximal leaf area index

The mean maximal leaf area index was slightly above 4. Thus, for 17 January 1983, $LAI_{\max} = 4.38 \pm 1.70$, $n = 100$ ('needle' technique) and for 16 December 1983, $LAI_{\max} = 4.38 \pm 0.30$, $n = 10$ ('basket' technique). This is close to the maximal leaf area index measured by G. Lemée ($LAI_{\max} = 4.26$ in 1975, unpublished). According to Rauner (1976), the maximal leaf area index in 100–200-year-old *Q. robur* forest is between 4 and 4.5.

*Model of the leaf area development**Description of the model*

The model produces a numerical output for the daily leaf area index of the forest. The simulation starts on the first day of the year (day $d = 1$) with the initial condition taken as $LAI_{d=1} = 0$. The model is algebraic, based on the empirical eqn (1) and (2). It requires two parameters, the maximal leaf area index and the longitude and latitude of the study plot. The inputs for the model were mean daily air temperatures and day-length, calculated at the study site using an equation given by Jones (1983).

Predicting the date of budburst

The date of budburst was determined using the thermal time model given by eqn (1) (Fig. 2). For each day d of day-length D_d , thermal time S_d was calculated during 10 days from day $(d - 10)$ to day d . If $S_d > S$ given by eqn (1) then budburst occurred on day d , otherwise the model proceeded to the following day (day $d + 1$, day-length D_{d+1}) and the computations were repeated until the inequality was satisfied.

Predicting the canopy leaf area index

The leaf area index for a day d (LAI_d) was calculated using eqn (3) which follows from empirical relationship (2):

$$LAI_d = (LAI_{\max} \sum_{db}^d Ta) / [4.1 (983 - D_d)] \quad (3)$$

Thus, the calculated leaf area index (LAI_d) is the product of the maximal leaf area index (LAI_{\max}) and of the heat sum between the day of budburst (db) and day d , divided by the heat sum required on day d to reach the fully-leaved phase. If the value of the simulated leaf area index reached the value of the maximal leaf area index ($LAI_d \geq LAI_{\max}$), then the forest leaf area index was considered constant and was taken as the maximal leaf area index for each day of simulation until the beginning of leaf-fall.

Conclusion from the simulation

The aim of this study was to produce a model with 1-day time resolution for a 120-year-old *Q. petraea* forest which could predict the date of budburst, the date of the first day of the fully developed leaf period and the value of the leaf area index during shoot elongation. The resulting leaf area index was compared with measurements of the leaf area index in the Fontainebleau forest during the springs of 1982 and 1983 (date of budburst and the leaf area index for the leaf expansion phase). The simulated leaf area index was in close agreement with the measurements (Fig. 4). However, the model systematically over-estimated the leaf area index in the beginning of the shoot expansion phase and under-estimated LAI at the end of the same phase. This was caused by the type

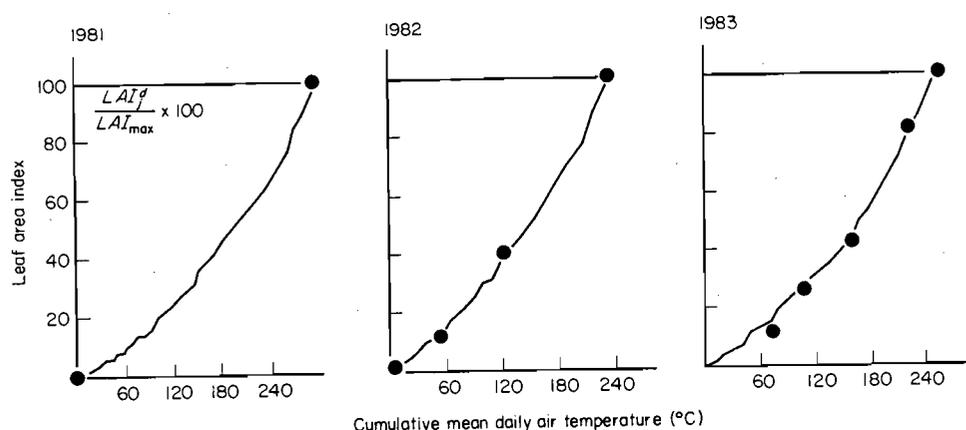


FIG. 4. Simulated (—) and measured (●) leaf area index evolution of *Quercus petraea* at Fontainebleau forest during the springs. (a) 1981: budburst date, April 15; first day of fully-leaved phase ($LAI=LAI_{max}$), May 14. (b) 1982: budburst date, April 30; first day of fully-leaved phase ($LAI=LAI_{max}$), May 19. (c) 1983: budburst date, April 26; first day of fully-leaved phase ($LAI=LAI_{max}$), May 18.

of relation used in the model. Equation (3) assumes a linear relation between shoot elongation rates and the sum of temperatures, whereas the actual relationship is sigmoidal (Durand 1967). The interest of this phenological model rests on its predictive accuracy of the budburst dates (error range ± 2 days, whereas the errors in previous models were up to 3–4 days and on its simplicity (two driving variables: mean daily air temperature, day-length). It is easy to insert into energy and mass exchange models for a deciduous forest. It has already been used by Halldin, Saugier & Pontailier (1984) and Nizinski & Saugier (1988a,b) for *Q. petraea* and Chassagneux & Choisnel (1986) for *F. silvatica*.

Both temperature sum (during 10 days prior to budburst) and day-length were needed to predict budburst date; thus both temperature and day-length have promoted budburst in *Q. petraea*. If the necessary temperature and day-length conditions were not met, is it possible that budburst would not occur? This may theoretically be true, but is highly improbable, since the latest budburst requires $+6.4$ °C mean daily air temperature over 10 days only (Fig. 2).

Equation (1) raises two points of discussion; in the literature on budburst timing, authors have freed themselves from restrictions of time by using the cumulative mean daily air temperature measured from a fixed starting date. We again found the budburst process linked to time. This 10-day period could be due to a seasonal internal rhythm which ought to be dependent on genotype as well as on the climatic environment (or environment in general) which selected this genotype. The short period immediately before budburst can be interpreted as the final stage of the tree's physiological 'activation' process (Essiamah & Eschrich 1986); this period has a specific length varying from 6 to 24 days for *Acer pseudoplatanus* L., *Betula pendula* Roth, *Alnus glutinosa* Gaertn., *F. silvatica* and *Fraxinus excelsior* L. It should be added that the mean daily air temperature over 10 days prior to budburst dates was $+10.6$ °C (mean value from 1976 to 1983); this may be explained as a seasonal adaptation of *Q. petraea* to the temperatures in the beginning of spring. The coefficients in eqn (1) could express the adaptive characteristics of *Q. petraea* to the average day-length and temperature conditions for growing in Fontainebleau forest. However, it would be interesting to study another

population of *Q. petraea*, as well as another temperate deciduous tree species, to know whether the parameter values in eqn (1) were a specific characteristic of the population, or of temperate tree species in general.

According to eqn (3), temperature in spring regulates leaf growth; the higher the mean daily air temperature, the shorter the shoot expansion phase. In fact, temperature is the essential factor in all biological processes—in this study the shoot elongation rate. On the other hand, increased day-length decreases the sum of the temperatures required to complete the shoot elongation process in a decreasing linear relationship (eqn (2), Fig. 3). Thus, *Q. petraea* behaves as the other temperate tree species for which increasing day-length had a promotive effect on leaf growth.

ACKNOWLEDGMENTS

We thank Jean-Yves Pontailler for supplying the dates of budburst of the oak trees at Fontainebleau, Professor Georges Lemée for leaf area index results and Pierre Doignon for temperature data.

REFERENCES

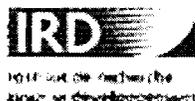
- Aussenac, G. (1975). *Couverts forestiers et facteurs du climat: leurs interactions, conséquences écophysologiques chez quelques résineux*. Thèse d'Etat, Université de Nancy, Nancy.
- Baldocchi, D. D., Hutchison, B. A., Matt, D. R. & McMillen, R. T. (1984). Seasonal variations in the radiation regime within an oak-hickory forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **33**, 177–191.
- Braun, H. J. (1983). Zur Dynamik des Wassertransportes in Bäumen. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, **96**, 29–47.
- Braun, H. J. (1984). The significance of the accessory tissues of the hydrosystem of osmotic water shifting as the second principle of water ascent, with some thoughts concerning the evolution of trees. *IAWA Bulletin*, **5**, 275–294.
- Cannell, M. G. R. & Smith, R. I. (1983). Thermal time, chill days and prediction of budburst in *Picea sitchensis*. *Journal of Applied Ecology*, **20**, 951–963.
- Cannell, M. G. R. & Smith, R. I. (1986). Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees. *Journal of Applied Ecology*, **23**, 177–191.
- Castonguay, Y., Boisvert, J. & Dube, P. A. (1984). Comparaison de techniques statistiques utilisées dans l'élaboration de modèles prévisionnels phénoclimatiques. *Agricultural and Forest Meteorology*, **31**, 273–288.
- Chassagneux, P. & Choinsnel, E. (1986). Modélisation de l'évaporation globale d'un couvert forestier. (I) Principes physiques et description de modèle. *Annales des Sciences Forestières*, **43**, 505–520.
- Durand, R. (1967). Action de la température et du rayonnement sur la croissance. *Annales de Physiologie Végétale*, **9**, 5–27.
- Essiamah, S. & Eschrich, W. (1986). Water uptake in deciduous trees during winter and the role of conducting tissues in spring reactivation. *IAWA Bulletin*, **7**, 31–38.
- Halldin, S., Saugier, B. & Pontailler, J.-Y. (1984). Evapotranspiration of a deciduous forest: simulation using routine meteorological data. *Journal of Hydrology*, **75**, 323–341.
- Jones, H. G. (1983). *Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lemée, G. (1966). Sur l'intérêt écologique des réserves biologiques de la forêt de Fontainebleau. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **113**, 305–323.
- Miller, P. C. & Stoner, W. A. (1979). Canopy structure and environmental interactions. *Topics in Plant Population Biology* (Ed. by O.T. Solbrig, S. Jain, G. B. Johnson & P.R. Raven), pp. 428–458. Columbia University Press, New York.
- Nizinski, J. & Saugier, B. (1988a). Mesures et modélisation de l'interception nette, dans une futaie de chênes. *Acta Oecologica, Oecologia Plantarum*, **4**, (in press).
- Nizinski, J. & Saugier, B. (1988b). A model of transpiration and soil-water balance for a mature oak forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, (in press).
- Owens, J. N., Molder, M. & Langer, H. (1977). Bud development in *Picea glauca*. I. Annual cycle of vegetative bud and shoot elongation as they relate to date and temperature sums. *Canadian Journal of Botany*, **55**, 2728–2745.

Leaf-budding model for Quercus forest

- Perala, D. A. (1985). Predicting red pine shoot growth using growing degree days. *Forest Science*, **31**, 913-925.
- Rauner, J. L. (1976). Deciduous forests. *Vegetation and the Atmosphere, Vol. 2* (Ed. by J.L. Monteith), pp. 241-264. Academic Press, London.
- Thomson, A. J. & Moncrieff, S. M. (1982). Prediction of budburst in Douglas fir by degree-day accumulation. *Canadian Journal of Forest Research*, **12**, 448-452.

(Received 26 August 1987; revision received 12 January 1988)

6. Etude des variations de la conductance stomatique maximale avec l'âge des feuilles chez l'oranger (orangerie d'El-Salam, Nord Sinai, Egypte)



IRD - UMR 211 « BIOEMCO - Biogéochimie et écologie des milieux continentaux »

Projet de recherche

Etude des variations de la conductance stomatique maximale avec l'âge des feuilles chez l'oranger (orangerie d'El- Salam, Nord Sinai, Egypte)

Georges NIZINSKI³, Jean-Pierre MONTOROI⁴, Marc LOINTIER² & Erik
BRAUDEAU⁵

Janvier 2012

³ Institut de Recherche pour le Développement, I.R.D., UMR 211 « BIOEMCO - *Interactions biologiques dans les sols* », d'Ile de France, 32 avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, courriel: georges.nizinski@ird.fr

⁴ Institut de Recherche pour le Développement, I.R.D., UMR 211 « BIOEMCO - *Transferts, hydrologie et observation de la Terre* », Centre d'Ile de France, 32 avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy cedex, courriel: Jean-Pierre.Montoroi@ird.fr; marc.lointier@ird.fr

⁵ Soils and Environment, Qatar Energy and Environment Research Institute, P.O. Box 5825, Doha, Qatar, courriel: ebraudeau@qf.org.qa

Titre du projet de recherche proposé: « *Etude des variations de la conductance stomatique maximale avec l'âge des feuilles chez l'oranger (orangerie d'El-Salam, Nord Sinäi, Egypte)* » - proposition de projet de recherche pour un(e) étudiant(e) en Master II ou en thèse (partie de thèse).

1. Introduction - contexte scientifique

Le modèle hydrodynamique Kamel® (Braudeau & Mohtar, 2006) simule la teneur en eau et le potentiel hydrique du sol d'une orangerie de onze ans, située dans le Nord Sinäi en Egypte, avec un pas de temps d'une journée. Kamel® est un modèle mécaniste du bilan hydrique de sol construit à partir un nouveau paradigme relatif à l'organisation de sol (pedostructure, horizon, pedon, unité cartographique élémentaire des sols) et son interaction avec de l'eau. L'évapotranspiration réelle du couvert végétale, issue du modèle de Penman-Monteith (1965) est une des variables d'entrée du modèle.

