



HAL
open science

Les grandeurs de référence utilisables dans l'étude de l'alimentation en eau des cultures

Nader Katerji, Marc Hallaire

► **To cite this version:**

Nader Katerji, Marc Hallaire. Les grandeurs de référence utilisables dans l'étude de l'alimentation en eau des cultures. *Agronomie*, 1984, 4 (10), pp.999-1008. hal-00884604

HAL Id: hal-00884604

<https://hal.science/hal-00884604>

Submitted on 11 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Les grandeurs de référence utilisables dans l'étude de l'alimentation en eau des cultures

Nader KATERJI & Marc HALLAIRE

I.N.R.A., Station de Bioclimatologie, Route de St-Cyr, F 78000 Versailles

RÉSUMÉ

Les recherches concernant l'alimentation en eau des cultures et ses conséquences sur la croissance ou le rendement requièrent la détermination de 2 types de grandeurs :

- Un 1^{er} type de grandeurs (X), caractérisant à tout instant l'état hydrique du végétal.
- Un 2^e type (Y) relatif au milieu ou au végétal lui-même et définissant les conditions d'alimentation hydrique.

En ce qui concerne le 1^{er} type de grandeurs (X), on a souligné l'intérêt que présente le potentiel foliaire Ψ_F . Dès lors, les grandeurs de type Y à connaître sont celles qui déterminent Ψ_F . Or, une modélisation des transferts hydriques dans l'ensemble sol-plante (modélisation proposée antérieurement et rappelée ici) permet précisément de calculer la cinétique journalière de Ψ_F . Les grandeurs Y ne seront autres que les facteurs pédoclimatiques et les paramètres du modèle pris en compte dans le calcul de Ψ_F . Ce sont :

- les transpirations réelles horaires T,
- le potentiel foliaire de base Ψ_{Fb} (potentiel d'équilibre avec le sol, mesurable en fin de nuit),
- les 4 paramètres introduits dans le modèle (fig. 3) et qui caractérisent essentiellement le végétal, à savoir :
 - la résistance R du circuit principal sol-feuille (qui dépend de l'extension racinaire et de l'humidité du sol),
 - une résistance interne r,
 - 2 caractéristiques du réservoir-plante (Ψ_{pc} et V/ρ cf. fig. 3) qui découlent de la relation (teneur en eau relative — potentiel du réservoir) et conditionnent la participation de cette réserve à la transpiration journalière.

On a pu apprécier et illustrer les poids relatifs des 2 facteurs pédoclimatiques (T et Ψ_{Fb}) et des 4 paramètres du modèle (R, r, Ψ_{pc} et V/ρ) sur la cinétique de Ψ_F (fig. 6) et, par voie de conséquence, sur les durées de fonctionnement optimal de la feuille.

Mots clés additionnels : *Potentiel hydrique foliaire, modélisation*

SUMMARY

Reference measures for use in studies of plant water needs

Research concerned with water needs in crops and its consequences on growth and yield requires two types of measure :

- a first type of measure (X) characterizing plant water content at each instant,
- a second type of measure (Y) relative to the environment or to the plant itself and defining the conditions of water supply.

As concerns the first type of measure (X), we have stressed the interest which leaf potential Ψ_F presents. The Y-type measures we must then know are those which determine Ψ_F . In fact, a model of water transfer in the soil-plant system (proposed earlier and recalled here) can allow daily changes in Ψ_F to be calculated precisely. The Y measures, then, can be simply the pedoclimatic factors and the parameters of the model taken into consideration in calculating Ψ_F . They are :

- hourly actual transpiration T,
- predawn leaf potential Ψ_{Fb} (potential of equilibrium with the soil, measured at the end of the night),
- the four parameters introduced into the model (fig. 3) and which essentially characterize the plant. These four parameters are :
 - the resistance R of the principal soil-leaf circuit which depends upon root extension and soil humidity,
 - an internal resistance r,
 - two characteristics of plant storage capacity (Ψ_{pc} et V/ρ fig. 3) which ensue from the (relative water content — storage potential) relationship and condition the participation of this reserve in daily transpiration.

We were able to assess and illustrate the relative weights of the two pedoclimatic factors (T and Ψ_{Fb}) and the four parameters of the model (R, r, Ψ_{pc} and V/ρ) on the change in Ψ_F (fig. 6) and, consequently, on the duration of optimal leaf function.

Additional key words : *Leaf water potential, model*

I. INTRODUCTION

Le rôle essentiel de l'eau comme facteur de la production végétale justifie l'importance des recherches consacrées à ce thème, comme le montre par exemple l'historique réalisé par BOYER (1976).

Dans l'étude des relations de cause à effet que l'on tente de mettre en évidence, on est amené à se référer à 2 types de grandeurs :

— Les grandeurs du 1^{er} type, que l'on désignera ici par X, visent à exprimer l'état hydrique de la plante (potentiel hydrique, déficit de saturation d'un organe, résistance stomatique...) ou permettent d'apprécier, sur les laps de temps plus ou moins longs, dans quelle mesure les besoins en eau du végétal ont été satisfaits (rapport des évapotranspirations réelle et potentielle).

— Les grandeurs du 2^e type, désignées ici par Y, sont celles qui, caractérisant le milieu ou encore certaines propriétés physiques ou anatomiques du végétal, conditionnent l'équilibre hydrique de la plante (demande climatique (ETP), stock d'eau disponible, potentiel hydrique du sol, développement racinaire, conductivité des milieux traversés...).

Les études consistent alors le plus souvent à rechercher, soit l'influence de la grandeur X sur l'assimilation, la croissance, le développement, la production, éventuellement certains facteurs de qualité, soit l'influence des différentes grandeurs Y sur la grandeur X retenue.

Dans le présent article, nous nous proposons :

- de passer en revue les différentes grandeurs (X et Y) habituellement considérées,
- de souligner l'intérêt de retenir le potentiel foliaire Ψ_F comme critère de type X,
- d'indiquer, sur la base d'une modélisation proposée antérieurement (KATERJI *et al.*, 1983 *a* et *b*, 1984), l'ensemble des paramètres mesurables qui, déterminant Ψ_F à tout instant, méritent d'être retenus comme critères de type (Y).

II. LES GRANDEURS DE RÉFÉRENCE COURAMMENT UTILISÉES

A. Les grandeurs (X) exprimant l'état hydrique du végétal

Les grandeurs en question peuvent être des expressions directes (§ 1 et 2) ou indirectes (§ 3 et 4) de l'état hydrique considéré.

1. Grandeurs liées à la teneur en eau du végétal

La teneur en eau (masse d'eau rapportée à l'unité de masse de matière sèche) constitue une référence incommode, sa gamme de variation étant éminemment variable d'un organe à l'autre ; aussi préfère-t-on retenir soit la teneur en eau relative RWC (relative water content) = v/V (v = volume d'eau présent ; V = valeur maximale de v c'est-à-dire à pleine turgescence), soit encore le déficit de saturation WSD (water saturation deficit), valeur complémentaire de la précédente ($WSD = 1 - v/V$).

On rappellera les difficultés d'ordre technique concernant notamment la détermination exacte de V . On soulignera par ailleurs que la détermination de ces grandeurs implique des mesures manuelles et, par conséquent, l'intervention de l'observateur au moment même où l'on veut connaître cet état hydrique.

Les techniques de mesures relatives (cf. revue bibliographique in BURIOL, 1981) présentent l'inconvénient d'être soit inapplicables au champ, soit très imprécises, soit enfin pour la plupart d'être manuelles et assez laborieuses.

2. Le potentiel hydrique d'un organe végétal

Cette grandeur qui définit l'état énergétique de l'eau est le meilleur indicateur de l'état hydrique de la plante (BERGER, 1970 ; HSIAO, 1976).

