

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 Sinaï, Egypte)

Georges NIZINSKI¹, Jean-Pierre MONTOROI², Marc LOINTIER² & Erik BRAUDEAU³

Janvier 2012

¹ 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

² 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

³ 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 Sinaï, 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 Sinaï 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 feuille⁴ 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*, hêve) 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 semaines) (chez *Quercus petraea* - LAI=100 %; r_{st}=3,6±0,9 s cm⁻¹; LAI=8 %; r_{st}=8,7±3,6 s cm⁻¹). 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). 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.

⁴ Les feuilles de l'oranger sont ovales, luisantes avec une épine à l'aisselle des feuilles inférieures.

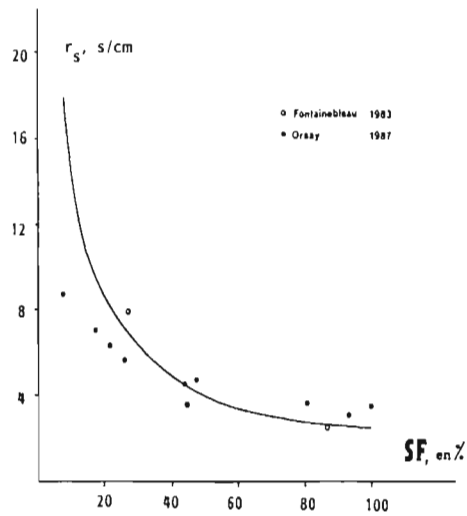


Figure 1 - Variation of stomatal resistance with leaf age, expressed as fraction of actual leaf area over maximal leaf area.

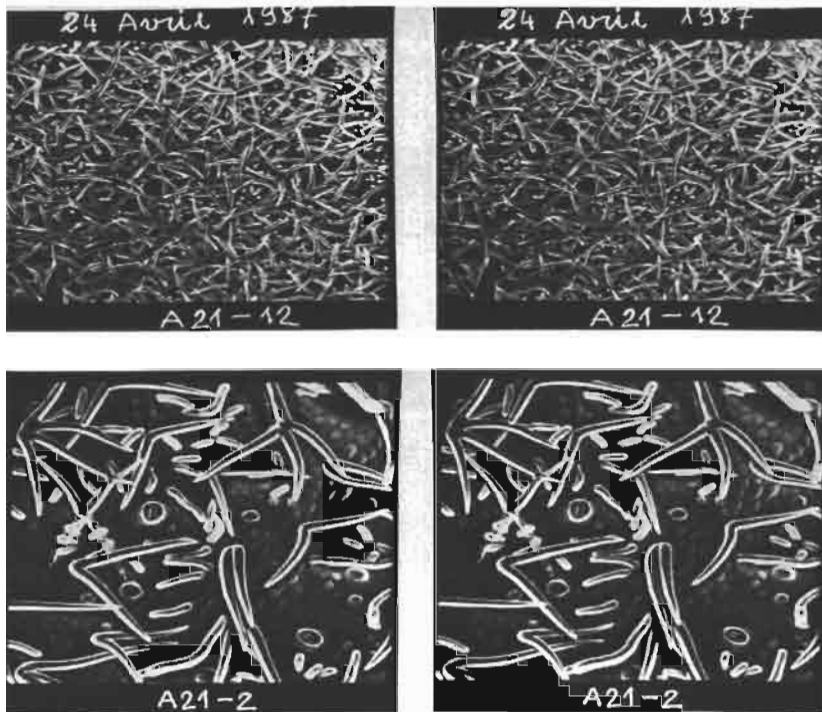


Photo n°2 et n°3 (deux agrandissements) – du 24 avril 1987, avec une surface foliaire 8 % du LAI_{max} , avec une résistance stomatique de $8,7 \pm 3,6 \text{ s cm}^{-1}$

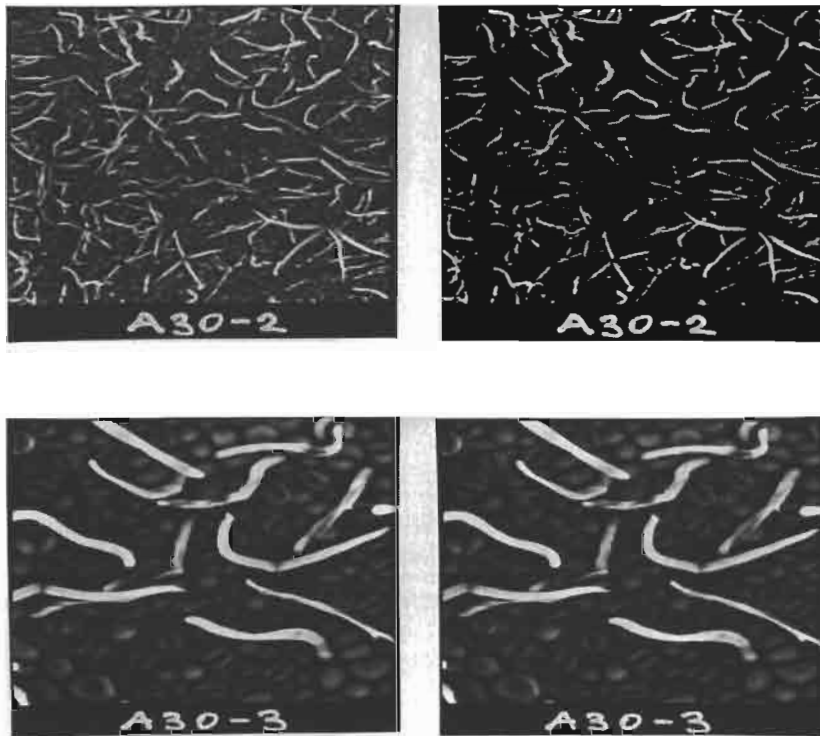


Photo n°4 et n°5 (deux agrandissements) – du 14 mai 1987, avec une surface foliaire 100 % du LAI_{max}, avec une résistance stomatique $3,6 \pm 0,9 \text{ s cm}^{-1}$.

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) :

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

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 ; γ - 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 $r_{s\text{min}}$ 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 (Ψ_{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):

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

Avec : $r_{s\min}$ - 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 Montoroï & 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 Sinaï, Egypte, dans des conditions hydriques non limitantes (valeurs moyennes de R proches de la capacité au champ - R_{CC}); dix individus; échantillons de feuilles d'âge différents: du débourrement jusqu'à la sénescence (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 différentes 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 mm^2 d'une feuille; l'évaluation du degré du développement des stomates synchrones 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 insuffisante: 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