Le modèle de Penman-Monteith peut être appliqué pour les surfaces présentant une très petite pente (ici > 1 %), uniformes et suffisamment étendues (un rapport hauteur de peuplement/étendue horizontale de 1 : 100; ici < 80 ha), les flux de chaleur sensible et de chaleur latente sont considérés comme verticaux et on applique le principe de « similarité » entre les coefficients de transfert de chaleur sensible (k_H) et de chaleur latente (k_E), ainsi: $k_H \approx k_E$. Les relations empiriques entre flux et gradients verticaux des chaleurs sensible et latente peuvent s'écrire:

$$E_a = \frac{E_p}{\left(1 + \left(\frac{\gamma}{\Delta + \gamma}\right) \cdot \left(\frac{r_{st}}{LAI \cdot r_a}\right)\right)}$$

Avec: E_a -évapotranspiration réelle, en mm jour⁻¹; E_p -évapotranspiration potentielle, en mm jour⁻¹; Δ - dérivée de la fonction reliant la pression de vapeur d'eau saturante de l'air et la température de l'air, en kPa °C⁻¹; γ - constante psychrométrique, en kPa °C⁻¹; r_{st} -résistance stomatique d'une feuille, en s cm⁻¹; ($1/r_{st}=g_s$: conductivité stomatique); r_a -résistance aérodynamique, en s m⁻¹; LAI-indice foliaire du couvert, sans unité; r_a -résistance aérodynamique du couvert, en s cm⁻¹.



Photo 1 - Vue générale de la placette d'étude (photo M. Lointier)

La transpiration du couvert est la somme des transpirations de l'ensemble des feuilles, chaque feuille ayant une résistance stomatique donnée instantanée dépendante de ses caractéristiques physiologiques propres et du microclimat auquel elle est soumise. La résistance stomatique, donc les mouvements stomatiques (dépendant de la turgescence des cellules de garde) sont sous le contrôle du rayonnement incident, de l'état hydrique de l'air, de l'état hydrique du sol et de l'état hydrique des feuilles.

2. Hypothèses de travail - objectifs scientifiques

La résistance stomatique est généralement systématiquement mesurée sur le terrain mais actuellement on ne dispose que de modèles empiriques pour rendre compte des variations de cette résistance avec les facteurs du milieu. La résistance stomatique d'une feuille⁶ peut être calculée à l'aide des modèles empiriques de Jarvis (Stewart, 1988), qui utilisent des relations entre la résistance stomatique minimale de la feuille, son potentiel hydrique, le rayonnement global, le déficit de saturation de l'air et la réserve en eau du sol.

La résistance stomatique dépend en effet de la *résistance stomatique minimale*, valeur remarquable correspondant à une situation de non contrainte hydrique (sol et plante) (Nizinski, 2007). La résistance stomatique minimale évolue dans le temps, de l'apparition de la feuille jusqu'à sa mort, elle décroît jusqu'à une valeur minimale pour ensuite réaugmenter, ce que nous avons observé sur les espèces que nous avons étudiées. Chez les espèces caducifoliées (chêne, *Acacia*, hévée) toutes les feuilles du couvert évoluant *grosso modo* de façon synchrone, la résistance du couvert est une fonction de la résistance stomatique minimale et de l'indice foliaire.

L'oranger est une espèce à feuille persistantes, il faudra étudier le mode de renouvellement des feuilles (soit en continu, soit à époque(s) remarquable(s)) et sa dépendance à la « disponibilité en eau ». Chez les espèces persistantes comme l'oranger, le degré de dépendance de la résistance du couvert à la résistance stomatique minimale dépendra du taux du renouvellement des feuilles puisque coexistent dans le couvert des feuilles d'âges différents (problématique d'échantillonnage).

Nous avons étudié la relation [résistance stomatique minimale - indice foliaire] chez des espèces caducifoliées: lors de la mise en place du couvert la résistance stomatique minimale d'une feuille décroît avec l'augmentation de l'indice foliaire et continue généralement de décroître jusqu'à sa valeur minimale alors que l'indice foliaire est maximal (Figure n°1). La période pendant laquelle la LAI_{max} est maximale et r_{st-min} : minimale (Nizinski & Saugier, 1989) est plus ou moins longue en fonction de l'espèce; par exemple chez le chêne, elle est très courte (deux à trois semaine) (chez *Quercus petraea* - LAI=100 %; $r_{st}=3,6\pm 0,9$ s cm⁻¹; LAI=8 %; $r_{st}=8,7\pm 3,6$

⁶ Les feuilles de l'oranger sont ovales, luisantes avec une épine à l'aisselle des feuilles inférieures.

$s\text{ cm}^{-1}$). Ensuite, la $r_{st\text{-min}}$ réaugmente pendant toute la période du LAI_{max} (deux mois et demi pour le chêne) pour continuer d'augmenter lors de la sénescence (Nizinski & Saugier, 1988). Photos n°2, n°3, n°4 & n°5 illustrant l'étude de la conductance stomatique minimale à partir de mesures au poromètre et de photographies issues du Microscope électronique à balayage des épidermes des feuilles de *Quercus petraea* étudiées.

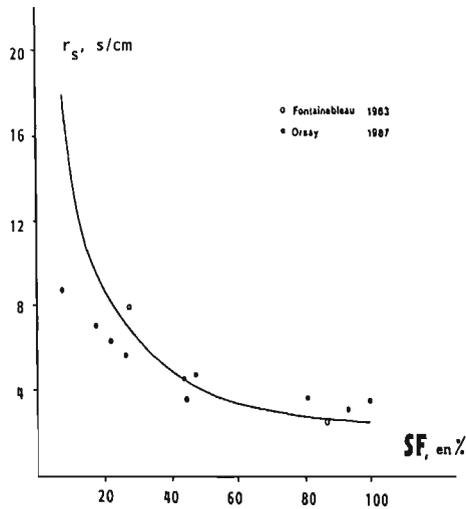


Figure 1 - Variation of stomatal resistance with leaf age, expressed as fraction of actual leaf area over maximal leaf area.

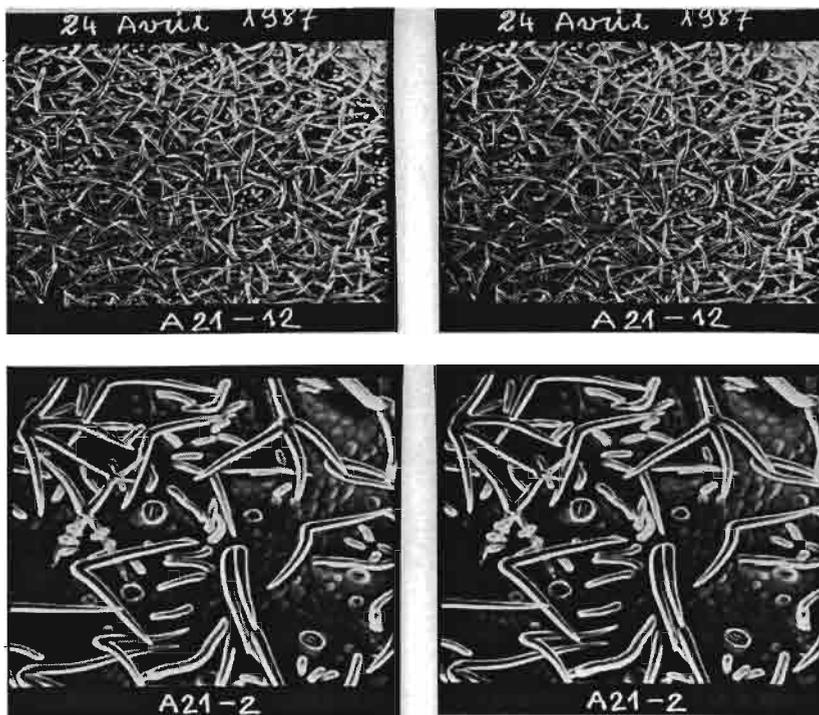


Photo n°2 et n°3 (deux agrandissements) - du 24 avril 1987, avec une surface foliaire 8 % du LAI_{max} , avec une résistance stomatique de $8,7 \pm 3,6\text{ s cm}^{-1}$

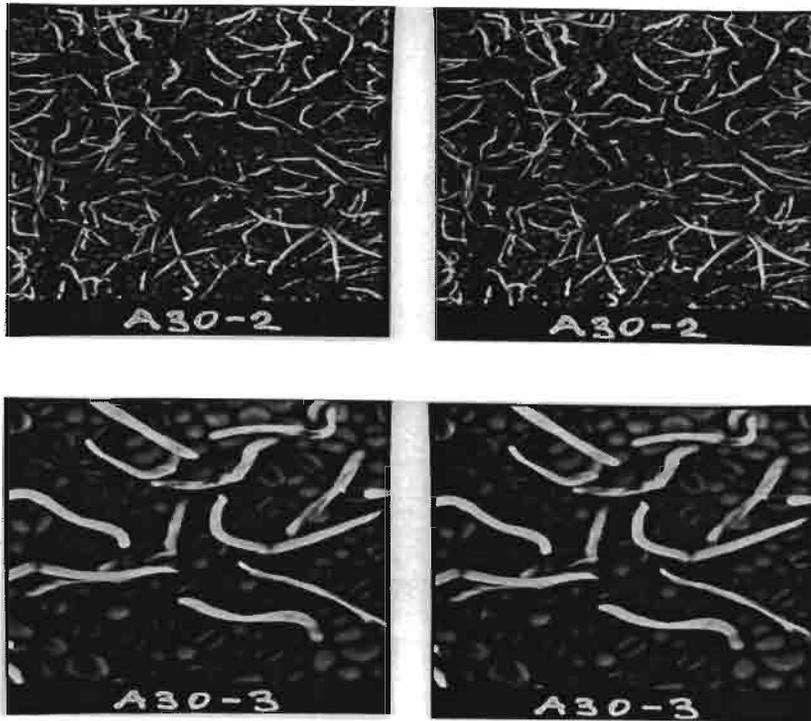


Photo n° 4 et n° 5 (deux agrandissements) - du 14 mai 1987, avec une surface foliaire 100 % du LAI_{max}, avec une résistance stomatique $3,6 \pm 0,9 \text{ s cm}^{-1}$.

Pour l'oranger, espèce persistante, nous nous proposons d'expliquer ces phénomènes en quantifiant l'évolution de la conductance stomatique minimale en conditions naturelles au cours de la croissance des feuilles et de la sénescence.

(a) à partir du rapport de Bowen (Paw et Meyers, 1989) :

$$r_c/r_a = [(((\Delta/\gamma) \beta) - 1) + (1 + \square)] [\rho_a c_p ((e_{s(T)} - e_{a(T)})/\gamma (R_n - G_s))]$$

Avec : r_c - résistance du couvert, en s m^{-1} ; r_a - résistance aérodynamique, en s m^{-1} ;
 $r_a = (1/(k^2 u_2)) (\ln(z - d)/z_0)^2$ (Monteith, 1965) ; k - constante de von Karman (0,39)
; u_2 - vitesse du vent mesurée à 2 mètres de la surface du sol, en m s^{-1} ; z - niveau
considéré, en m ; z_0 - hauteur de rugosité de la surface, en m ; d - hauteur du
déplacement du plan où la vitesse du vent s'annule, en m ; $d = 0,63 h$ et $z_0 = 0,1 h$
(Thom, 1972) ; avec : d - hauteur de déplacement, en m ; z_0 - longueur de rugosité,
en m ; h - hauteur du peuplement, en m ; \square - constante psychrométrique, en $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$;
 Δ - dérivée de la fonction reliant la pression de vapeur d'eau saturante de l'air
et la température de l'air, en $\text{kPa } ^\circ\text{C}^{-1}$; β - rapport de Bowen rend compte de la
répartition de l'énergie disponible au niveau d'une surface, c'est le rapport entre
chaleur sensible (H) et chaleur latente d'évaporation (λE) ; $e_{s(T)} - e_{a(T)}$ - déficit de
saturation de l'air, en kPa ; $e_{s(T)}$ - pression de vapeur d'eau saturante à la
température de la surface T , en kPa ; R_n - rayonnement net ou effectif, en W m^{-2} ;
 G_s - flux de chaleur dans le sol, en W m^{-2} .

(b) à partir du modèle de Jarvis-Stewart (Stewart, 1988) à partir des relations empiriques entre la résistance stomatique d'une feuille (r_s) et/ou r_{smin} la résistance stomatique minimale d'une feuille (mesurée à l'aide d'un poromètre), l'indice foliaire (LAI), le rayonnement global (R_g), le potentiel hydrique des feuilles ($\Psi_{feuille}$; chambre à pression), le déficit de saturation de l'air ($e_{s(T)} - e_{a(T)}$) et la réserve en eau du sol (R ; sonde à neutrons, sonde TDR):

$$r_c = r_{smin}/LAI (f(R_g)) (g(\Psi_{feuille})) (h(e_{s(T)} - e_{a(T)})) (i(R_{CC} - R))$$

Avec : r_{smin} - résistance stomatique minimale d'une feuille (valeurs mesurées), en $s\ m^{-1}$; R - réserve en eau du profil du sol, en mm ; R_{CC} - réserve du sol à la capacité au champ, en mm ;

Cette étude propose d'affiner le lien entre la régulation du flux transpiratoire (résistance stomatique minimale ou la conductivité stomatique maximale) et l'évolution de la morphologie de l'épiderme des feuilles chez l'oranger en conditions naturelles, au cours des différents stades de développement des stomates, du débourrement d'une feuille jusqu'à sa sénescence, et au cours des différentes (si elles existent) phases de la population de feuilles, ici persistantes.