Ce paramètre s'est largement imposé par rapport aux autres critères précédemment rappelés dans les recherches touchant à l'influence de l'état hydrique du végétal sur la transpiration, la photosynthèse, la croissance, la respiration, le transfert des assimilats (BOYER, 1976 ; HSIAO *et al.*, 1976 ; LUDLOW, 1976 ; ROY, 1980). Trois raisons justifient cet intérêt :

Le Ψ_F traduit physiquement l'état énergétique de l'eau dans la plante tandis que les autres paramètres n'en donnent qu'une indication relative (BERGER, 1970).

— Certaines fonctions de la plante comme la résistance stomatique, la différenciation et l'élongation cellulaire semblent liées directement à Ψ_F (LUDLOW, 1976 ; ROY, 1980) ou plus précisément à l'une de ses composantes, le potentiel de turgescence (BEGG & TURNER, 1976).

— Réalisable à l'aide d'une chambre à pression, la mesure de Ψ_F est beaucoup plus rapide que celle de RWC ou de WSD. De plus, les études statistiques réalisées notamment sur luzerne (KATERJI, 1982) et sur pomme de terre (KATERJI, résultats non publiés), concernant la variation systématique et la variabilité aléatoire des données de Ψ_F obtenues à l'intérieur de la végétation, montrent que l'erreur relative sur un échantillon de 10 mesures de Ψ_F n'est que de 10 p. 100 environ.

Son inconvénient est que sa mesure n'est toujours pas automatisable en milieu naturel.

3. La résistance stomatique r_s

En l'absence de régulation photique liée à un éclairage insuffisant (KANEMASU & TANNER, 1969 ; Mc PHERSON & SLATYER, 1973), l'accroissement de r_s traduit généralement un dessèchement relatif des feuilles et conduit à une réduction de la transpiration végétale et de l'assimilation. Ainsi est-elle apparue longtemps comme un critère particulièrement valable pour exprimer les conditions momentanées d'alimentation hydrique. Cependant, et bien que dans beaucoup de travaux on constate une chute de l'assimilation parallèle à l'augmentation de la résistance stomatique (BRUX, 1962 ; WILLIS & BALASUBRAMANIAN, 1968 ; MOLDAU, 1972 ; SLATYER, 1973), certains auteurs (SHIMSHI, 1963 ; TROUGHTON, 1969 ; BOYER, 1971 ;

HANSEN, 1971 ; LUDLOW & NG, 1976) suggèrent que la chute de la photosynthèse ne proviendrait pas uniquement de l'accroissement de la résistance stomatique, mais serait attribuable en partie à un accroissement de la résistance non stomatique au transfert de CO₂ (résistance au transfert de CO₂ dans le mésophylle et résistance à la carboxylation). Des preuves directes de cette hypothèse ont été apportées grâce à l'utilisation de techniques permettant de déterminer cette résistance interne (GRAZIANI & LIVNE, 1971 ; MEDERSKI *et al.*, 1975).

Ce paramètre demeurerait toutefois une donnée de référence intéressante s'il était facilement et rapidement mesurable, ce qui est loin d'être le cas ; r_s présente en effet, d'une part, des variations spatiales importantes selon l'âge de la feuille (TURNER, 1969), l'éclairement à l'intérieur même du couvert (KATERJI *et al.*, 1983c), ainsi qu'à l'échelle même de la feuille et, d'autre part, des variations systématiques dans le temps (BARRS, 1971 ; COWAN, 1972). La détermination précise de la résistance à l'échelle du couvert requiert ainsi la réalisation d'un grand nombre de mesures, lesquelles de surcroît ne sont pas automatisables.

La détermination de r_s peut se déduire également des mesures simultanées de l'évapotranspiration réelle du couvert, du rayonnement net, du déficit hydrique et de la température de l'air ainsi que de la résistance aérodynamique au-dessus du couvert (MONTEITH, 1965 ; PERRIER, 1975). La grandeur théorique obtenue offre le double avantage d'être caractéristique de l'ensemble du couvert et d'être déduite d'un ensemble de grandeurs enregistrables. Par contre la relation entre cette grandeur calculée et la résistance stomatique moyenne du couvert n'a pas encore été suffisamment explicitée (CRUZAT *et al.*, 1979 ; KATERJI, 1982).

4. Le rapport des évapotranspirations réelle et potentielle

De nombreuses études (BOUCHET & ROBELIN, 1969 ; PUECH *et al.*, 1976) expriment la croissance ou le rendement agricole en fonction des rapports ETR/ETP ou ETR/ETR_M, expressions dans lesquelles :

— ETR représente l'évapotranspiration réelle (obtenue par pesée de cases ou de pots de végétation, par la méthode aérodynamique, celle du bilan énergétique ou celle du bilan hydrique).

— ETP représente l'évapotranspiration potentielle calculée (formule de PENMAN par exemple).

— ETR_M représente l'évapotranspiration maximale du couvert considéré, c'est-à-dire l'ETR en conditions d'alimentation hydrique optimales.

L'intérêt de cette grandeur de référence se justifie à beaucoup de points de vue : les grandeurs à mesurer sont enregistrables. Selon l'objectif recherché, le rapport considéré s'appliquera à des laps de temps pouvant aller de l'heure à la saison complète de végétation, de même qu'au niveau spatial, il peut aussi bien caractériser une feuille, une plante, un couvert végétal voire même le bassin versant envisagé dans les études d'hydrologie.

A l'échelle instantanée, le rapport ETR/ETR_M a sans doute à peu près la même signification que la résistance stomatique moyenne du couvert et, à ce titre, peut effectivement faire l'objet des mêmes remarques : signification essentiellement en terme de transpiration mais pas forcément fiable à d'autres aspects de la physiologie ; de plus, il est un reflet très imparfait de la résistance stomatique quand l'évaporation directe du sol constitue une fraction non négligeable de l'ETR.

En définitive, parmi les grandeurs de type X, le potentiel hydrique Ψ_F apparaît comme un critère particulièrement intéressant pour analyser le rôle de l'état hydrique sur certaines fonctions de la plante comme la résistance stomatique. De plus, lorsqu'il s'agit d'analyser la chute de photosynthèse en fonction du stress hydrique, il est souhaitable que cette analyse se fasse également en fonction de Ψ_F pour tenir compte de l'existence éventuelle d'une inhibition de la photosynthèse autre que stomatique. Notons enfin que, dans les modèles de fonctionnement du couvert (SAUGER, 1974) qui lient l'assimilation nette exclusivement à r_s , le potentiel hydrique reste une donnée essentielle puisque r_s est déterminée en partie par Ψ_F .

B. Les grandeurs (Y) exprimant les conditions d'alimentation hydrique

1. Le potentiel moyen du sol Ψ_s et le potentiel foliaire de base à l'état d'équilibre Ψ_{Fb}

— Lorsque les racines explorent un *milieu homogène* dont le potentiel présente une valeur unique Ψ_s , on peut vérifier (MAERTENS, 1981) que le potentiel foliaire à l'équilibre correspond à Ψ_s (à l'erreur de mesure près soit environ 1 bar).

— Dans les conditions du champ où les n couches de sol explorées par les racines présentent des *potentiels différents* (Ψ_s)₁, (Ψ_s)₂ ... (Ψ_s)_n, plusieurs auteurs ont proposé d'exprimer le potentiel moyen du sol par la relation :

$$\bar{\Psi}_s = \frac{\sum_{i=1}^n (\Psi_s)_i X_i}{\sum_{i=1}^n X_i}$$

le terme X_i désignant pour la tranche (i) soit la masse (VAN BAVEL & AHMED, 1976) soit la longueur des racines (MAERTENS, 1981).

Il a été suggéré par ailleurs (KLEPPER, 1968 ; WARING, 1969 ; JORDAN & RITCHIE, 1971 ; SUCCOFF, 1972) ou vérifié (MAERTENS, 1981 ; STEINHARDT *et al.*, 1981 ; KATERJI *et al.*, 1983a) que le potentiel foliaire à l'équilibre Ψ_{Fb} était très voisin de la valeur de Ψ_s ainsi définie :

$$\Psi_{Fb} = \bar{\Psi}_s \pm 1 \text{ bar.}$$

Cette valeur représente un critère de type Y d'un intérêt évident.