3. Conditions de réalisation - Durée de projet - Calendrier - Budget

a) *Direction du programme*: Georges Nizinski (Institut de Recherche pour le Développement, UMR 211 « BIOEMCO - *Interactions biologiques dans les sols* ») en collaboration avec Jean-Pierre Montoroi & Marc Lointier (Institut de Recherche pour le Développement, I.R.D., UMR 211 « BIOEMCO - *Transferts, hydrologie et observation de la Terre* »).

b) *Période d'étude*: de février à octobre 2013.

c) *Infrastructure*:

- Matériel végétal: étude *in situ* dans l'orangerie d'El-Salam, Nord Sinäi, Egypte, dans des conditions hydriques non limitantes (valeurs moyennes de R proches de la capacité au champs - R_{CC}); dix individus; échantillons de feuilles d'âge différents: du débourrement jusqu'à la senescence (Bouazzama & Bahri, 2009).
- Microscope électronique à balayage du Centre d'Ile de France, Bondy.
- Equipement de mesures: poromètre (transpiration, résistance/conductance stomatique), planimètre (surface foliaire).
- Equipement de traitement des données et des images.

d) Manips à faire sur les feuilles d'oranger au laboratoire et *in situ*:

- Les mesures au poromètre sont non destructives; les résistances stomatiques peuvent être mesurées sur une même feuille à différents intervalles de temps ;
- Les mesures au Microscope électronique à balayage sont destructives, il faudra faire des échantillons de feuilles d'âge différents et puiser dans ces échantillons à un rythme qui correspond à celui des mesures au poromètre;
- L'étude de la morphologie d'une feuille oranger à l'aide d'un Microscope électronique à balayage est telle que pour avoir des mesures représentatives d'une feuille il faut prendre en compte: deux cotés de la feuille, « zoomer » la pointe, le milieu et la base de la feuille;
- Le comptage de la « population » des stomates au mm² d'une feuille; l'évaluation du degré du développement des stomates synchrone au développement et /ou la sénescence des feuilles;
- Le rythme des mesures:
 - *Hebdomadaires*: après le débourrement, feuille d'environ d'un mois - conductance stomatique (transpiration) et photos au Microscope électronique à balayage;
 - *Mensuelles*: conductance stomatique et photos;
 - *Journalières, hebdomadaires et mensuelles*: données météorologiques, teneur en eau du sol relative correspondante - teneur en eau/teneur en eau à la capacité au champs (R/R_{cc}) - modèle hydrodynamique Kamel® (Braudeau & Mohtar, 2006).



Photo n°6 et n°7 - Etat de la surface des feuilles dans l'orangerie sur la placette d'étude, ici entièrement couvertes de poussières (« sables du désert »).

4. Evaluation du coût de la manip (valeurs estimées)

- * L'étudiant - gratification: 500 euros par mois (un étudiant pendant les six mois) - total de 3.000 euros ;
- * Le poromètre - location: 500 euros;
- * Le microscope électronique à balayage : une fois par mois à 90 euros (pendant six mois) - total de 500 euros.

* Total d'environ 4.500 euros

5. Les résultats attendus

Cette étude des variations de la conductance stomatique maximale avec l'âge des feuilles de l'oranger travail nous aidera à affiner un modèle mécaniste « sol-plante » (Monteith, 1965; Nizinski & Saugier, 1989) en couplage avec Kamel®.

Une orangerie peut-être considérée comme un couvert ligneux dense, dans ce cas la méthode du rapport de Bowen permettra d'analyser « l'indice foliaire efficace » et la résistance du couvert (surface des feuilles qui participent effectivement au flux transpiratoire).

L'approche de Penman-Monteith, méthode « simple », où l'indice foliaire (LAI) est une constante, est insuffisant: l'indice foliaire contribuant à la cinétique du flux transpiratoire est une fonction complexe dépendante de nombreux facteurs (position des feuilles, conditions de croissance, caractéristiques métaboliques...).

Le rapport de Bowen ne fait pas intervenir le LAI et cette méthode se rapproche au mieux du phénomène réel puisque l'on mesure la sortie réelle de vapeur d'eau.

Connaissant la résistance du couvert obtenue par le rapport de Bowen et connaissant l'indice foliaire, on peut calculer la résistance stomatique moyenne d'une feuille (pour un pas de temps de 20 minutes, temps de scrutation du rapport de Bowen) et la comparer avec la résistance stomatique moyenne issue du modèle Jarvis-Stewart et avec les résistances stomatiques d'un échantillon optimal de feuilles, résistances mesurées au poromètre de façon synchrone. Cette méthode du rapport de Bowen associée à des mesures de porométrie, permet d'analyser « l'indice foliaire efficace » (surface des feuilles qui participent effectivement au flux transpiratoire) qui peut être décomposée par strate et pour différents pas de temps.

6. Références

- Bouazzama, B. & Bahri, A., 2009. Détermination des coefficients culturaux de la variété d'oranger "Maroc late" au perimeter irrigué de Tadla. Symposium international "Agriculture durable en région Méditerranéenne (AGDUMED)", Rabat, Maroc, 14-16 mai 2009.
- Braudeau, E. & Mohtar, R. H., 2006. Modeling the Swelling Curve for Packed Soil Aggregates Using the Pedostructure Concept. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **70**, 494-502
- Corley, R.H.V., 1983. Photosynthesis and age of oil palm leaves. *Photosynthetica*, **17**, 97-100.
- Heilman, J.L. & Brittin, C.L., 1989. Fetch requirements for Bowen ratio measurements of latent and sensible heat fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, **44**, 261-296

- Monteith, J.L., 1965. Evaporation and environment. The state and movement of water in living organisms. *Symosia of the Soc. Exp. Biol.*, New York, Academic Press, 19: 205-234
- Nizinski, J.J., 2007. *Etude et modélisation du bilan des échanges de masse et d'énergie dans les couverts végétaux*. Habilitation à Diriger des Recherches, Université d'Orléans, Orléans, 357 pages.
- Nizinski, J.J. & Saugier, B., 1989. A model of transpiration and soil-water balance for a mature oak forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **47**, 1-17
- Nizinski, J.J., Morand D. & Saugier B., 1989. Variation of stomatal resistance with leaf age in *Quercus petraea*: Effect on the soil-water balance of an oak forest. *Annales des Sciences Forestières*, vol. **46** suppl., 429s-432s.
- Paw, U.K.T. & Meyers, T.P., 1989. Investigations with a higher-order canopy turbulence model into mean source-sink levels and bulk canopy resistances. *Agricultural and Forest Meteorology*, **47**, 259-271
- Penman, H.L., 1948. Natural evaporation from open water balance bare soil, and grass. *Proceedings of the Royal Society of London, Series A*, **193**, 120-145.
- Revfeim, K.J.A. & Jordan, R.B., 1976. Precision of evaporation measurements using the Bowen ratio. *Boundary-Layer Meteorology*, **10**, 97-111
- Smith, B.G., 1989. The effect of soil water and atmospheric vapour pressure deficit on stomatal behaviour and photosynthesis in the oil palm. *Journal of Experimental Botany*, **40**(215), 647-651.
- Stewart, J.B., 1988. Modelling surface conductance of pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **43**, 19-35.
- Thom, A.S., 1972. Momentum, mass and heat exchange of vegetation. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **98**, 124-134

7. ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE DES TRONCS D'HEVEA: CAS D'UNE PLANTATION EN COTE D'IVOIRE. (I) MATERIEL ET METHODES (Nizinski et al., 2012^{a7})

⁷ Nizinski J.J., Galat G. & Galat-Luong A., 2012a. Etude de la conductivité hydraulique des troncs d'hévéa: cas d'une plantation en Côte d'Ivoire. (I) Matériel et Méthodes. *Geographia Technica*, vol. 13, n°1, 61-71

**ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE DES TRONCS
D'HEVEA: CAS D'UNE PLANTATION EN COTE D'IVOIRE.
(I) MATERIEL ET METHODES**

Jerzy Jan NIZINSKI¹, Gérard GALAT², Anh GALAT-LUONG²

ABSTRACT:

The necrosis of the rubber tree is an affection of the stem, being expressed by a deterioration of the cortical tissues on the level of which are located the conducting latex tissues.

We studied the water relations in a mature rubber tree plantation (clone PB 260; planted in January 1996), in Côte d'Ivoire (May and September 2004), on «healthy» and on «necrosed» trees: mean height 15.0 m; mean circumference at 1.3 m level 59.6 cm; stand density 333 trees ha⁻¹; leaf area index 3.2; rooting depths 4 m; field capacity, R_{FC}=412 mm; permanent wilting point, R_{WP}=225 mm; available water content, R_{AW}=187 mm.

Measurements of water potential allow us to appreciate resistances along the continuum roots - trunk - leaves: the resistances between the trunk and the leaves are identical for «healthy» trees ($0.3 \pm 0.1 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$) and «necrosed» trees ($0.2 \pm 0.1 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$); on the other hand, concerning the resistances between the roots and the trunk the two types of trees differentiate radically: $0.2 \pm 0.1 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$ for «healthy» trees and $1.1 \pm 0.3 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$ for «necrosed» trees, it is thus on the level of the junction of grafting that resistance is exceptionally high for «necrosed» trees.

The results seem to show a difference in functioning between «healthy» and «necrosed» trees in the regulation of transpiration flux. Measurements were made here in optimum conditions for water availability; these measurements would have to be continued in conditions of water shortage for the plant, we could then provide more contrasting results.

Keywords: *Hevea brasiliensis; clone PB 260; Côte d'Ivoire; bark necrosis; transpiration; hydraulic conductance of a stem.*

1. INTRODUCTION

La nécrose de l'écorce de l'hévéa est une affection du tronc, s'exprimant par une altération des tissus corticaux au niveau desquels se situent les tissus conducteurs de latex (Nandris *et al.*, 2004). Même dans le cas d'attaques très sévères, le cambium et le xylème demeurent fonctionnels. Compte tenu de la différenciation continue de cellules par l'assise cambiale, la couche de tissus laticifères nécrosés non fonctionnels est repoussée vers l'extérieur. Cette maladie touche essentiellement des arbres adultes en cours de saignée qui ne produisent alors plus de latex mais des cas de nécrose ont été observés sur de jeunes hévéas non exploités; il ne s'agit donc pas, comme pour l'encoche sèche, d'une maladie associée à la saignée.

De nombreuses observations suggèrent que le développement de la nécrose corticale est déclenché, ou accéléré, par une combinaison de facteurs chimio-physiques du milieu (stress liés au climat et au sol) et un traumatisme (mécanique et/ou métabolique) provoqué

¹ Institut de Recherche pour le Développement - I.R.D., UMR 211 «BIOEMCO», Centre IRD d'Orléans, 5 rue du Carbone, 45072 Orléans cedex 2; telephone: 02-38-49-95-25; fax: 02-38-49-95-76; courriel: georges.nizinski@ird.fr.

² Institut de Recherche pour le Développement, UR 060 «CLIFA», BP 64501, 911 Avenue Agropolis, 34394 Montpellier cedex 5.

par les saignées. On peut également supposer une contribution de nature génétique (variabilité clonale, nette dans le cas de l'encoche sèche, moins nette pour la nécrose).

Des observations, qualitatives et quantitatives (Nizinski *et al.*, 2005) semblent justifier l'hypothèse de l'association de la nécrose à une fermeture partielle des stomates et à potentiel hydrique plus négatif chez les arbres nécrotiques, indiquant un problème d'accès à l'eau (racines) ou de conduite de l'eau (xylème). Nous avons étudié les transferts hydriques dans des plantations d'hévéas en Côte d'Ivoire en considérant le sol, l'individu d'hévéa et l'atmosphère comme une entité physique dans laquelle les processus mis en œuvre pour la circulation de l'eau sont interdépendants (Philip, 1966). Nous avons mesuré les potentiels hydriques et les résistances au flux de sève brute au travers des racines, de la jonction de greffage, du tronc et des feuilles sur des individus « sains » et des individus « nécrosés ».

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Situation géographique et climat: la station d'étude se trouve au sud de la Côte d'Ivoire, le climat y est représentatif du climat général de la zone forestière humide. La migration d'air humide et instable (alizés australs, du sud au nord) débute en février – mars, il y a deux saisons des pluies caractérisées par une importante variabilité dans le temps et dans l'espace, d'avril à juin et de septembre à novembre, avec des précipitations moyennes annuelles de $P_i=2065 \text{ mm an}^{-1}$, une évapotranspiration potentielle (Penman, 1948) de 1365 mm an^{-1} ($E_p=3,7 \text{ mm jour}^{-1}$), un rayonnement global moyen annuel journalier de $18,4 \text{ MJ jour}^{-1}$, une durée d'insolation moyenne journalière de 6,3 heures, une température moyenne de l'air de $26,3 \text{ °C}$ ($t_{\text{max}}=28,8 \text{ °C}$, $t_{\text{min}}=23,7 \text{ °C}$), une humidité relative de l'air de 87,3 %, une vitesse moyenne du vent de $95,8 \text{ km jour}^{-1}$ (station de référence Abidjan: latitude $5^{\circ}15' \text{ N}$, longitude $3^{\circ}56' \text{ W}$; altitude 125 m; www.fao.org). La période d'avril à juin correspond à la grande saison des pluies ($P_i=712 \text{ mm}$; avec des précipitations moyennes annuelles de $P_i=1723 \text{ mm an}^{-1}$; station météorologique de Bongo située sur la plantation). Nous avons fait les mesures d'une part pendant cette saison des pluies, en mai 2004 ($P_i=146 \text{ mm mois}^{-1}$; avec un sol à la capacité au champ) et d'autre part en septembre qui correspond statistiquement à la fin de la saison sèche, avec juillet ($P_i=175 \text{ mm mois}^{-1}$) – août ($P_i=68 \text{ mm mois}^{-1}$) – septembre ($P_i=87 \text{ mm mois}^{-1}$); mais en 2004 la 2^e saison des pluies fut précoce et lors des mesures en septembre les pluies avaient déjà ramené le sol à la capacité au champ.

Géologie et sols: la zone d'étude se situe dans un bassin sédimentaire côtier (pliocène) comportant des grès argileux, des sables et des argiles. Les sols sont des sols ferrallitiques, légers, perméables en surface, pauvres en éléments minéraux du fait de la désaturation en bases du complexe absorbant des horizons A et B, acides ($\text{pH}<6,0$).

Végétation: la végétation d'origine de Côte d'Ivoire est une forêt humide. Les surfaces défrichées sont transformées en cultures pérennes, plantations de palmier à huile, de caféier, de cocotier et d'hévéa. Le mot hévéa provient du terme indien « hyévé » qui désigne l'arbre à latex. Il a acquis une importance commerciale vers le milieu du XVIII^{ème} siècle en Europe en raison des caractéristiques d'élasticité et d'imperméabilité de son latex qui, coagulé, fut appelé « caoutchouc ». L'hévéa appartient à la famille des Euphorbiacées comprenant 321 genres et 7.950 espèces dont de nombreuses dans la zone tropicale, en particulier en Inde, Malaisie et Amérique du Sud. Les feuilles sont caduques. La refoliation, associée à une élongation des tiges se fait immédiatement après la chute des feuilles qui a lieu de fin janvier à février. Les tiges et les feuilles de l'hévéa contiennent des tubes spécialisés qui sécrètent le latex, substance liquide laiteuse provenant de cellules laticifères réparties au niveau du cortex et orientées verticalement, qui ont une longueur de plusieurs mètres

(Kramer et Kozłowski, 1993). L'hévéa est d'introduction récente en Côte d'Ivoire. Le clone étudié, PB-260, a été créé entre 1955 et 1960 en Malaisie par pollinisation et a été classé comme clone à latex et à bois d'œuvre avec un tronc droit et régulier, ayant une croissance rapide avant saignement (5 ans). Les individus cultivés sont greffés, il existe donc « une jonction de greffage » chez ces individus.

Individus d'hévéa étudiés: Nandris et al. (2004) ont choisi en septembre 2003 pour le suivi des transpirations, potentiels et résistances, des individus « sains » et des individus « nécrosés », qu'il a associés par couple (un individu « sain » dénommé S; un individu « nécrosé » dénommé N); les deux individus de chaque couple sont proches l'un de l'autre, ont eu des conditions de croissance similaires et sont, au moment des mesures, dans des conditions similaires (lumière, ombre): il y a trois couples (S-N) au sein de la placette étudiée (Photo 1).



Photo 1. Vue générale de la placette d'étude – P20: futaie d'hévéas (clone PB-260) plantée en janvier 1996 à l'état de plantules issues de boutures, plantules d'environ 0,3 m de hauteur, plantées en rangs orientés nord-sud avec un écartement de 4 m entre deux individus d'une même ligne et un écartement de 6 m entre deux lignes, avec comme paramètres: hauteur moyenne de 15 m; circonférence moyenne de 59,6 cm; densité de 333 arbres ha⁻¹; surface terrière de 10 m² ha⁻¹; volume de bois de 79,3 m³ ha⁻¹; indice foliaire de 3,2; zone racinaire de 4 m. General sight of the study plot - P20: mature rubber trees plantation (clone PB-260) were planted in Janvier 1996 with transplants (0.3 m height) in pits dug at a spacing of 4 m x 6 m (rows facing Nord-South); mean height 15 m; mean stem diameter at 1.3 level 0.17 m (59.6 cm); stand density 333 trees ha⁻¹; total basal area 10 m² ha⁻¹; total wood production 79.3 m³ ha⁻¹; mean annual leaf area index 3.2; rooting depths 4 m.

Caractéristiques qualitatives de la surface d'aubier: nous ferons référence à une étude faite à Abourra (Ghana) en mars 2003 pour laquelle nous avons utilisé la méthode suivante: quatorze individus, sept sains et sept nécrosés ont été choisis, pour leur circonférence proche de la circonférence moyenne, abattus. Nous avons prélevé pour chaque individu, une section de tronc (billot) d'une épaisseur d'environ 8 cm, incluant la jonction de greffage qui a été immédiatement placée dans une solution de Phoxine B® à 0,5 cm³ dm⁻³. Ce colorant rouge migre dans les vaisseaux conducteurs fonctionnels et atteint en quelques

minutes l'autre extrémité, en délimitant de manière bien visible la zone conductrice. Nous avons photographié les surfaces supérieures des billots tâchés de Phoxine B®, après 1, 5, 30 et 60 minutes. Les photographies ont été scannées, les surfaces d'ubier colorées ont été planimétrées à l'aide du logiciel « SigmaScanPro5® ». La comparaison des surfaces «tâchées» par la Phoxine B® a permis une première discrimination qualitative des résistances au transfert du flux de sève brute à travers la jonction de greffage.

Indice foliaire: on rendra compte de la surface des feuilles et de leur distribution par l'indice foliaire, surface totale des feuilles divisée par la surface du sol recouvert par celles-ci, obtenu par mesures indirectes qui consiste à comptabiliser le nombre de feuilles de l'année (litière fraîche) récoltées à l'aide d'une aiguille, utilisée perpendiculairement au sol, chaque mesure étant répétée 300 fois.

Évapotranspiration potentielle du couvert et transpiration d'individus « sains » et d'individus « nécrosés »: les formules de Penman (1948) et de Monteith (1965) ont été utilisées pour estimer l'évapotranspiration potentielle (E_p) et l'évapotranspiration réelle du couvert (E_a). Nous avons utilisé les données météorologiques de la station installée à environ cinq kilomètres des peuplements étudiés (photo 2a et 2b).

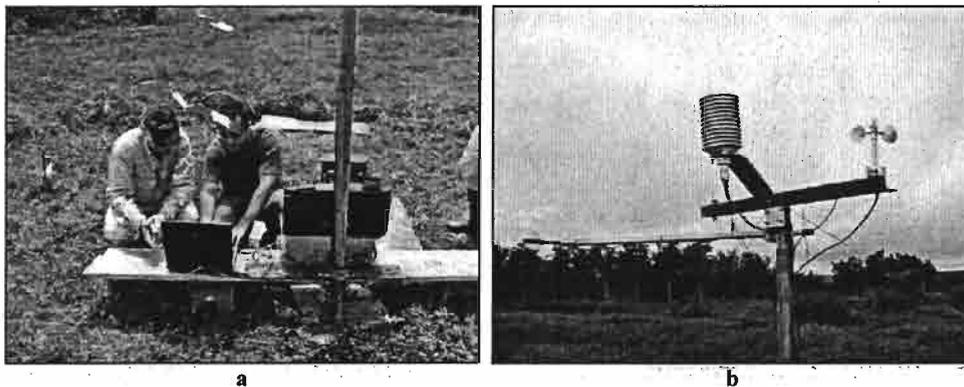


Photo 2ab. Station météorologique du site d'étude (mesures à 2 m au-dessus de la surface du sol: capteur de photons (Licor Quantum Sensors®), humidité relative de l'air et température moyenne de l'air (sonde Vaisala, HMP35AC®), vitesse du vent (anémomètre Vector®), rayonnement global (pyranomètre Li-200SZ®) et rayonnement net (bilan mètre REBS/Q-7®); température moyenne du sol à 0,05 m et 0,15 m (sonde 107®); les mesures sont stockées sur une centrale d'acquisition de données de type Micrologger CR10 X®. Meteorological data issued from the meteorological station located about 5 km from (2 m above the savannah's soil surface): Photosynthetically Active Radiation (PAR) (quantum sensor; Li-cor®, NE, USA), air humidity, mean air temperature (R.H. probe, Vaisala HMP35AC®, Helsinki, Finland), wind speed (anemometer A100R, Vector Instruments®, Rhyl, UK), global radiation (pyranometer Li-200SZ, Li-cor®, NE, USA) and net radiation (net radiometer REBS/Q-7, Campbell®, Logan, USA); soil temperatures (at 0.05 m and 0.15 depth; 107 probes, Campbell®, UK) were recorded on a CR10 X Datalogger (Campbell®, Logan, USA)

Les valeurs de l'évapotranspiration potentielle et réelle ont été calculées chaque vingt minute, puis cumulées sur les durées correspondant aux intervalles de mesures des potentiels et des résistances.

$$E_p = (\Delta R_n / \lambda + \gamma E_0) / (\Delta + \gamma) \text{ [mm jour}^{-1}\text{]} \quad (1)$$

Pour estimer l'évapotranspiration réelle du couvert, nous avons utilisé la formule de Penman - Monteith, soit:

$$E_a = E_p / (1 + (\gamma / (\Delta + \gamma))) (r_{s(\text{moy})} / LAI_{P20} r_a) \quad [\text{mm jour}^{-1}] \quad (2)$$

Avec : $r_{s(\text{moy})}$ - résistance stomatique moyenne d'une feuille (valeurs mesurées), en s cm^{-1} ; LAI_{P20} - indice foliaire du couvert (valeurs mesurées); $LAI=3,24$; r_a - résistance aérodynamique du couvert, en s cm^{-1} (Monteith, 1965):

$$r_a = \left(1 / (k^2 u_{2M}) \right) (\ln(z-d)/z_0)^2 \quad [\text{s cm}^{-1}] \quad (3)$$

Avec: r_a - résistance aérodynamique, en s cm^{-1} ; k - constante de von Karman (0,39); u_{2M} -vitesse du vent mesurée à 2 mètres de la surface du sol, en m s^{-1} ; z - niveau considéré, en m; z_0 - longueur de rugosité, en m; d - hauteur du déplacement, en m (Thom, 1972).

$$d = 0,75 h \quad [\text{m}] \quad (4)$$

$$z_0 = 0,1 h \quad [\text{m}] \quad (5)$$

avec : h - hauteur du peuplement, en m.

$$Tr = \sum Tr_{(i)} * S_{(i)} / N / 3 \quad [\text{dm}^3 \text{heure}^{-1} \text{arbre}^{-1}] \quad (6)$$

avec:

$$Tr_{(i)} = E_p / (1 + (\gamma / (\Delta + \gamma))) (r_{s(\text{moy})(i)} / LAI_{P20} r_a) \quad [\text{mm jour}^{-1}] \quad (7)$$

et

$$S_{(i)} = SP20 / NP20 \text{ donc pour } S_{P20} = 30,03 \quad [\text{m}^2 \text{arbre}^{-1}] \quad (8)$$

Avec: $Tr_{(i)}$ - transpiration d'individu (i) au sein d'une placette P20, mm jour^{-1} ; $r_{s(\text{moy})(i)}$ - résistance stomatique moyenne d'une feuille d'individu (i), en s cm^{-1} ; $S_{(i)}$ - surface du sol occupée par un individu (i) au sein d'une placette P20, en m^2 ; S_{P20} - surface de la placette P20 ($P20 = 25,7 \text{ ha}$), en hectares; $NP20$ - nombre d'arbres présents sur la placette P20 ($A_{P20} = 8558 \text{ arbres}$); 3 - nombre des scrutations par heure (3 x 20 minutes); i - appellation des individus, individus «sains» (S17, S16, S18) et individus «nécrosés» (N1, N2, N3).

Conductivité hydraulique des troncs - absorption racinaire: conductivité hydraulique des troncs il s'agit du flux de sève transitant par un segment de tronc par unité de temps et par unité de gradient de potentiel (sans spécifier le diamètre du tronc) (Cruiziat et Tyree, 1990), à savoir:

$$k_h = Tr / (\Delta \Psi / l) \quad [\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O s}^{-1} \text{bars}^{-1} \text{arbre}^{-1}] \quad (9)$$

Avec: k_h - conductivité hydraulique, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O s}^{-1} \text{bars}^{-1} \text{arbre}^{-1}$; Tr - transpiration, en cm^3 ; $\Delta \Psi$ - différence de potentiel entre deux points de mesure de potentiel, en bars; l - longueur du segment de tronc, en cm.

Dans nos conditions expérimentales les quantités d'eau transpirées (Tr) quotidiennement par l'hévéa sont celles absorbées par les racines (Abs), le flux d'eau à travers l'hévéa pouvant être considéré comme conservatif (Philip, 1966), soit: $Abs \approx Tr$.

Par simplification, nous réduisons l'hévéa à trois compartiments: le compartiment «feuilles», le compartiment «tronc» qui est le greffon, le compartiment «racines» qui est le porte-greffe; la jonction de greffage délimite physiquement deux portions du tronc réel mais dans notre schéma de compartiments, elle délimite le compartiment «racines» et du compartiment «tronc»:

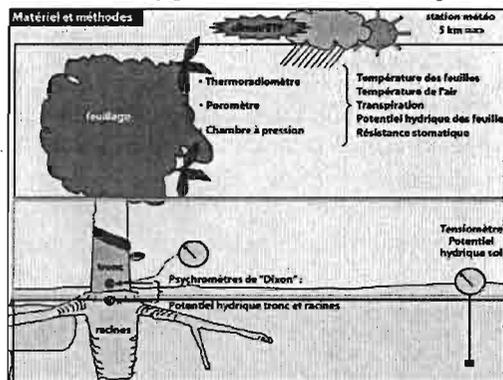
$$\begin{aligned} Abs &= (\Psi_{sol} - \Psi_{racines}) / r_{sol-racines} \\ &= (\Psi_{racines} - \Psi_{tronc}) / r_{racines-tronc} \\ &= (\Psi_{tronc} - \Psi_{feuilles}) / r_{tronc-feuilles} = Tr(i) \end{aligned} \quad (10)$$

Ainsi: Abs - absorption racinaire, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O arbre}^{-1} \text{s}^{-1}$; Ψ_{sol} - potentiel hydrique du sol, en bars; $\Psi_{racines}$ - potentiel hydrique des racines (porte greffe), en bars; Ψ_{tronc} - potentiel hydrique du tronc (greffon), en bars; $\Psi_{feuilles}$ - potentiel hydrique des feuilles, en bars; Tr - transpiration en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O arbre}^{-1} \text{s}^{-1}$; $r_{sol-racines}$ - résistance au passage de l'eau du sol aux racines, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O s}^{-1} \text{bars}^{-1}$; $r_{racines-tronc}$ - résistance au passage de l'eau des racines (porte greffe) au tronc (greffon) à travers la jonction de greffage, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O arbre}^{-1} \text{s}^{-1} \text{bars}^{-1}$; $r_{tronc-feuilles}$ - résistance au passage de l'eau à travers du bas du tronc (greffon) aux feuilles, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O arbre}^{-1} \text{s}^{-1} \text{bars}^{-1}$.

3. DISPOSITIF EXPÉRIMENTAL (TABLEAU 1)

Les poromètres permettent de mesurer les échanges gazeux entre la feuille et l'atmosphère (photos 3a, 3b et 3c). Ces flux sont proportionnels à la surface de l'objet, aux gradients de concentration du gaz entre l'intérieur et l'extérieur de la feuille, à la conductivité (=1/résistance) de l'objet.