2. Les conditions d'équilibre entre l'offre et la demande en eau

— Lorsque les racines explorent un *milieu homogène*, il a pu être montré et vérifié qu'en première

approximation (HALLAIRE, 1964) le flux liquide maximal du sol aux racines est donné par :

$$q_{\max} = \alpha(W - W_f)$$

W désignant l'humidité du sol, W_f le point de flétrissement permanent et α un coefficient de proportionnalité, fonction croissante de la diffusivité D de l'eau dans le sol et de la densité racinaire d_r ; q_{\max} qui représente une 1^{re} limite de l'ETR peut être représenté en fonction de W (fig. 1a) par des droites telles que D_1 et D_2 .

Sur le même graphique (1a), on a figuré cette autre valeur limite de l'ETR que représente l'évapotranspiration potentielle instantanée (droites ETP_1 et ETP_2). A tout moment, la limite supérieure de l'ETR correspondra à la plus petite des 2 valeurs limites q_{\max} et ETP.

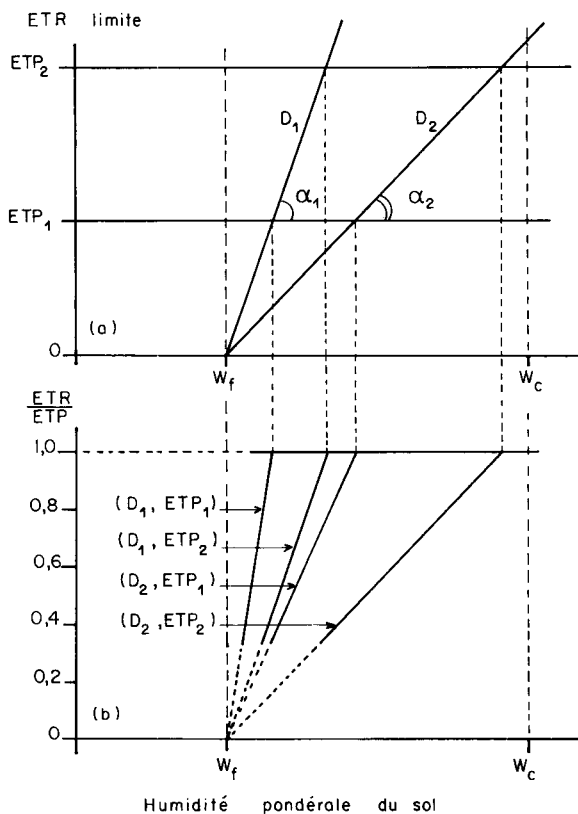


Figure 1

a) Limites supérieures de l'ETR (droites ETP_1 , ETP_2 : évapotranspiration potentielle ; droites D_1 , D_2 : flux d'eau accessible aux racines) en fonction de l'humidité du sol W .

b) Variation du rapport ETR/ETP en fonction de l'humidité du sol W .

a) Upper limits of ETR (lines ETP_1 , ETP_2 : potential evapotranspiration ; lines D_1 , D_2 : water flow accessible to roots) in relation to soil humidity.

b) Variation in the ETR/ETP ratio in relation to soil humidity.

Si l'on recherche alors la relation entre cette grandeur de type X que représente le rapport ETR/ETP, et l'humidité W , on aboutit à des courbes aussi différentes que celles représentées figure 1b ; l'humidité critique au-dessous de laquelle il y a déséquilibre entre l'offre et la demande est d'autant plus faible que l'ETP est plus faible et que D et d_r sont plus grands. Les facteurs (Y) à retenir sont donc l'ETP, l'humidité W , la diffusivité D et la densité racinaire d_r .

— Dans les conditions de plein champ où l'humidité du sol n'est plus homogène, il est évident que les facteurs Y conduisant à la satisfaction des besoins en eau de la plante ou au contraire à un certain déséquilibre, dépendront non seulement du potentiel de base ($\Psi_{Fb} = \bar{\Psi}_s$) précédemment défini mais également de la résistance aux transferts de l'eau du sol à la feuille et éventuellement de la mobilisation des réserves contenues dans le végétal.

Un modèle de transfert de l'eau dans le végétal, proposé antérieurement, permet précisément de définir et d'évaluer les différentes grandeurs (de type Y), dont dépend cette grandeur (de type X) qu'est le potentiel foliaire Ψ_F .

III. CINÉTIQUE JOURNALIÈRE ET MODÉLISATION DU POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE Ψ_F

A. Cinétique observée de Ψ_F et relation avec la transpiration T

Les nombreux résultats expérimentaux indiqués dans la littérature (BERGER, 1971 ; REISCOSKY *et al.*,

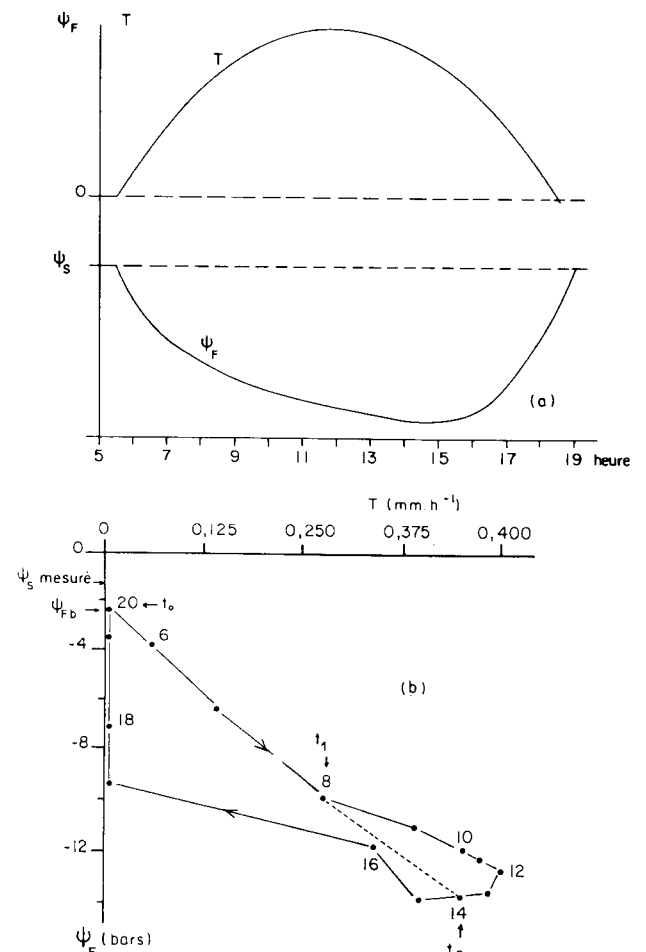


Figure 2

a) Variations journalières de la transpiration T et du potentiel foliaire Ψ_F .

b) Relation trouvée sur une culture de luzerne entre le potentiel foliaire Ψ_F et la transpiration T.

a) Daily variation in transpiration T and leaf potential Ψ_F .

b) Relationship between leaf water potential and transpiration rate in a lucerne crop.

1982) ou obtenus par nous-mêmes (KATERJI *et al.*, 1983a) peuvent se résumer comme suit :

Portant sur un graphique les valeurs mesurées de Ψ_F aux différentes heures du jour, on note (fig. 2a) que :

— Ψ_F est généralement constant durant les dernières heures de la nuit. Cette valeur n'est autre que le potentiel de base Ψ_{Fb} dont il a été question plus haut ; on a vu qu'il correspond au potentiel moyen du sol dans la zone racinaire ; on la désignera donc par Ψ_s ,

— l'amplitude de Ψ_F peut dépasser par belle journée une dizaine de bars,

— contrairement à la courbe de transpiration qui, par journée claire du moins, est symétrique autour de 12 h, la courbe Ψ_F est dissymétrique et présente un maximum vers 14-15 h.