Tableau 1. Matériels et méthodes utilisés lors de missions en Cote d'Ivoire en 2004. Sampling and measurement technique used on the study plot in Cote d'Ivoire during 2004 (Nizinski et al., 2009)



Dans les systèmes ouverts, un flux d'air constant et de concentration en vapeur d'eau connue entre dans la chambre où se situe la feuille, la concentration en vapeur d'eau sortante est ensuite mesurée. Il est alors possible de calculer la transpiration et la résistance stomatique. Les mesures ont été faites entre 10h30 et 15h30 car, compte du type d'appareil utilisé (poromètre AP4, Delta-T-Devices®), l'humidité relative de l'air, très élevée (plus de 80 %), a empêché toute mesure avant 10h30 et après 15h30. Cette humidité relative se maintenant élevée au cours de la journée (de 70 à 80 %), nos mesures de résistance stomatique approchent la résistance stomatique minimale.

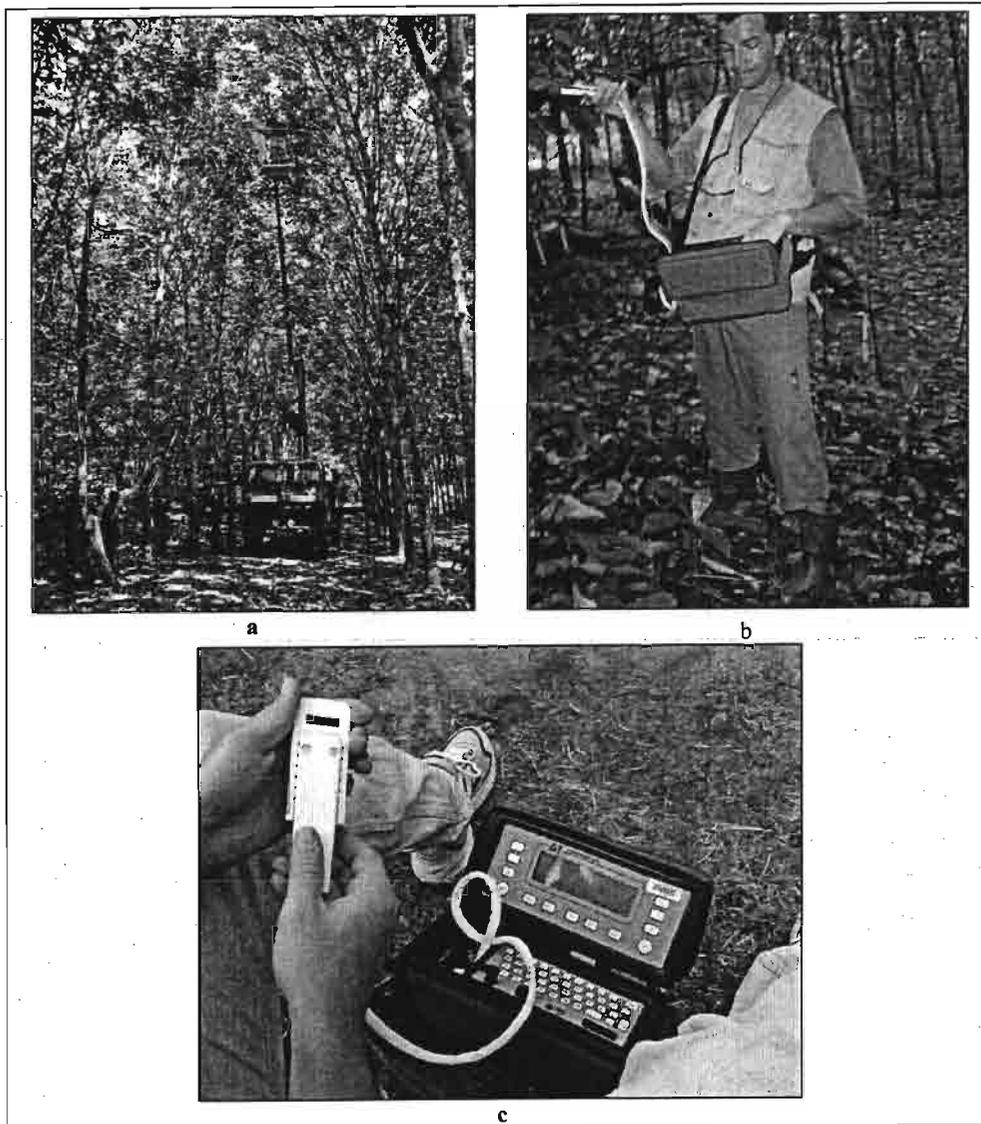


Photo 3abc. Mesures de la résistance stomatique ($r_{\text{stomatique}}$, en s cm^{-1}) avec un poromètre de type AP4, Delta-T-Devices®. Measurement of the stomatal resistance (r_{stomatal} , s cm^{-1}), with a AP4 Delta-T-Devices® porometer

Tableau 2. *Caractéristiques morphologiques du peuplement de la station d'étude P20.*
Morphological characteristics of the rubber tree plantation of the study plot P20.
(Nizinski et al., 2009)

Date de plantation	1996
Clone	PB-260
Ecartement (en mètre)	6 x 4,0
Hauteur moyenne des arbres (m)	15,0
Surface de la placette (hectare)	25,70
Nombre d'arbres	8558
Nombre d'arbres (arbres ha ⁻¹)	333
Surface du sol occupée par un arbre (m ²)	30,03
Circonférence à 1,3 m du sol (cm)	59,57
Diamètre du tronc à 1,3 m du sol (cm)	18,96
Surface terrière m ² ha ⁻¹	10,00
Indice foliaire (LAI, m ² m ⁻²)	3,24

Le radio thermomètre (photo 4): la réduction de transpiration d'une feuille due à un accroissement de la résistance stomatique, diminue le flux de chaleur latente d'évaporation et augmente le flux de chaleur sensible, avec accroissement de la température.



Photo 4. Mesure de la température des feuilles à l'aide d'un thermo radiomètre (T_{feuilles} , en °C) de type DTMX de Raytek®. Measurement of the leaf and air temperature with DTMX de Raytek® radio thermometer (measurement error ± 0.3 °C).

La température d'une feuille dépend de l'état hydrique du couvert végétal, des conditions microclimatiques, des conditions de plantation, des conditions de mesure, de l'âge de la feuille, de son éclaircissement, de ses conditions de croissance, de sa localisation sur la branche. Nous avons adopté un échantillonnage prenant en compte cette variabilité. Nous avons mesuré à l'aide d'un radio thermomètre DTMX de Raytek® la température de dix feuilles de chacun des individus étudiés. Les mesures ont été effectuées sur la partie supérieure de la feuille à une distance d'environ 0,3 m. De façon synchrone la température de l'air environnant les feuilles a été mesurée avec un thermocouple couplé au radio thermomètre. Les mesures débutaient le matin après évaporation de l'eau de rosée présente sur la feuille et s'achevaient au coucher du soleil. Nous n'avons pas eu de période de pluie.

La chambre à pression (photos 5a et 5b): La feuille est séparée de la branche au moyen d'une lame de rasoir, à la base du pétiole et introduite dans la chambre à pression. Celle ci mesure la pression hydrostatique négative dans le pétiole de la feuille à partir de l'équilibre entre la pression hydrique de la feuille et la pression de l'air de la chambre (Ritchie et Hinckley, 1975), équilibre qui se

manifeste pour l'observateur par l'apparition de la sève sur la coupure du pétiole, observée à la loupe. Nous avons utilisé la chambre à pression mise au point par la S^le PMS Instrument® ; cette chambre est portable et alimentée par une bouteille d'azote (précision des mesures $\pm 0,5$ bars).



Photo 5ab. Mesure du potentiel foliaire (Ψ_{feuilles} , en bars) avec une chambre à pression PMS®. Measurement of the leaf water potential with a PMS® pressure chamber

Le micro-psychromètre (photos 6a, 6b et 6c): mesure le potentiel du xylème (micro-psychromètre Stem Psychrometer, Plant Water Status®) (Dixon, 2004). Il est relié à un microvoltmètre à point de rosée Wescor HR-33T® (Nizinski et al., 2010). Deux cellules sont appliquées au niveau du tronc à deux hauteurs dans le but d'estimer la résistance au transfert de la sève. Principe: l'appareil utilise le principe du refroidissement par effet Peltier. La mesure s'effectue en trois temps: (1^{er}) mesure de la température de l'air ambiant; (2^{ème}) refroidissement par effet Peltier de l'air emprisonné dans les deux cellules jusqu'au point de condensation, puis détermination de la quantité de vapeur d'eau du volume d'air des deux cellules; (3^{ème}) mesure de la force électromotrice (f.e.m) générée par l'évaporation de la goutte d'eau issue de la condensation. Le passage de la valeur de la force électromotrice à la valeur de potentiel se fait par une courbe-étalon d'équation: $f.e.m. = a \Psi + b$ (Ψ_{racines} ou Ψ_{tronc}).

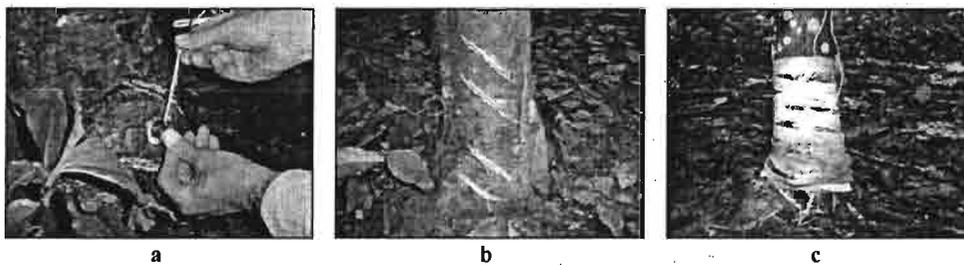


Photo 6abc. Mesure du potentiel hydrique du xylème (Ψ_{racines} et Ψ_{tronc} , en bars) avec micro-psychromètre Stem Psychrometer, Plant Water Status®. Setting of the micro-psychrometer of Dixon-Tyree® into level of the grafting junction for measurements of xylem water potential (Ψ_{stem} and Ψ_{root} ; bars) (Nizinski et al., 2010)

Le tensiomètre (photos 7a et 7b): mesure le potentiel hydrique du sol. La mesure consiste à placer une bougie poreuse saturée en 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 avec chute de pression hydrostatique dans le circuit hydraulique mesurée par le manomètre. Les bougies poreuses sont placées dans le sol dans l'environnement proche des individus sains et nécrosés. Les mesures sont effectuées à des pas de temps identiques, pour tous les jours de prises de données, pour la profondeur 40-60 cm.

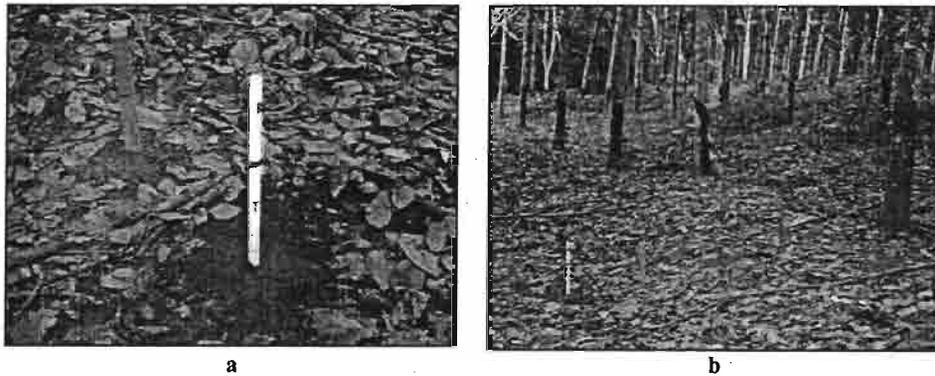


Photo 7ab. Mesures du potentiel hydrique du sol (Ψ_{sol} , en bars) avec un tensiomètre de type SMS 2500 - SDEC®. Measurement of the soil-water potential with a SMS 2500, SDEC® tensiometers.

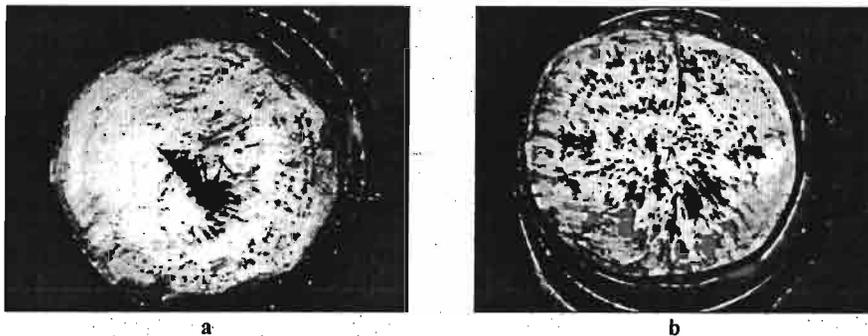


Photo 8. Surface supérieure d'un billot prélevé au niveau de la jonction de greffage sur le tronc mis dans un bain de Phoxine B®: (a) d'un individu « nécrosé » et (b) d'un individu « sain ». Upper surface of a block of wood taken on the stem at the level of the grafting junction put in a bath of Phoxine B®: (a) of a « healthy » tree and (b) of a « necrotic » tree.

REMERCIEMENTS :

Ce programme a été financé par Institut Français du Caoutchouc (MICHELIN-SIPH-SOCFINCO). Nous remercions la Direction Générale de la SAPH et le personnel de la plantation de Bongo (Côte d'Ivoire) et nos collègues André Clément-Demange (CIRAD-CP Hévéa), Daniel Nandris, Frédéric Pellegrin et Hervé Chrestin (Institut de Recherche en Développement, Montpellier) de leur aide sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- Cruiziat P., Tyree M., (1990), *La montée de la sève dans les arbres*. La Recherche, 21, 406-414.
- Dixon M., (2004), *Temperature corrected stem hygrometer. Instruction Manual, Plant Water Status Instruments, Inc., Guelph*, 14 p.
- Kramer P.J.; Kozlowski T.T., (1979), *Physiology of woody plants*, Academic Press, London, 811 pp.
- Landsberg J.J., Gower S.T., (1997), *Applications of physiological ecology to forest management*. Academic Press, London, 354 p.
- Monteith J.L., (1965), *Evaporation and environment. The state and movement of water in living organisms*. Symosia of the Soc. Exp. Biol., New York, Academic Press, 19, 205-234.
- Monteith J.L. et Unsworth M.H., (1990), *Principles of environmental physics. 2nd édition*, Edward Arnold, London, 291 p.
- Monteny B.A., (1987), *Contribution à l'étude des interactions végétation - atmosphère en milieu tropical humide. Importance du rôle du système forestier dans le recyclage des eaux de pluies*. Thèse d'Etat, Université de Paris - Sud, Orsay, 170 p.
- Nandris D., Chrestin H., Pellegrin F., Moreau R., (2004), *Rapport de synthèse de 1999 à 2004 sur la Nécrose de l'écorce de l'hévéa*. Convention de recherche « NEH » entre l'IRD & IFC-Michelin-SIPH-SOCFINCO, Montpellier, 150 p.
- Nizinski J.J., Dingkuhn M., Clement-Demange A., Fabre D., Clement-Vidal A., Sainte-Beuve J., (2005), *Analyse écophysiological de l'eau chez Hevea brasiliensis d'individus sains et d'individus atteints de nécrose corticale dans des plantations en Côte d'Ivoire, Rapport d'expertise n°CP-SIC1812*, CIRAD, Montpellier, 30 p.
- Nizinski J.J., Galat-Luong A. et Galat G., (2009), *Aspects bioclimatiques de nécrose corticale de l'hévéa*. Geographia Technica, numéro spécial, 355-360.
- Nizinski J.J., Galat-Luong A., Galat G. et Lhomme J.P., (2010), *L'intérêt de l'utilisation in situ des sondes psychrométriques de Dixon-Tyree: cas d'une plantation d'hévéa en Côte d'Ivoire*. Climatologie, 7, 109-121.
- Penman H.L., (1948), *Natural evaporation from open water, balance bare soil, and grass*. Proceedings of the Royal Society, London, Series A 193, 120-145.
- Philip J.R., (1966), *Plant water relations: some physical aspects*. Annual Review of Plant Physiology, 28, 71-88.
- Ritchie G.A., Hinckley T.M., (1975), *The pressure chamber as an instrument for ecological research*. Advances in Ecological Research, 9, 165-254.
- Thom A.S., (1972), *Momentum, mass and heat exchange of vegetation*. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 98, 124-134.

8. ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE DES TRONCS D'HEVEA: CAS D'UNE PLANTATION EN COTE D'IVOIRE. (II) Résultats et Discussion (Nizinski et al., 2012b⁸)

⁸ Nizinski J.J., Galat-Luong A. & Galat G., 2012b. Etude de la conductivité hydraulique des troncs d'hévéa: cas d'une plantation en Côte d'Ivoire. (II) Résultats et Discussion. *Geographia Technica*, vol. 13, n°2, 59-67

**ETUDE DE LA CONDUCTIVITE HYDRAULIQUE DES TRONCS
D'HEVEA : CAS D'UNE PLANTATION EN COTE D'IVOIRE.
(II) RESULTATS ET DISCUSSION**

Jerzy J. NIZINSKI¹, Gérard GALAT², Anh GALAT-LUONG²

RÉSUMÉ:

La nécrose de l'écorce de l'hévéa est une affection du tronc, s'exprimant par une altération des tissus corticaux au niveau desquels se situent les tissus conducteurs de latex. Nous avons étudié les transferts hydriques dans des plantations en Côte d'Ivoire (mai et septembre 2004) dans une futaie d'hévéas (clone PB-260) plantée en janvier 1996, sur des individus «sains» et sur des individus «nécrosés». Les mesures de potentiel hydrique nous permettent d'apprécier les résistances le long du continuum racines – tronc – feuilles: les résistances au passage de l'eau entre le tronc et les feuilles sont les mêmes pour les individus «sains» et les individus «nécrosés»; les résistances au passage de l'eau entre les racines et le tronc différencient en revanche radicalement les deux types d'individus au niveau de la jonction de greffage; la résistance est exceptionnellement élevée pour les individus «nécrosés». Les résultats semblent montrer une différence de fonctionnement dans la régulation du flux transpiratoire entre individus «sains» et individus «nécrosés». Les mesures ont été ici faites en conditions de disponibilité en eau optimales, il faudrait poursuivre ces mesures en conditions de stress hydrique pour la plante, on pourrait alors avoir des résultats plus contrastés.

Mots-clés: Hevea brasiliensis, clone PB-260, Côte d'Ivoire, nécrose corticale, transpiration, conductivité hydraulique du tronc.

ASBTRACT:

The necrosis of the rubber tree is an affection of the stem, being expressed by a deterioration of the cortical tissues on the level of which are located the conducting latex tissues. We studied the water relations in a mature rubber tree plantation (clone PB 260; planted in January 1996), in Côte d'Ivoire (May and September 2004), on «healthy» and on «necrosed» trees: mean height 15.0 m; mean circumference at 1.3 m level 59.6 cm; stand density 333 trees ha⁻¹; leaf area index 3.2; rooting depths 4 m; field capacity, R_{FC} = 412 mm; permanent wilting point, R_{WP} = 225 mm; available water content, R_{AW} = 187 mm. Measurements of water potential allow us to appreciate resistances along the continuum roots - trunk - leaves: the resistances between the trunk and the leaves are identical for «healthy» trees (0.3±0.1 cm³ H₂O s⁻¹ bars⁻¹) and «necrosed» trees (0.2±0.1 cm³ H₂O s⁻¹ bars⁻¹); on the other hand, concerning the resistances between the roots and the trunk the two types of trees differentiate radically: 0.2±0.1 cm³ H₂O s⁻¹ bars⁻¹ for «healthy» trees and 1.1±0.3 cm³ H₂O s⁻¹ bars⁻¹ for «necrosed» trees, it is thus on the level of the junction of grafting that resistance is exceptionally high for «necrosed» trees. The results seem to show a difference in functioning between «healthy» and «necrosed» trees in the regulation of transpiration flux. Measurements were made here in optimum conditions for water availability; these measurements would have to be continued in conditions of water shortage for the plant, we could then provide more contrasting results.

Key-words: Hevea brasiliensis, clone PB 260, Côte d'Ivoire, bark necrosis, transpiration, hydraulic conductance of a stem.

¹ I.R.D., UMR 211 «BIOEMCO», Centre IRD d'Orléans, Orléans, France, georges.nizinski@ird.fr.

² Institut de Recherche pour le Développement, UR 060 « CLIFA », Montpellier, France.

1. RÉSULTATS ET DISCUSSION

1.1. Paramétrisation du sol et du couvert végétal

Pour comparer nos mesures à celles d'autres travaux, nous avons paramétré la station d'étude, ces paramètres intervenant dans les modèles mathématiques d'estimation de la transpiration des individus « sains » et « nécrosés », à savoir: le nombre d'arbres par hectare, la circonférence des arbres, la surface terrière des placettes d'études, l'indice foliaire, la hauteur moyenne du peuplement, présentés dans le **Tableau 1 (Fig. 1)** et comparables aux paramètres obtenus par *Montery (1987)*.

Tableau 1. Caractéristiques morphologiques du peuplement de la station d'étude P20. (Nizinski et al., 2009)

Date de plantation	1996
Clone	PB-260
Ecartement (en mètre)	6 x 4,0
Hauteur moyenne des arbres (m)	15,0
Surface de la placette (hectare)	25,70
Nombre d'arbres	8558
Nombre d'arbres (arbres ha ⁻¹)	333
Surface du sol occupée par un arbre (m ²)	30,03
Circonférence à 1,3 m du sol (cm)	59,57
Diamètre du tronc à 1,3 m du sol (cm)	18,96
Surface terrière m ² ha ⁻¹	10,00
Indice foliaire (LAI, m ² m ⁻²)	3,24

Les profils d'humidité et de potentiel hydrique du sol ont été établis chaque jour de mesure sur une profondeur de 1,2 m, profondeur correspondant à la quasi-totalité du système racinaire de l'hévéa, qui peut atteindre 4 m. Ces profils ont été établis respectivement pour les individus « sains » et les individus « nécrosés »: ces profils sont identiques, la réserve utile en eau du sol pour les deux types d'individus est donc la même. Pour l'ensemble de la zone racinaire les teneurs en eau ont toujours été proches de la capacité au champ, $R_{CC} = 412$ mm, soit un potentiel hydrique du sol de $\Psi_{sol} = -0,1$ bars (**Tableau 1**) et sont comparable aux valeurs mentionnées par *Montery (1987)* concernant des sols ferrallitiques apparentés aux nôtres, formés sur sable, à Oursou, Côte d'Ivoire et plantés d'hévéas.



Fig. 1 Vue générale de la placette d'étude – P20: futaie d'hévéas (clone PB-260) plantée en janvier 1996 à l'état de plantules issues de boutures, plantules d'environ 0,3 m de hauteur, plantées en rangs orientés nord-sud avec un écartement de 4 m entre deux individus d'une même ligne et un écartement de 6 m entre deux lignes, avec comme paramètres: hauteur moyenne de 15 m; circonférence moyenne de 59,6 cm; densité de 333 arbres ha⁻¹; surface terrière de 10 m² ha⁻¹; volume de bois de 79,3 m³ ha⁻¹; indice foliaire de 3,2; zone racinaire de 4 m.

Tableau 2. Résultats des mesures

a) Résultats de mai 2004						b) Résultats de septembre 2004				
	grandeurs mesurées	2 individus sains	3 individus nécrosés	différence	significatif	grandeurs mesurées	5 individus sains	5 individus nécrosés	différence	significatif
	T_f (°C)	27,9	28,0	0,1	NS	T_f (°C)	26,6	26,5	0,1	NS
	T_{air} (°C)	27,1	27,1	0,0	NS	T_{air} (°C)	26,0	26,0	0,0	NS
	r_f (s cm ⁻¹)	1,2	1,8	0,6	S	r_f (s cm ⁻¹)	1,6 ± 0,49	2,8 ± 0,53	1,6	S
	Ψ_f base (bars)	-3,2	-3,6	0,4	NS	Ψ_f base (bars)	-3,8	-3,4	0,4	NS
	Ψ_f moy jour	-6,0 ± 0,91	-8,6 ± 1,40	2,6	S	Ψ_f moy jour	-6,1 ± 1,04	-7,4 ± 1,35	1,3	S
	Ψ_f base (bars)	-4,1	-4,1	0,0	NS	Ψ_f base (bars)	-4,0	-4,0	0,0	NS
	Ψ_f moy jour	-4,6 ± 0,87	-5,6 ± 1,32	1,0	S	Ψ_f moy jour	-5,6 ± 1,09	-7,2 ± 0,97	1,2	S
	Ψ_f base (bars)	-4,1	-4,1	0,0	NS	Ψ_f base (bars)	-4,4	-4,0	0,4	NS
	Ψ_f moy jour	-3,9	-4,2	1,0	NS	Ψ_f moy jour	-4,9 ± 0,09	-5,2 ± 1,10	0,3	NS
	Ψ_{sol} (bars)	-0,1	-0,1	0,0	NS	Ψ_{sol} (bars)	-0,1	-0,1	0,0	NS

Pour chaque feuille, nous avons une cinétique de la température de la feuille (T_f), de l'air et de la différence de température entre la feuille et l'air. Nous avons obtenu respectivement pour les individus « sains » et les individus « nécrosés » en mai $T_f = 27,9$ et $28,0$ °C ($T_a = 26,0$ °C) et en septembre $T_f = 27,9$ et $28,0$ °C ($T_a = 27,1$ °C), soit en mai une température des individus « sains » inférieure de $0,1$ °C à celle des individus « nécrosés » et

en septembre une température des individus « sains » supérieure de 0,1 °C à celle des individus « nécrosés » (Tableaux 2 a, b) du couvert d'hévéas. Les mesures ont été faites en saison des pluies, avec une couverture nuageuse maximale et une température minimale. Cette différence de température est inférieure à la précision de l'appareil (différence minimale de 0,3 °C). On ne peut donc pas conclure à une différence de température de surface entre les deux types d'individus.

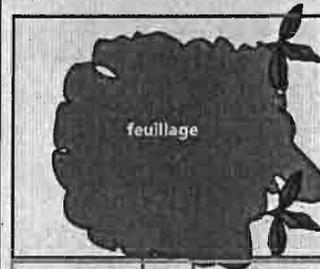
1.2. Flux de vapeur d'eau, potentiels et résistances dans le système sol – plante – atmosphère

Evapotranspiration potentielle du couvert et transpiration des individus « sains » et des individus « nécrosés »: les caractéristiques morphologiques du peuplement étant les mêmes pour les deux types d'individus, l'évapotranspiration potentielle est la même pour tout le peuplement, elle représente l'énergie maximale pouvant être dissipée sous forme de chaleur de vaporisation de l'eau. L'évapotranspiration potentielle, moyenne journalière du couvert d'hévéas sur 18 jours, du 5 au 13 mai et du 7 au 25 septembre 2004, issue de l'équation de Penman (1948) est de 3,6 mm jour⁻¹, valeur comparable à celle mentionnée par Monteny (1987) pour la même région (3,5 mm jour⁻¹). L'évapotranspiration potentielle suit les variations de rayonnement au-dessus du couvert. Pour une parcelle bien irriguée et dense, le flux de chaleur sensible sera quasiment nul, l'énergie reçue à la surface du sol est utilisée dans le flux de chaleur latente de vaporisation de l'eau. Le maximum d'évapotranspiration potentielle se situe entre 12h et 15h avec des valeurs comprises entre 13,5 et 15,6 dm³ arbre⁻¹ heure⁻¹, quand le rayonnement est le plus important, la température de l'air la plus forte (jusqu'à 37°C), le déficit de saturation de l'air maximal et l'humidité relative minimale (63%).