Ce dernier résultat, signifiant que $\Psi_s - \Psi_F$ et T ne restent pas toujours proportionnels, suggère de représenter graphiquement Ψ_F en fonction de T . On constate alors (fig. 2b) que :

— *par belle journée* : Ψ_F varie en fonction de T de façon linéaire du lever du soleil (temps t_0) jusqu'à un temps t_1 (8 h dans le cas de la fig. 2b) ; $\Psi_s - \Psi_F$ apparaît alors proportionnel à T . De t_1 à t_2 ($t_2 = 14$ h, fig. 2b), les points se situent au-dessus de la droite trouvée précédemment. Au-delà de t_2 , ils se situent au-dessous ;

— *par journée couverte* comme par début de belle journée ($t_0 - t_1$), la transpiration restant faible, la relation $\Psi_F(T)$ demeure linéaire.

B. Modélisation du transfert d'eau liquide du sol à la feuille

La loi classique selon laquelle le flux liquide est proportionnel à la différence de potentiel entre les 2 bornes du circuit considéré (VAN DEN HONERT, 1948) apparaît ainsi en défaut durant la majeure partie des journées ensoleillées. Plusieurs hypothèses ont été proposées par ailleurs et nous en avons fait la critique dans un article précédent (KATERJI *et al.*, 1983a). L'interprétation que nous avons proposée repose sur le modèle de transfert représenté figure 3a qui revient

à admettre la présence, en marge du circuit principal (sol-feuille), d'un réservoir susceptible alternativement de céder et de récupérer de l'eau.

A tout moment, les *potentiels* à considérer sont Ψ_s pour le sol, Ψ_F pour la feuille et Ψ_p pour le réservoir-plante. Les *flux* sont la transpiration (T) dans la partie supérieure du circuit principal, l'absorption racinaire (a) à sa partie inférieure et la contribution du réservoir-plante (q), ces 3 flux étant reliés entre eux par l'équation :

$$T = a + q. \quad (2)$$

Les *paramètres du modèle* sont tout d'abord les résistances R et r qui permettent d'exprimer la loi d'Ohm pour les 2 parcours correspondants (fig. 3a)

$$\Psi_s - \Psi_F = R.a \quad (3)$$

(R intégrant essentiellement les résistances au transfert de l'eau dans les manchons du sol entourant les racines et la résistance à la pénétration radiale dans les racines)

$$\text{et} \quad \Psi_p - \Psi_F = r.q. \quad (4)$$

Ce sont, d'autre part, les caractéristiques hydrodynamiques du réservoir : si l'on imagine (fig. 3c) la courbe exprimant la variation de Ψ_p en fonction de l'humidité relative du réservoir v/V et si l'on désigne par ρ la pente, on peut établir la relation suivante entre la variation de Ψ_p et le débit q :

$$q = - \frac{dv}{dt} = - \frac{V}{\rho} \frac{d\Psi_p}{dt}. \quad (5)$$

Les 2 paramètres V et ρ caractéristiques du réservoir n'interviennent donc que par leur rapport V/ρ .

En ce qui concerne la pente ρ , nous avons vérifié (KATERJI *et al.*, 1983a) que, pour la luzerne :

— ρ est très grand (d'où $V/\rho \neq 0$) dans la gamme des Ψ_p supérieurs à une valeur critique Ψ_{pc} . Celle-ci est apparue stable dans le cas de la luzerne ($\Psi_{pc} = -8,5$ bars) tandis que, pour la pomme de terre, elle présente des

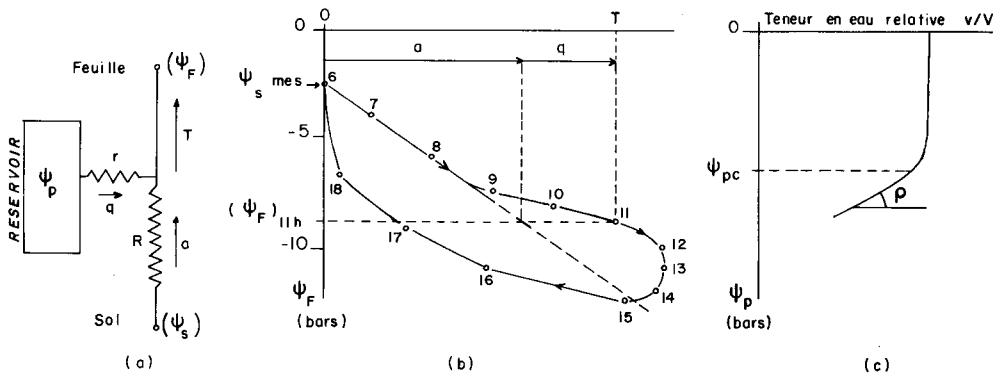


Figure 3

Modèle de circulation de l'eau dans la plante et interprétation de la relation trouvée entre Ψ_F et T .

a) Schéma du modèle de circulation.

b) Relation entre le potentiel hydrique foliaire et la transpiration T ; mise en évidence du flux interne q à 11 h.

c) Relation entre le potentiel du réservoir Ψ_p et sa teneur en eau relative v/V ; mise en évidence de la gamme de potentiel ($0 - \Psi_{pc}$) pour laquelle les variations de Ψ_p correspondent à un flux q nul.

Model of water circulation within plants and interpretation of the relationship found between Ψ_F and T .

a) Diagram of the circulation model.

b) Relationship between leaf potential (Ψ_F) and transpiration (T) ; the internal flow (q) at a given hour (11.00) is shown.

c) Relationship between potential (Ψ_p) and relative humidity (v/V) of the reservoir ; the range of potentials ($0 - \Psi_{pc}$) for which the variations in Ψ_p are accompanied by a zero q flow is shown.

variations systématiques au cours de la croissance à l'intérieur des limites $-6 \pm 1,3$ bars ;

— ρ est pratiquement constant (d'où $V/\rho \neq C^{te}$) dans la gamme des Ψ_p inférieure à la valeur critique Ψ_{pc} .

Ce résultat peut être rapproché de données expérimentales sur la relation $\Psi_F = f(v/V)$ qui présente généralement les mêmes caractéristiques (CRUIZIAT, 1978 ; PICOT, 1983).

En définitive, les 4 paramètres caractérisant le modèle sont R , r , Ψ_{pc} et la valeur de V/ρ correspondant à $\Psi_p < \Psi_{pc}$.

C. Interprétation des résultats sur la base du modèle

Selon le modèle, la partie linéaire de la courbe observée sur le graphe donnant $\Psi_s - \Psi_F$ en fonction de la transpiration T (fig. 2b) ainsi que son prolongement vers les Ψ_F bas ne serait autre que l'expression graphique de l'équation (3), le coefficient angulaire de cette droite correspondant par conséquent à la résistance R . Dès lors :

— *Au cours de la phase $t_0 - t_1$* , les points portés figure 2b se placent sur la droite précitée parce que, Ψ_F et Ψ_p étant supérieurs à la valeur critique Ψ_{pc} ,

- V/ρ est assimilable à 0 (cf. fig. 3c),
- q est nul (cf. équation (5)),
- et la transpiration (T) portée en abscisse se confond alors avec l'absorption racinaire (a) (cf. équation (2)).

— *De t_1 au coucher du soleil*, les points observés sur le graphe de la figure 2b s'écartent de la droite en question parce que, Ψ_p étant inférieur à Ψ_{pc} ,

- V/ρ est différent de 0,
- q n'est plus nul,
- et la transpiration (T) ne correspond plus au flux (a).

Dans ces conditions, l'abscisse de la droite extrapolée et relative à un Ψ_F donné (Ψ_F observé à 11 h dans le cas de la figure 3b) correspond toujours à l'absorption racinaire (a) et la différence d'abscisses entre la courbe et la droite représente la contribution du réservoir-plante (q). De t_1 à t_2 , (9 h à 15 h, fig. 3b), q est positif, ce qui signifie que le réservoir cède son eau. Après t_2 (soit 15 h, fig. 3b), q étant négatif, le réservoir se remplit à nouveau.

D. Détermination des 4 paramètres du modèle (phase de calibrage)

Ainsi qu'il a été explicité par ailleurs (KATERJI *et al.*, 1983a), supposant connues les variables d'entrée (VE) déterminées au cours d'une journée claire :

— VE : $\Psi_s - \Psi_F$ et T horaires du lever du soleil et jusqu'à équilibre ($\Psi_F = \Psi_s$, on peut déduire les variables de sortie (VS) représentées par les 4 paramètres du modèle ;

— VS : R , r , V/ρ et Ψ_{pc} dans la mesure toutefois où ces 4 paramètres (R , r en particulier) ne varient pas d'une façon appréciable au cours de la journée.

Rappelons qu'au plan technique l'acquisition des variables d'entrée requiert :

— un équipement de mesure de l'évapotranspiration réelle du type BEARN (PERRIER *et al.*, 1976), ou

SAMER (ITIER, 1981) ou d'un évapotranspiromètre pesable,

— une chambre à pression pour obtenir Ψ_{Fb} (égal à Ψ_s) et les valeurs horaires de Ψ_F .

Notons également que les transpirations horaires T sont assimilables, à un léger correctif près, aux ETR mesurées dans le cas des cultures bien couvrantes ; par contre, l'obtention exacte de la transpiration T peut poser un problème difficile dans le cas de cultures peu couvrantes comme la vigne ou les jeunes vergers, la transpiration pouvant alors être très inférieure à l'ETR mesurée.

E. Détermination par calcul des cinétiques journalières des potentiels Ψ_F et Ψ_p et des débits (phase d'utilisation)

Inversement, ainsi qu'il a été explicité par ailleurs (KATERJI *et al.*, 1983a), ayant déterminé les 4 paramètres du modèle à partir d'une journée et disposant des variables d'entrée (VE) suivantes :

— VE : Ψ_s et T horaire et R , r , V/ρ et Ψ_{pc} , on peut déduire pour toute autre journée les variables de sortie (VS) représentées par les 4 fonctions suivantes :

— VS : $\Psi_p(t)$, $a(t)$, $q(t)$, et en particulier $\Psi_F(t)$ objet de la présente étude.

En effet, la solution du système d'équations (2), (3), (4) et (5) conduit à l'équation différentielle

$$\Psi_s - \Psi_p = RT + \frac{V}{\rho} (R + r) \frac{d\Psi_p}{dt} \quad (6)$$

équation qui, dans le cas particulier où $\frac{V}{\rho} = 0$, se ramène à

$$\Psi_s - \Psi_p = RT \quad (6')$$

On peut ainsi calculer Ψ_p (d'heure en heure par ex.),

— dans un 1^{er} temps sur la base de l'équation 6' (lorsque $\Psi_p > \Psi_{pc}$ d'où $V/\rho = 0$),

— dans un 2^e temps (lorsque $\Psi_p < \Psi_{pc}$ et que $\frac{V}{\rho}$ a la valeur constante connue), en intégrant de proche en proche l'équation (6),

— enfin, dans un 3^e temps sur la base de 6' (quand Ψ_p est redevenu supérieur à Ψ_{pc}).

Connaissant l'évolution journalière de Ψ_p , on en déduit immédiatement $d\Psi_p/dt$, d'où les valeurs horaires de q (équation 5), de a (équation 2) et enfin de Ψ_F (équation 3).

F. Vérifications expérimentales du modèle

— La résistance R d'un couvert de luzerne (évaluée chaque jour par la pente du segment de droite du graphe donnant Ψ_F en fonction de T) (cf. fig. 2b) est apparue constante à 10 p. 100 près au cours de 26 journées pendant lesquelles l'humidité du sol demeurait elle-même assez stable (KATERJI *et al.*, 1983b). En outre, les variations attendues de R en fonction de la sécheresse édaphique semblent être confirmées par une 1^{re} série de résultats obtenus sur un couvert de pomme de terre (résultats non publiés).

— Les 4 paramètres caractéristiques du couvert de

luzerne (déterminés à partir des valeurs horaires de Ψ_F et T, mesurées par une belle journée comme indiqué au § D) ont permis d'établir par calcul la cinétique de Ψ_F au cours de 3 autres belles journées.

La correspondance s'avère bonne entre les valeurs calculées et mesurées (fig. 4).

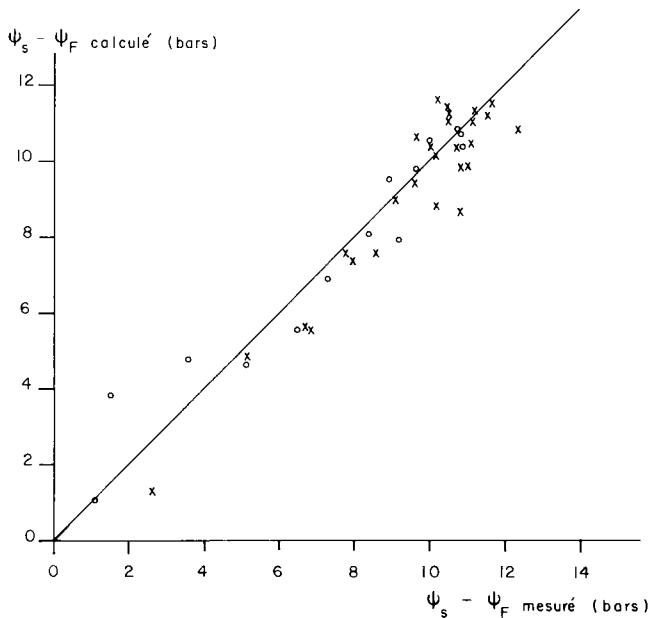


Figure 4

Comparaison des valeurs de $\psi_F - \psi_s$ mesurées aux valeurs calculées par le modèle. Les points correspondent à la journée qui a permis d'établir les paramètres du modèle, les croix à 3 autres journées.

Comparison between the measured values of $\psi_s - \psi_F$ and those calculated by the model. The points correspond to the day used to establish the parameters of the model and the crosses to three other days.

— Le modèle permet d'évaluer les débits q horaires et, en additionnant les valeurs positives de ces derniers, d'évaluer la quantité d'eau totale fournie par la plante au cours d'une journée. Dans le cas de la luzerne (KATERJI *et al.*, 1983b), cette perte totale varie de 0 à 15 p. 100 environ de l'évapotranspiration journalière lorsque cette dernière varie de 2 à 5 mm. Ce résultat semble tout à fait cohérent. D'autre part, on a constaté que les pertes totales (Σq positif) données par le modèle (et qui concernent donc l'ensemble des parties souterraines et aériennes) sont environ 3 fois plus élevées que les pertes de la partie aérienne mesurées par les hyperfréquences (KATERJI *et al.*, 1983b) ; ce résultat qui signifierait que les 2/3 de l'eau perdue par la plante provient des racines, est en bon

accord avec les résultats obtenus par ailleurs (HUCK *et al.*, 1970 ; CRUIZIAT, 1974 ; JARVIS, 1975).

G. Détermination par le calcul des durées de fonctionnement optimal de la plante : importance relative des paramètres du modèle

Afin d'illustrer l'effet des paramètres du modèle sur la cinétique de Ψ_F et les durées de fonctionnement optimal, nous avons calculé ici la cinétique journalière de Ψ_F pour différentes conditions pédoclimatiques caractérisées par différentes valeurs du potentiel moyen du sol Ψ_s et pour des transpirations T présentant toutes une variation parabolique entre 6 h et 18 h mais avec un maximum à 12 h (T_M) variable. Sur la figure 6, n'ont été retenues que les deux conditions pédoclimatiques suivantes :

- A : $\Psi_s = -2,5$ bars ; $T_M = 0,2$ mm.h⁻¹
 B : $\Psi_s = -5,5$ bars ; $T_M = 0,4$ mm.h⁻¹ :

Par ailleurs, en ce qui concerne les 4 paramètres du modèle, on a retenu les valeurs trouvées expérimentalement sur une culture de luzerne (KATERJI *et al.*, 1983a) ; ce sont les valeurs affectées de l'indice 0 (tabl. 1) ; mais les calculs ont été répétés pour les valeurs des paramètres inférieures ou supérieures portées sur le tableau. Enfin, la valeur critique de Ψ_F au-dessous de laquelle le fonctionnement de la plante n'est plus optimal a été supposée égale à -12 bars ; il s'agit là en effet de la valeur critique trouvée expérimentalement sur la luzerne en ce qui concerne aussi bien la résistance stomatique (KATERJI, 1982) (fig. 5) que la photosynthèse (PILARSKI, comm. pers.).