Les valeurs maximales de transpiration sont obtenues vers 14h. La transpiration moyenne maximale pour les individus « sains » est respectivement de $T_r = 12,5$; 12,0 et 11,5 dm³ H₂O arbre⁻¹ heure⁻¹, soit une moyenne de $T_r = 12,1$ dm³ H₂O arbre⁻¹ heure⁻¹. L'écart relatif entre individus est de 16 % avec une erreur standard de 0,6 pour un pas de temps d'une heure. La transpiration moyenne maximale pour les individus « nécrosés », est respectivement de $T_r = 10,3$; 9,0 et 11,8 dm³ H₂O arbre⁻¹ heure⁻¹, soit une moyenne de $T_r = 10,4$ dm³ H₂O arbre⁻¹ heure⁻¹. L'écart relatif entre individus est de 10,7 % avec une erreur standard de 0,6 pour un pas de temps d'une heure. La différence maximale à 14h entre individus « sains » et individus « nécrosés » est de $T_r = 1,7$ dm³ H₂O arbre⁻¹ heure⁻¹. La transpiration des individus « nécrosés » est plus faible que celle des individus « sains » à tous les pas de temps de prise de mesure (20 minutes, 1 heure, 1 jour) permettant de conclure qu'une contrainte hydrique est imposée à ces individus « nécrosés ». Nous avons représenté dans le Tableau 3, les moyennes sur dix-huit jours des transpirations instantanées: 1,9 (±0,11; individus « sains ») et 1,4 (±0,31; individus « nécrosés ») cm³ H₂O arbre⁻¹ s⁻¹, soit une transpiration des individus « nécrosés » inférieure de 30 % à celle des individus « sains » ($T_r = 0,5$ cm³ H₂O arbre⁻¹ s⁻¹) (Tableau 3). La transpiration moyenne journalière a été respectivement pour les individus « sains » et les individus « nécrosés » de 2,7 mm jour et 2,3 mm jour ($T_r = 17,5$ et 13,5 dm³ arbre⁻¹ jour⁻¹).

Potentiels et résistances au flux de sève des individus « sains » et des individus « nécrosés »: on a choisi, les 12 mai et 19 septembre, des individus « sains » et des individus « nécrosés », proches les uns des autres, pour le suivi des cinétiques journalières de la résistance stomatique, du potentiel foliaire, du potentiel du xylème - tronc, du potentiel du xylème - racines et des potentiels de base correspondants, les résultats figurent dans les Tableaux 2a et 2b.

Tableau 3. Les moyennes sur dix-huit jours des transpirations instantanées

Résultats de mai et septembre	grandeurs mesurées	6 individus sains	6 individus nécrosés	différence	significatif
 feuillage	Transpiration en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O s}^{-1}$	1,9±0,11	1,4 ±0,31	0,5	S
	Conductance du tronc aux feuilles, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O s}^{-1} \text{bars}^{-1}$	0,3 ±0,17	0,2 ±0,18	0,1	NS
 tronc	Conductance des racines aux feuilles, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O s}^{-1} \text{bars}^{-1}$	0,6 ±0,08	1,6 ±0,11	1,0	S
	Conductance des racines au tronc, en $\text{cm}^3 \text{H}_2\text{O s}^{-1} \text{bars}^{-1}$	0,2 ±0,06	1,1 ±0,31	0,9	S

Le potentiel hydrique de base rend compte de l'équilibre potentiel hydrique du sol - potentiel hydrique du compartiment mesuré (feuilles, tronc, racines) qui s'établit pendant la nuit, période sans transpiration; ce potentiel tend, sans nécessairement l'atteindre, vers le potentiel hydrique du sol, ici à la capacité au champ pendant les deux périodes de mesures. Les moyennes du potentiel foliaire de base, sont respectivement pour les individus « sains » et « nécrosés » $\Psi_{\text{feuilles}} = -3,2$ et $-3,6$ bars en mai, et $\Psi_{\text{feuilles}} = -3,8$ et $-3,4$ bars en septembre. La précision de l'appareil étant de $\pm 0,5$ bars, il n'existe pas de différence entre individus « sains » et individus « nécrosés ». Comme pour les feuilles, les moyennes du potentiel de base du xylème ne différencient pas les individus « sains » des individus « nécrosés », ces valeurs étant par ailleurs les mêmes pour le tronc et pour les racines et ce, en mai et en septembre: $-4,1 / -4,1$ bars.

Les moyennes journalières du potentiel foliaire (Tableaux 2a et 2b), sont respectivement, pour les individus « sains » et individus « nécrosés », $\Psi_{\text{feuilles}} = -6,0 (\pm 0,9)$ et $-8,6 (\pm 1,4)$ bars en mai, et $\Psi_{\text{feuilles}} = -6,1 (\pm 1,0)$ et $-7,4 (\pm 1,3)$ bars en septembre. Le potentiel foliaire des individus « nécrosés » est inférieur à celui des individus « sains » d'environ 2,0 bars. On comparera ces valeurs à celles mesurées, respectivement pour les individus « sains » et les individus « nécrosés », en Côte d'Ivoire (le 26 mars 2003): $\Psi_{\text{feuilles}} = -3,5$ et $-4,8$ bars; au Nigeria (le 1^{er} avril 2003) site n°1: $\Psi_{\text{feuilles}} = -4,7$ et $-5,4$ bars; site n°2: $\Psi_{\text{feuilles}} = -8,8$ et $-11,7$ bars; au Cameroun (le 7 avril 2003) site n°1: $\Psi_{\text{feuilles}} = -4,5$ et $-5,3$ bars; site n°2: $\Psi_{\text{feuilles}} = -9,1$ et $-10,4$ bars (Nandris et al., 2004).

Les moyennes journalières du potentiel du xylème (Tableaux 2a et 2b) sont respectivement, pour les individus « sains » et les individus « nécrosés »; 1°) pour les racines $\Psi_{\text{racines}} = -3,9$ bars et $-4,2$ bars en mai et $\Psi_{\text{racines}} = -4,9 (\pm 0,1)$ et $-5,2 (\pm 1,1)$ bars en septembre; 2°) pour les troncs $\Psi_{\text{tronc}} = -4,6 (\pm 0,9)$ et $-5,6 (\pm 1,3)$ bars en mai et $\Psi_{\text{tronc}} = -5,6 (\pm 1,1)$ et $-7,2 (\pm 1,0)$ bars en septembre. Le potentiel du xylème des individus « nécrosés » est inférieur à celui des individus « sains » d'environ 0,5 bars pour les racines et d'environ 1,5 bar pour les troncs.

Les mesures ont été faites en saison humide, dans des conditions de disponibilité en eau optimales, ainsi, les résistances stomatiques mesurées sont les résistances stomatiques minimales et sont, respectivement pour les individus « sains » et les individus « nécrosés » $r_{\text{stomatique}} = 1,2$ et $1,8 \text{ s cm}^{-1}$ en mai et $1,59 (\pm 0,5)$ et $2,8 (\pm 0,5) \text{ s cm}^{-1}$ en septembre (Fig. 2). Les résistances stomatiques minimales des individus « nécrosés » sont supérieures à celles des individus « sains » d'environ $1,0 \text{ s cm}^{-1}$, et sont associées à des potentiels foliaires et à des potentiels du xylème plus négatifs que chez individus « sains », et à une transpiration inférieure à celle des individus « sains » suggérant l'induction d'un stress hydrique pour les individus « nécrosés » (Fig. 3).

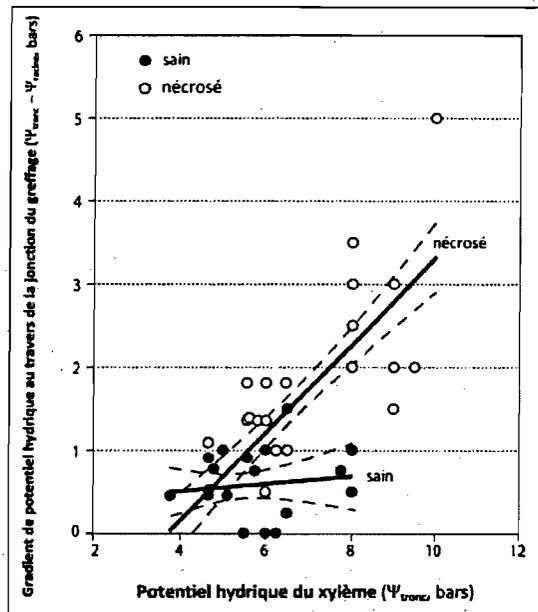


Fig. 2 Relation entre le gradient de potentiel hydrique au travers la jonction et le potentiel hydrique du tronc ($\Psi_{\text{racines}} - \Psi_{\text{tronc}}$) et potentiel hydrique moyen du xylème (Ψ_{tronc}) des individus « sains » et « nécrosés ».

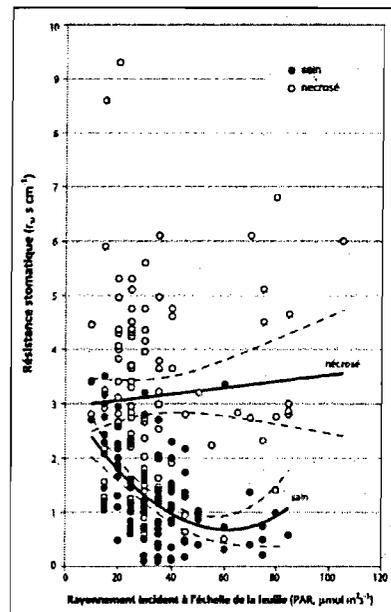


Fig. 3 Relation entre la résistance stomatique (r_s , s cm⁻¹) et le rayonnement incident (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) à l'échelle de la feuille.

Résistances au flux de sève: nous commencerons par rappeler les résultats des mesures faites au Ghana (Nizinski *et al.*, 2005) avec de la Phoxine B®: les premières taches apparaissent au bout de 20 secondes environ sur les individus « sains » et au bout d'une minute environ sur les individus « nécrosés », par ailleurs, la surface « tachée » des individus « sains » (Fig. 4b) est supérieure à celle des individus « nécrosés » (Fig. 4a). Le transfert de Phoxine B®, donc de sève brute, est qualitativement plus important et plus rapide chez les individus « sains » que chez les « nécrosés ». Nous avons utilisé l'analogie de la loi d'Ohm (Landsberg *et Gower*, 1996) dans l'analyse du flux de sève brute: supposant une continuité de flux entre racines et cavités sous-stomatiques, la transpiration d'une feuille est proportionnelle à la différence de potentiel entre le sol et la feuille, et inversement proportionnelle aux résistances existant sur le parcours sol - racines - tronc - cavités sous-stomatiques ($\Delta E = \Delta \Psi / R$). Les mesures de potentiels hydriques nous permettent d'apprécier les résistances le long du continuum racines - tronc - feuilles (Tableau 3): les

résistances (R) ou conductance (k_h) ($=1/\text{Résistance}$) au passage de l'eau entre le tronc et les feuilles sont les mêmes pour les individus « sains » ($k_h = 0,3 \pm 0,1 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$) et les individus « nécrosés » ($k_h = 0,2 \pm 0,1 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$); les conductances au passage de l'eau entre les racines et le tronc différencient en revanche radicalement les deux types d'individus: $k_h = 0,2 \pm 0,1 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$ pour les individus « sains » et $k_h = 1,1 \pm 0,3 \text{ cm}^3 \text{ H}_2\text{O s}^{-1} \text{ bars}^{-1}$ pour les individus « nécrosés », phénomène que l'on retrouve à partir de l'analyse de la conductance des racines aux feuilles (Tableau 3). C'est donc au niveau de la jonction de greffage que la conductance est exceptionnellement basse pour les individus « nécrosés », sachant par ailleurs que chez les ligneux, les conductances du xylème ne sont pas les plus limitantes pour la circulation de l'eau (résistances plus faibles qu'au niveau des feuilles). Ainsi cette résistance élevée au flux de sève au niveau de la jonction de greffage chez les individus « nécrosés » induit un stress hydrique chez ces individus: potentiel hydrique du xylème - tronc et potentiel hydrique foliaire plus négatifs que chez les individus « sains », transpiration plus faible que chez les individus « sains » (Fig. 3).

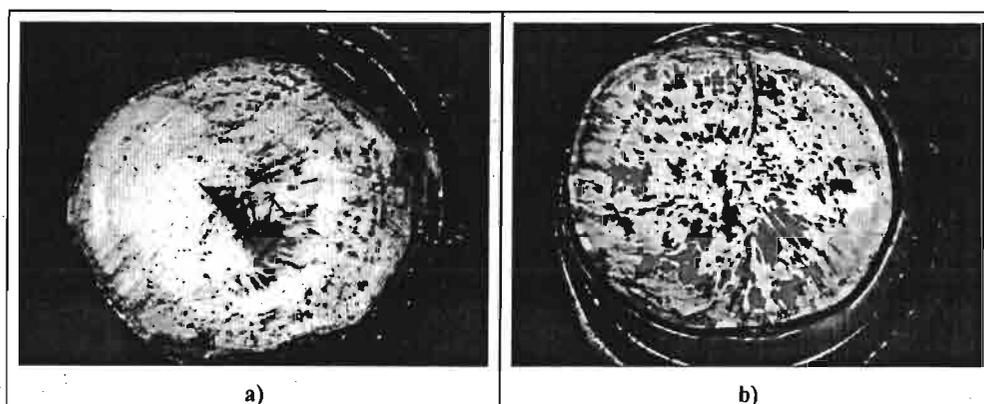


Fig. 4 Surface supérieure d'un billot prélevé au niveau de la jonction de greffage sur le tronc mis dans un bain de Phoxine B®: (a) d'un individu « nécrosé » et (b) d'un individu « sain ».

Les potentiels de base, des feuilles, du xylème du tronc et du xylème des racines, similaires pour les individus « sains » et les individus « nécrosés », s'expliquent par le choix de la saison de mesure: dans des conditions de disponibilité en eau optimales le rééquilibrage des potentiels sol - plante est ici optimal puisque, malgré une résistance élevée au passage de l'eau à travers la jonction de greffage chez les individus « nécrosés », la durée de la nuit est suffisante pour que le rééquilibrage des potentiels se fasse de la même façon pour les individus « sains » et les individus « nécrosés ».

2. CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Ces premiers résultats démontrent une différence de fonctionnement entre individus « sains » et individus « nécrosés » dans la régulation du flux transpiratoire. Les mesures ont été faites ici en conditions de disponibilité en eau optimales, il faudrait poursuivre ces mesures en conditions de stress hydrique pour la plante, en saison sèche en conditions naturelles et en conditions semi contrôlées en culture:

1^{er}) concernant les cinétiques des résistances foliaires, de la transpiration, des potentiels au cours d'une journée, on devrait par exemple obtenir au midi solaire des résistances stomatiques pour les individus « nécrosés » de très loin supérieures à celles des individus « sains » et des transpirations quasi nulles pour ces individus « nécrosés »;

2^{ème}) concernant les potentiels de base, le rééquilibrage entre le sol et la plante au cours d'une période longue de manque de disponibilité en eau, pourrait ne plus être complet chez les individus « nécrosés », on devrait voir les potentiels hydriques de base des individus « nécrosés » se différencier de ceux des individus « sains » et obtenir en fin de nuit des individus « nécrosés » présentant déjà un stress hydrique important, le rééquilibrage des potentiels étant un phénomène nécessitant une durée minimale compte tenu de la vitesse des phénomènes physiologiques en jeu;

3^{ème}) la conductivité hydraulique au niveau de la jonction de greffage, les potentiels et la transpiration pourraient être étudiée avec un pas de temps de mesure inférieur à une heure.

Le stress hydrique subit par les individus « nécrosés » 1^o) s'exprime au niveau du tronc et des feuilles (potentiels, résistances, transpiration), le problème serait alors d'origine mécanique (qualité du greffage - vascularisation anormale), mais 2^o) s'exprime aussi au niveau des racines (potentiel du xylème - racines des individus « nécrosés » plus négatif que celui des individus « sains »), le problème serait alors celui d'une pathologie avec agent extérieur se mettant en place au moment du greffage.

Cette étude pourrait se poursuivre par une étude du métabolisme du carbone: les individus « nécrosés » ayant, en conditions naturelles une résistance stomatique globalement supérieure à celle des individus « sains », devraient présenter, à capacité photosynthétique supposée égale à celle des individus « sains », une entrée nette de carbone inférieure à celle des individus « sains ». On peut penser que le compartiment en priorité affecté par ce manque de carbone est le latex.

Enfin, une origine génétique possible des différences existant entre individus « sains » et individus « nécrosés » devrait être étudiée.

REMERCIEMENTS:

Ce programme a été financé par Institut Français du Caoutchouc (MICHELIN-SIPH-SOCFINCO). Nous remercions la Direction Générale de la SAPH et le personnel de la plantation de Bongo (Côte d'Ivoire) et nos collègues André Clément- Demange (CIRAD-CP Hévéa), Daniel Nandris, Frédéric Pellegrin et Hervé Chrestin (Institut de Recherche en Développement, Montpellier) de leur aide sur le terrain.

BIBLIOGRAPHIE

- Cruziat P., Tyree M., (1990), *La montée de la sève dans les arbres*. La Recherche, 21, 406-414.
- Dixon M., (2004), *Temperature corrected stem hygrometer. Instruction Manual*, Plant Water Status Instruments, Inc., Guelph, 14 p.
- Kramer P.J., Kozlowski T.T., (1979), *Physiology of woody plants*, Academic Press, London, 811 pages.
- Landsberg J.J., Gower S.T., (1997), *Applications of physiological ecology to forest management*. Academic Press, London, 354 p.
- Monteith J.L., (1965), *Evaporation and environment. The state and movement of water in living organisms*. Symosia of the Soc. Exp. Biol., New York, Academic Press, 19, 205-234.

- Monteith J.L., Unsworth M.H., (1990), *Principles of environmental physics. 2nd édition*, Edward Arnold, London, 291 p.
- Monteny B.A., (1987), *Contribution à l'étude des interactions végétation - atmosphère en milieu tropical humide*. Importance du rôle du système forestier dans le recyclage des eaux de pluies. Thèse d'Etat, Université de Paris - Sud, Orsay, 170 p.
- Nandris D., Chrestin H., Pellegrin F., Moreau R., (2004), *Rapport de synthèse de 1999 à 2004 sur la Nécrose de l'écorce de l'hévéa*. Convention de recherche « NEH » entre l'IRD & IFC-Michelin-SIPH-SOCFINCO, Montpellier, 150 p.
- Nizinski J.J., Dingkuhn M., Clement-Demange A., Fabre D., Clementvidal A., Sainte-Beuve J., (2005), *Analyse écophysiological de l'eau chez Hevea brasiliensis d'individus sains et d'individus atteints de nécrose corticale dans des plantations en Côte d'Ivoire*, Rapport d'expertise n°CP-SIC1812, CIRAD, Montpellier, 30 p.
- Nizinski J.J., Galat-Luong A., Galat G., (2009), *Aspects bioclimatiques de nécrose corticale de l'hévéa*. Geographia Technica, numéro spécial, 355-360.
- Nizinski J.J., Galat-Luong A., Galat G., Lhomme J.P., (2010), *L'intérêt de l'utilisation in situ des sondes psychrométriques de Dixon-Tyree: cas d'une plantation d'hévéa en Côte d'Ivoire*. Climatologie, 7, 109-121.
- Penman H.L., (1948), *Natural evaporation from open water balance bare soil, and grass*. Proceedings of the Royal Society, London, Series A 193, 120-145.
- Philip J.R., (1966), *Plant water relations: some physical aspects*. Annual Review of Plant Physiology, 28, 71-88.
- Ritchie G.A., Hinckley T.M., (1975), *The pressure chamber as an instrument for ecological research*. Advances in Ecological Research, 9, 165-254.
- Thom A.S., (1972), *Momentum, mass and heat exchange of vegetation*. Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society, 98, 124-134.

1. Nizinski J.J., Montoroi J.-P., Silvera N. & Lointier M., 2013. Use of the Dixon-Tyree stems hygrometer in a rubber tree plantation. Note technique, *Agricultural and Forest Meteorology (sous presse)*
2. Nizinski J.J., Galat G. & Galat-Luong A., 2012a. Etude de la conductivité hydraulique des troncs d'hévéa: cas d'une plantation en Côte d'Ivoire. (I) Matériel et Méthodes. *Geographia Technica*, vol. 13, n°1, 61-71
3. Nizinski J.J., Galat-Luong A. & Galat G., 2012b. Etude de la conductivité hydraulique des troncs d'hévéa: cas d'une plantation en Côte d'Ivoire. (II) Résultats et Discussion. *Geographia Technica*, vol. 13, n°2, 59-67
4. Galat G., Galat-Luong A. & Nizinski J.J., 2011. Is Lord Derby's Eland, the world's largest antelope, able to adapt its diet if dryness? *Animal biology* vol. 61, 485-492
5. Nizinski J.J., Galat G. & Galat-Luong A., 2011. Bioclimatological analysis of the bark necrotic rubber tree in Côte d'Ivoire plantations. *Russian Agricultural Sciences*, n°37, vol. 1, 58-67
6. Nizinski J.J., Galat G. & Galat-Luong A., 2011. Water balance and sustainability of Eucalyptus plantations in the Kouilou basin (Congo-Brazzaville). *Russian Journal of Ecology - Ekologiya*, vol. 42, n°2 36-42
7. Nizinski J.J., Galat-Luong A., Galat G. & Lhomme J.P., 2010. L'intérêt de l'utilisation *in situ* des sondes psychrométriques de Dixon-Tyree: cas d'une plantation d'hévéa en Côte d'Ivoire. *Climatologie*, vol. 7, 108-121
8. Nizinski J.J., Galat-Luong A., Galat G., Dingkuhn M. & Fabre D., 2009. Evapotranspiration réelle et résistance du couvert d'une savane à *Loudetia arundinacea* (bassin du Kouilou, Congo-Brazzaville). *Climatologie*, vol. 6, 33-45
9. Nizinski J.J., Galat-Luong A. & Galat G., 2009. Aspects bioclimatiques de nécrose corticale de l'hévéa. *Geographia Technica*, 355-360
10. Galat G., Galat-Luong A. & Nizinski J.J., 2009. L'impact du changement climatique sur les variations des populations de grands vertébrés à leur extrême limite de répartition est-il fonction de leurs régimes alimentaires? *Geographia Technica*, 205-210
11. Galat-Luong A., Galat G. & Nizinski J.J., 2009. En extrême limite nord de répartition, le réchauffement climatique a conduit les chimpanzés à filtrer leur eau de boisson. *Geographia Technica*, 199-204
12. Galat G., Galat-Luong A. & Nizinski J.J., 2009. Increasing dryness and regression of the distribution area of the Northern most Western red colobus *Procolobus badius temminckii*. *Mammalia*, n° 73, 365-368
13. Nizinski J.J., Morand D., Loumeto J.-J., Galat-Luong A. & Galat G., 2008. Bilan hydrique comparé d'une savane et d'une plantation dans le bassin du Kouilou (Congo-Brazzaville). *Climatologie*, vol. 5, 99-112
14. Deans J.D., Edmunds W.M., Lindley D.K., Gaye C.B., Dreyfus B., Nizinski J.J., Neyra M. & Munro R.C., 2004. Nitrogen in interstitial waters in the Sahel: Pollutant or resource. *Plant and Soil*, 3, 1-16
15. Deans J.D., Diagne O., Nizinski J.J., Lindley D.K., Seck M., Ingleby K. & Munro R.C., 2002. Comparative growth, biomass production, nutrient use and soil amelioration by nitrogen-fixing tree species in semi-arid Senegal. *Forest Ecology and Management*, vol. 176, 253-264
16. Nizinski J.J., Loumeto J.J., Ayoma M.-B., Mabilia-N'goma A. & Nsemi R.N., 2002. Evapotranspiration réelle de la plantation d'Eucalyptus (bassin du Kouilou, Congo). *Annales de l'Université de Marien Ngouabi (Congo-Brazzaville)*, n° 3(1), 59-71
17. Nizinski J.J., Loumeto J.J., Ayoma M.-B., Mabilia-N'goma A. & Nsemi R.N., 2001. Durabilité de plantations d'Eucalyptus dans le bassin du Kouilou (Congo). *Le Flamboyant*, n° 54, 14-17
18. Laclau J.-P., Bouillet J.-P., Nizinski J.J. & Nzila J.-D., 1999. Etude de l'impact de la plantation d'Eucalyptus sur la fertilité des sols de savane autour de Pointe-Noire (Congo). *Le Flamboyant*, n° 39, 26-28
19. Nizinski J.J., Morand D. & Fournier Ch., 1994. Actual evapotranspiration of a thorn scrub with *Acacia tortilis* and *Balanites aegyptiaca* (North Senegal). *Agricultural and Forest Meteorology*, vol. 69, n°5, 93-111
20. Berger A., Fournier Ch., Nizinski J.J. & Grouzis M., 1993. Deux ans de suivi *in situ* de la contrainte hydrique sur *Acacia raddiana* et *Acacia senegal*. *Bois & Forêts des Tropiques*, vol. 238, n° 4, 21-34
21. Nizinski J.J., Morand D. & Fournier Ch., 1992. Le rôle du couvert ligneux sur le bilan hydrique d'une steppe (Nord du Sénégal). *Cahiers ORSTOM, série Pédologie*, vol. XXVII, n°2, 225-236
22. Dayau S., Valancogne Ch., Morand D. & Nizinski J.J., 1992. Note technique - Estimation du flux de sève du kiwi par bilan de chaleur en conditions semi-contrôlées. *Cahiers ORSTOM, série Pédologie*, vol. XXVII, n° 2, 375-381
23. Nizinski J.J. & Saugier B., 1989. Dynamique de l'eau sous chênaie (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) en forêt de Fontainebleau. *Annales des Sciences Forestières*, vol. 46, n° 2, 173-186
24. Nizinski J.J. & Saugier B., 1989. A model of transpiration and soil-water balance for a mature oak forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 47, 1-17
25. Nizinski J.J., Morand D. & Saugier B., 1989. Variation of stomatal resistance with leaf age in *Quercus petraea*: Effect on the soil-water balance of an oak forest. *Annales des Sciences Forestières*, vol. 46 suppl., 429s-432s
26. Nizinski J.J., Morand D. & Saugier B., 1989. Modélisation du bilan de l'eau d'une forêt. Application à une futaie de chênes. *Bulletin d'Ecologie*, vol. 20, n° 1, 69-72
27. Morand D., Nizinski J.J. & Saugier B., 1989. Adaptation au niveau de disponibilité en azote, en peuplements herbacés. Deux exemples: *Anthoxanthum odoratum* L. et *Arrhenatherum elatius* J. et C. ex Presl var. *vulgare* Koch. *Bulletin d'Ecologie*, vol. 20, n° 1, 73-75
28. Morand D. & Nizinski J.J., 1989. L'intérêt phytothérapeutique de l'arbre à thé (*Melaleuca alternifolia*). *La Lettre Phytothérapeutique du Pharmacien*, 9, 4-10
29. Nizinski J.J. & Saugier B., 1988. A model of leaf budding and development for a mature *Quercus* forest. *Journal of Applied Ecology*, vol. 25, n° 2, 643-652
30. Nizinski J.J. & Saugier B., 1988. Mesures et modélisation de l'interception nette dans une futaie de chênes. *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, vol. 9/23, n° 3, 311-329
31. Nizinski J.J., 1987. Résumé de la thèse. *Bulletin d'Ecologie*, vol. 18, n° 1, 73-75
32. Saugier B., Halldin S., Pontailier J.-Y. & Nizinski J.J., 1985. Bilan hydrique de forêts de chênes et de hêtres à Fontainebleau. Mesures et modélisation. *Revue du Palais de la Découverte*, vol. 13, n° 130, Juillet-Août-Septembre, 187-200