La figure 6 représente les variations journalières de Ψ_F . On vérifiera que les courbes présentent une variation parabolique à l'instar des courbes T(t) dans tous les cas où Ψ_F demeure supérieur au potentiel critique Ψ_{pc} (non intervention de la réserve plante, validité de la formule $\Psi_F = \Psi_s - RT$) ; de telles courbes correspondent aux cas où :

- Ψ_s est élevé (sol humide)
- et/ou T est faible (ciel couvert par ex.)
- et/ou R est faible (fort développement racinaire par ex.)
- et/ou V est nul (pas de réservoir plante)
- et/ou Ψ_{pc} est bas (mobilisation tardive de l'eau du réservoir-plante).

Dans les conditions inverses, telles que Ψ_F et Ψ_p franchissent la valeur critique de Ψ_{pc} , la réserve intervient et la courbe offre alors une dissymétrie.

L'examen de ces courbes met en évidence l'influence des conditions pédoclimatiques et des

TABLEAU 1

Valeurs retenues des paramètres.
 Values assigned for the parameters.

$\Psi_s = -2,5$	R (bar.h.mm ⁻¹)		$\Psi_s = -8,5$	r (bar.h.mm ⁻¹)	V/ ρ (mm.bar ⁻¹)	Ψ_{pc} (bar)
	$\Psi_s = -5,5$					
0,5 R ₀ = 13,25	0,5 R ₀ = 15	0,5 R ₀ = 25		0,5 r ₀ = 7,5		- 2,5
R ₀ = 26,5	R ₀ = 30	R ₀ = 50		r ₀ = 15	(V/ ρ) ₀ = 0,14	- 5,5
2 R ₀ = 53	2 R ₀ = 60	2 R ₀ = 100		2 r ₀ = 30	2 (V/ ρ) ₀ = 0,28	(Ψ_{pc}) ₀ = - 8,5

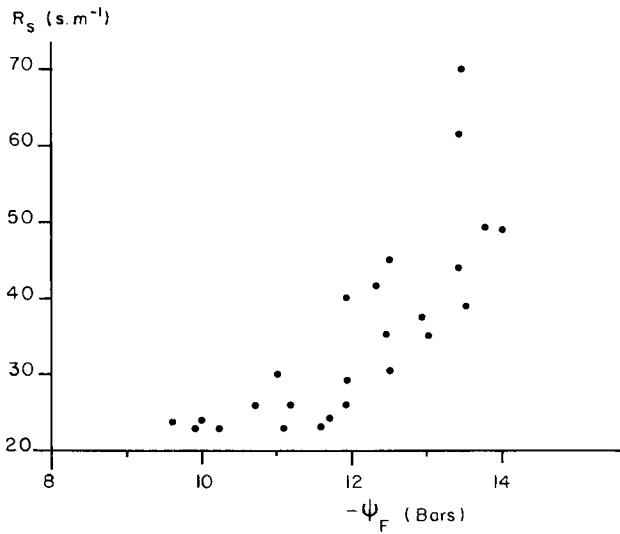


Figure 5
Relation trouvée sur une culture de luzerne entre la résistance stomatique moyenne du couvert R_s et le potentiel hydrique foliaire Ψ_F (d'après KATERJI, 1982).
Relationship between leaf water potential Ψ_F and mean stomatal diffusion resistance R_s in a lucerne crop (from KATERJI, 1982).

4 paramètres caractéristiques du modèle. Pour apprécier le poids de chacun, on notera tout d'abord que la relation de VAN DEN HONERT ($\Psi_F = \Psi_s - RT$) fournit, sinon la valeur exacte de Ψ_F quand intervient la réserve, du moins un 1^{er} ordre de grandeur. Cela signifie que Ψ_F dépend avant tout du potentiel du sol Ψ_s , de la résistance R et de la transpiration T . L'intervention de la réserve (qui dépend de V/ρ , r et Ψ_{pc}) a pour effet d'atténuer la variation de Ψ_F , de retarder l'heure où Ψ_F atteint son minimum, et de rehausser ce minimum d'environ 3 à 4 bars (cf. courbes B-b, fig. 6).

Les courbes $\Psi_F(t)$, telles que celles représentées figure 6, permettent notamment de repérer l'heure à laquelle est atteint le potentiel critique correspondant à la fermeture stomatique (valeur admise ici : - 12 bars) et d'apprécier ainsi le temps de fonctionnement optimal de la feuille. Pour préciser à cet égard l'effet des paramètres du modèle, on a répété les calculs pour d'autres conditions pédoclimatiques que celles indiquées figure 6 mais en faisant varier les 4 paramètres (R , r , V/ρ et Ψ_{pc}) de la même manière.

Les résultats obtenus publiés par ailleurs (KATERJI *et al.*, 1983c) montrent que :

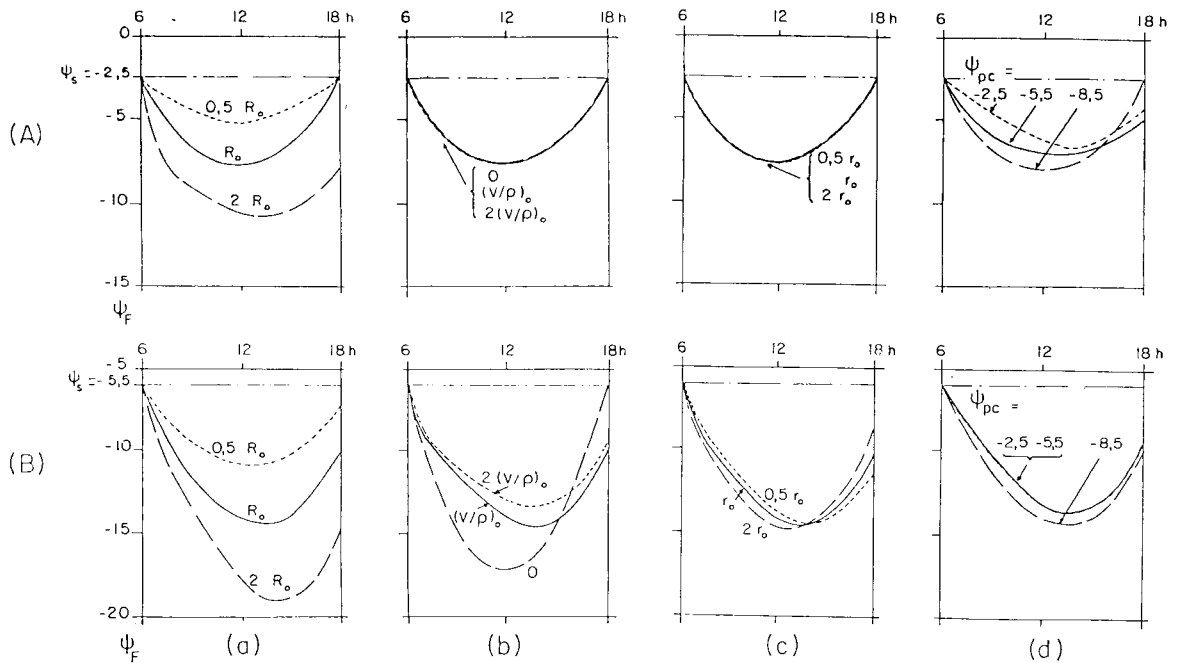


Figure 6
Courbes de variation du potentiel foliaire Ψ_F obtenues par calcul pour 2 conditions pédoclimatiques A et B (A : $\Psi_s = - 2,5$ bars et variation parabolique de T avec $T = 0$ à 6 h et 18 h et $T_{max} = 0,2 \text{ mm. h}^{-1}$ à 12 h ; B : $\Psi_s = - 5,5$ bars et T comme en A mais avec $T_{max} = 0,4 \text{ mm. h}^{-1}$).
— 3 valeurs de R (graphes a) : $0,5 R_0$; R_0 et $2 R_0$ avec $R_0 = 26,5 \text{ bars. h. mm}^{-1}$ pour $\Psi_s = - 2,5$ bars et $R_0 = 30 \text{ bar. h. mm}^{-1}$ pour $\Psi_s = - 5,5$ bars.
— 3 valeurs de V/ρ (graphes b) : 0 , $(V/\rho)_0 = 0,14 \text{ mm. bar}^{-1}$ et $2 (V/\rho)_0$
— 3 valeurs de r (graphes c) : $0,5 r_0$, $r_0 = 15 \text{ bar. h. mm}^{-1}$ et $2 r_0$.
— 3 valeurs de Ψ_{pc} (graphes d) : $- 2,5$; $- 5,5$ et $(\Psi_{pc})_0 = - 8,5$ bars (pour chaque figure, les autres paramètres gardent la valeur nominale : R_0 , $(V/\rho)_0$, r_0 , $(\Psi_{pc})_0$).

Graphs obtained by calculation of the variation in leaf potential Ψ_F for 2 pedoclimatic conditions A and B (A : $\Psi_s = - 2.5$ bar and parabolic variation in T with $T = 0$ at 06.00 and 18.00 and $T_{max} = 0.2 \text{ mm. h}^{-1}$ at 12.00 ; B : $\Psi_s = - 5.5$ bar and T as in A but with $T_{max} = 0.4 \text{ mm. h}^{-1}$) ;
a) 3 values of R : $0.5 R_0$; R_0 and $2 R_0$ with $R_0 = 26.5 \text{ bar. h. mm}^{-1}$ for $\Psi_s = - 2.5$ bar and $R_0 = 30 \text{ bar. h. mm}^{-1}$ for $\Psi_s = - 5.5$ bar ;
b) 3 values of V/ρ : 0 , $(V/\rho)_0 = 0.14 \text{ mm. bar}^{-1}$ and $2 (V/\rho)_0$;
c) 3 values of r : $0.5 r_0$, $r_0 = 15 \text{ bar. h. mm}^{-1}$ and $2 r_0$;
d) 3 values of Ψ_{pc} : $- 2.5$; $- 5.5$ and $(\Psi_{pc})_0 = - 8.5$ bar. (For each figure, the other parameters keep their "initial" value : R_0 , $(V/\rho)_0$, r_0 , $(\Psi_{pc})_0$).

— dans les conditions sévères caractérisées par un Ψ_s bas (sol sec), R et T élevés telles que la valeur critique de Ψ_s est atteinte de toute façon relativement tôt dans la matinée, les paramètres de la réserve (V/ρ , r et Ψ_{pc}) interviennent en prolongeant la durée de fonctionnement optimal de 0,7 à 2 h. Bien que limitée, cette action est loin d'être négligeable ;

— en conditions moins sévères (Ψ_s plus élevé, T et R plus bas), les effets de V/ρ , r et Ψ_{pc} peuvent apparaître encore plus importants puisque, selon leurs valeurs, le fonctionnement optimal de la plante peut être limité aux 2 ou 3 h du début de la matinée ou intéresser la journée toute entière.

En définitive, la fonction de réservoir jouée par la plante au cours du cycle diurne n'introduit qu'un correctif de 3 ou 4 bars maximum sur la cinétique diurne de Ψ_F mais ce correctif peut avoir un effet important sur la durée de fonctionnement optimal de la plante.

IV. CONCLUSION : CONSÉQUENCES SUR LE CHOIX DES GRANDEURS DE RÉFÉRENCE

Dans l'étude des actions de l'alimentation hydrique sur la biologie de la plante, il y a lieu de distinguer :

— les grandeurs (X) exprimant l'état hydrique du végétal,

— les grandeurs (Y) exprimant les conditions d'alimentation hydrique.

La grandeur (X) qu'il semble le plus intéressant de retenir est le potentiel foliaire Ψ_F .

— Les grandeurs (Y) à considérer sont celles qui déterminent Ψ_F à tout instant. Par ordre d'importance décroissante, ce sont :

— Le potentiel moyen du sol dans la zone racinaire $\bar{\Psi}_s$, lequel se confond normalement avec le potentiel foliaire d'équilibre en fin de nuit ou potentiel de base (Ψ_{Fb}). Sa valeur dépend à la fois de l'état de dessèchement du sol et de l'ensemble densité et profondeur du système racinaire.

— L'évapotranspiration réelle instantanée ETR et la résistance (R) du circuit principal sol-feuille puisqu'en 1^{re} approximation (et du moins pour des cultures couvrantes pour lesquelles T est très voisine de ETR) le produit R.ETR exprime la chute de potentiel foliaire par rapport à Ψ_s . R dépend dans une certaine mesure de l'humidité du sol, mais surtout de la densité du système racinaire.

— Les 3 paramètres du modèle V/ρ , Ψ_{pc} et r qui déterminent la participation du réservoir-plante, puisque cette dernière peut avoir pour effet de diminuer de 3 à 4 bars l'amplitude de Ψ_F et d'accroître ainsi de plusieurs heures la durée de fonctionnement optimal de la plante.

L'ensemble des paramètres de type Y et, en particulier, les 4 paramètres du modèle proposé (R, r, V/ρ et Ψ_{pc}), peuvent être utilisés pour le calcul systématique de la cinétique de Ψ_F et, par là même, pour l'interprétation du fonctionnement du végétal. Mais on pourra aussi et plus simplement retenir que, commandant le fonctionnement du végétal par le biais de Ψ_F , ils méritent d'être considérés comme des critères d'adaptation et de sélection et d'être mesurés, analysés et comparés en tant que tels.

Reçu le 22 décembre 1983.

Accepté le 26 juin 1984.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Barrs H. D.**, 1971. Cyclic variations in stomatal aperture, transpiration and leaf water potential under constant environmental conditions. *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 22, 223-236.
- Bavel Van C. H. M., Ahmed J.**, 1976. Dynamic simulation of water depletion in the root zone. *Ecol. Model.*, 2, 189-212.
- Begg J. E., Turner N. C.**, 1976. Crop water deficits. *Adv. in Agron.*, 28, 161-217.
- Berger A.**, 1970. Le potentiel hydrique et la résistance à la diffusion dans les stomates indicateurs de l'état hydrique de la plante, 201-212. In : « Réponse des plantes aux facteurs climatiques », Coll. Uppsala (Suède), UNESCO Paris, 574 p.
- Berger A.**, 1971. La circulation de l'eau dans le système sol-plante. Etude de quelques résistances en relation avec certains facteurs du milieu. Thèse Doct. Etat, Univ. Montpellier, 224 p.
- Bouchet R. J., Robelin M.**, 1969. Evapotranspiration potentielle et réelle. Domaine d'utilisation. Portée pratique. *Bull. Tech. Inf. Min. Agric.*, 238, 215-223.
- Boyer J. S.**, 1971. Nonstomatal inhibition of photosynthesis in sunflower at low leaf water potentials and high light intensities. *Plant Physiol.*, 48, 532-536.
- Boyer J. S.**, 1976. Photosynthesis at low water potentials. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B, 273, 501-512.
- Brix H.**, 1962. The effect of water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedlings. *Physiol. Plant*, 15, 10-20.
- Buriol G. A.**, 1981. Etude de l'évolution de la masse d'eau des feuilles grâce à l'utilisation d'une méthode non destructive. Thèse Doct. Ing., Univ. Paris VII, 94 p.
- Cowan I. R.**, 1972. Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance : observation and a model. *Planta*, 106, 185-219.
- Cruiziat P.**, 1974. Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement. *Ann. agron.*, 4, 539-554.
- Cruiziat P.**, 1978. La circulation de l'eau dans la plante en flux non conservatif : quelques faits et problèmes. *La Houille Blanche*, 3/4, 243-253.
- Cruiziat P., Thomas D. A., Bodet C.**, 1979. Comparaison entre mesures locales et mesure globale de résistance stomatique de feuilles de tournesol (*Helianthus annuus*). *Oecol. Plant.*, 14, 447-459.
- Graziani Y., Livne A.**, 1971. Deshydration, water fluxes and permeability of tobacco leaf tissue. *Plant Physiol.*, 48, 575-579.
- Hallaire M.**, 1964. Le potentiel efficace de l'eau dans le sol en régime de dessèchement, 27-62. In : « L'eau et la production végétale », I.N.R.A. Paris éd.
- Hansen G. K.**, 1971. Photosynthesis, transpiration and diffusion resistance in relation to water potential in leaves during water stress. *Acta Agric. Scand.*, 21, 163-171.
- Honert T. H. Van den**, 1948. Water transport in plants as catenary process. *Faraday Soc.*, Discuss. 3, 146-153.
- Hsiao T. C., Acevedo E., Fereres E., Henderson D. W.**, 1976. Stress metabolism, water stress growth and osmotic adjustment. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B, 273, 479-500.
- Huck M. G., Klepper B., Taylor H. M.**, 1970. Diurnal variations in root diameter. *Plant Physiol.*, 45, 529-530. *Int. Soc. Soil Sci.*, 1974, *Soil physics terminol.*, I.S.S.S., Bull. 44, 10-17.

- Itier B.**, 1981. Une méthode simple pour la mesure de l'évapotranspiration réelle à l'échelle de la parcelle. *Agronomie*, 1, 869-876.
- Jarvis P. G.**, 1975. Water transfer in plants. In : D. A. de Vries, N. H. Afgan : « *Heat and mass transfer in the biosphere* », J. Wiley & sons New York, 594 p.
- Jordan W. R., Ritchie J. T.**, 1971. Influence of soil water stress on evaporation root absorption and internal water status of cotton. *Plant Physiol.*, 48, 783-788.
- Kanemasu E. T., Tanner C. B.**, 1969. Stomatal diffusion resistance of snap beans. Effect of light. *Plant Physiol.*, 44, 1542-1546.
- Katerji N.**, 1982. *Etude et modélisation des transferts hydriques dans le système sol-plante-atmosphère*. Thèse d'état, Univ. Paris VII, 197 p. + annexe 97 p.
- Katerji N., Hallaire M., Perrier A., Durand R.**, 1983a. Transfert hydrique dans le végétal. I. Modélisation à l'échelle du couvert végétal en conditions naturelles. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 4, 11-26. 26.
- Katerji N., Hallaire M., Menoux-Boyer Y., Perrier A.**, 1983b. Transfert hydrique dans le végétal. II. Détermination au champ des variations de contenu en eau du couvert végétal. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 4, 171-181.
- Katerji N., Perrier A., Oulid Aissa A. K.**, 1983c. Exploration au champ et interprétation de la variation horizontale et verticale de la résistance stomatique : cas d'une culture de luzerne (*Medicago sativa* L.). *Agronomie*, 3, 847-856.
- Katerji N., Hallaire M., Durand R.**, 1984. Transfert hydrique dans le végétal. III. Simulation du rôle des paramètres caractéristiques du couvert sur l'évolution au cours de la journée du potentiel hydrique foliaire. *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 5 (2), 107-117.
- Klepper B.**, 1968. Diurnal pattern of water potential in woody plants. *Plant Physiol.*, 43, 1931-1934.
- Ludlow M. M.**, 1976. Ecophysiology of C4 grasses, 364-386 ; In : Lange O. L. et al. : « *Water and plant life* », Springer Verlag, Berlin, 536 p.
- Ludlow M. M., Ng T. T.**, 1976. Effect of water deficit on carbon dioxide exchange and leaf elongation rate of *Panicum maximum* var. *trichoglume*. *Aust. J. Plant Physiol.*, 3, 401-413.
- McPherson H. G., Slatyer R. O.**, 1973. Mechanisms regulating photosynthesis in *Pennisetum typhoides*. *Aust. J. Biol. Sci.*, 26, 329-339.
- Maertens C.**, 1981. *Etude du rôle de l'enracinement dans les transferts d'eau du sol vers l'atmosphère*. C.R. de fin d'étude d'une recherche financée par la DGRST, Station d'Agronomie de Toulouse, 30 p.
- Mederski H. J., Chen L. H., Curry R. B.**, 1975. Effect of leaf water deficit on stomatal and non stomatal regulation of net CO₂ assimilation. *Plant Physiol.*, 55, 589-593.
- Moldau K. H.**, 1972. Effects of a water deficit and the light regime on photosynthetic activity of leaves. *Sov. Plant Physiol.*, 19, 970-975.
- Monteith J. L.**, 1965. Evaporation and environment, 205-234. In : Fogg G. E. : « *The state and movement of water in living organisms* », Cambridge Univ. Press.
- Perrier A.**, 1975. Etude de l'évapotranspiration dans les conditions naturelles. III. Evapotranspiration réelle et potentielle des couverts végétaux. *Ann. Agron.*, 26, 229-243.
- Perrier A., Itier B., Bertolini J. M., Katerji N. B.**, 1976. A new device for continuous recording of the energy balance of natural surface. *Agric. Meteorol.*, 16, 71-84.
- Picot P.**, 1983. *Contribution à l'étude du comportement hydrique de descendants issus du croisement Helianthus argophyllus avec Helianthus annuus*. Mémoire de fin d'étude, Inst. Sup. Agric. Beauvais, 72 p.
- Puech J., Marty J. R., Maertens C.**, 1976. Valorisation de l'eau consommée par les cultures en présence ou non d'irrigation. *Bull. Tech. Inf. Min. Agric.*, 307, 99-103.
- Reiscocky D. C., Kaspar T. C., Taylor H. M.**, 1982. Diurnal relationship between evapotranspiration and leaf water potential of field-grown soybeans. *Agron. J.*, 74, 667-673.
- Roy J.**, 1980. *Comportement photosynthétique et hydrique de la feuille chez Dactylis glomerata L. Adaptation phénotypique et génotypique à la sécheresse*. Thèse 3^e cycle, Univ. Montpellier, 118 p. + annexe 153 p.
- Saugier B.**, 1974. *Transport de CO₂ et de vapeur d'eau à l'interface végétation-atmosphère. Interaction du microclimat avec le comportement physiologique de plantes prairiales*. Thèse Doct. d'état, Univ. Montpellier, 155 p. + annexe.
- Shimshi D.**, 1963. Effect of soil moisture and phenylmercuric acetate upon stomatal aperture, transpiration and photosynthesis. *Plant Physiol.*, 38, 713-721.
- Slatyer R. O.**, 1973. Effects of short periods of water stress on leaf photosynthesis. In : « *Symposium on plant response to climatic factors* » Slatyer R. O. ed. UNESCO, Proc. of the Uppsala Symposium, 574 p.
- Steinhardt R., Ehlers W., Van der Ploeg R. R.**, 1981. Analysis of soil water uptake from a drying loess soil by an oat crop using a simulation model. *Irrig. Sci.*, 2, 237-258.
- Sucoff E.**, 1972. Water potential in red pine : soil moisture, evapotranspiration, crown position. *Ecology*, 53, 681-686.
- Troughton J. H.**, 1969. Plant water status and carbon dioxide exchange of cotton leaves. *Aust. J. Biol. Sci.*, 22, 289-302.
- Turner N. C.**, 1969. Stomatal resistance to transpiration in three controlling canopies. *Crop Sci.*, 9, 303-307.
- Waring R. H.**, 1969. Forest plants of the eastern siskiyou : their environmental and vegetational distribution. *Northwest Sci.*, 43, 1-17.
- Willis A. J., Balasubramaniam S.**, 1968. Stomatal behavior in relation to rates of photosynthesis and transpiration in *Pelargonium*. *New Phytol.*, 67, 265-285.