

Faculté des bioingénieurs

Étude de l'impact des propriétés hydrauliques du sol sur la régulation de la transpiration du tournesol (*Helianthus annuus*) en conditions contrôlées

Auteur	Maud Henrion
Promoteur	Mathieu Javaux (SST/ELI/ELIE)
Lecteurs	Charles Biolders (SST/ELI/ELIE) Guillaume Lobet (SST/ELI/ELIA)
Année Académique	2020 - 2021

Mémoire de fin d'études présenté en vue de l'obtention du diplôme de
Bioingénieur en Sciences et technologies de l'environnement

Remerciements

Ce travail n'aurait pas vu le jour sans l'aide des personnes qui m'ont encadrée, conseillée et soutenue tout au long de l'année. Je tiens donc, avant de commencer, à les remercier chaleureusement.

Tout d'abord un grand merci à mon promoteur de mémoire, Mathieu Javaux. Je vous remercie pour la confiance que vous m'avez accordée en me laissant mener à bien (ou du moins du mieux que j'ai pu) ce projet de mémoire. Merci également pour votre disponibilité, vos nombreux conseils judicieux lors de la préparation des expériences et de l'analyse des résultats en découlant.

Je tiens ensuite à remercier tous ceux qui m'ont aidé dans la réalisation des expériences. Tianjiao Wei pour son aide avec les psychromètres et avec l'HPFM. Thomas Dagbert pour le prêt et l'explication du fonctionnement des balances, du poromètre et de la chambre à pression ainsi que pour ses réponses à mes nombreuses questions. Sébastien François pour son aide avec les tensiomètres et les sondes 5TE, ainsi que les autres membres de la cellule technique. Adrien Heymans pour son aide avec le scanner à racines. Et finalement Marc Migon de m'avoir permis de travailler seule dans un phytotron.

Je n'oublie pas Mutez Ahmed que je remercie pour ses nombreux conseils lors de l'analyse de mes résultats, pour le prêt de son poromètre et pour sa disponibilité et réactivité. Je remercie également Maria König pour m'avoir donné accès à son mémoire ainsi qu'à ses données et pour avoir répondu à mes questions.

Merci également à Charles Biolders et Guillaume Lobet d'avoir accepté d'être lecteurs de ce mémoire, en espérant que vous le trouverez intéressant.

Merci aux personnes ayant accepté de relire mon mémoire pour leur temps et leurs suggestions : Sandrine Matthys, Nathan Bemelmans et Nathalie Matthys.

Finalement un immense merci à mon entourage qui m'a soutenue tout au long de l'année, qui a su me prodiguer de bons conseils et me détendre dès que c'était possible. Un merci spécial à Nathan pour ton soutien sans failles. Merci également à ma famille : Maman, Papa, Martin, Nathan et Lise. Et merci à mes amis qui ont été avec moi durant cette année : Juliette, Sara, Lauranne, Sophie, Nadia, Aymeric et Savannah.

Table des matières

1	Introduction	1
2	Synthèse bibliographique	2
2.1	Théorie du transport de l'eau dans la plante et du stress hydrique	2
2.1.1	Notion de potentiel	2
2.1.2	Transport de l'eau depuis le sol vers l'atmosphère, à travers la plante	3
2.1.3	Transport de l'eau dans le sol	4
2.1.4	Transport de l'eau au niveau de l'interface sol - racine	6
2.1.5	Transport de l'eau dans le xylème	6
2.1.6	Transport de l'eau au niveau des stomates	7
2.1.7	Impacts de la sécheresse sur les plantes	8
2.2	Observations et modèles des réactions des plantes à la sécheresse	9
2.2.1	Classification isohydrique et anisohydrique	9
2.2.2	La cavitation pourrait-elle causer la fermeture des stomates?	11
2.2.3	La perte de conductivité du sol pourrait-elle causer la fermeture stomatique? .	12
2.2.4	Le tournesol	16
3	Objectifs	19
4	Matériels et méthodes	20
4.1	Déroulement des expériences	20
4.1.1	Caractéristiques des deux expériences	20
4.1.2	Préparation des colonnes et des substrats	21
4.1.3	Croissance des plantes	22
4.1.4	Initiation du stress	23
4.2	Mesures effectuées	25
4.2.1	Potentiel hydrique du sol	25
4.2.2	Teneur en eau volumique du sol	25
4.2.3	Conductivité électrique	26
4.2.4	Transpiration	27
4.2.5	Potentiel hydrique des feuilles	27
4.2.6	Conductance stomatique	29
4.2.7	Surface foliaire	29
4.2.8	Conductance racinaire	30

4.2.9	Surface racinaire	32
4.2.10	Masse sèche	33
4.3	Traitement des données	33
5	Résultats	35
5.1	Analyse de la fiabilité des mesures effectuées	35
5.1.1	État hydrique du sol	35
5.1.2	État hydrique des plantes	38
5.2	Évolution des différentes variables au cours du stress	40
5.2.1	Évolution de l'état hydrique des sols	40
5.2.2	Évolution de l'état hydrique des plantes	41
5.2.3	Évolution de la conductance de la plante et de la rhizosphère	43
5.2.4	Caractéristiques morphologiques des plantes	44
6	Discussion	47
6.1	Le sol et le VPD impactent-ils la réaction du tournesol à la sécheresse ?	47
6.1.1	Régulation de la transpiration en fonction de l'état hydrique du sol	47
6.1.2	Régulation de la transpiration en fonction de l'état hydrique de la plante	51
6.2	Le tournesol a-t-il un comportement typiquement anisohydrique ?	54
6.2.1	Relation entre conductance stomatique et potentiel foliaire	54
6.2.2	Relation entre potentiel foliaire mesuré à midi et avant le lever du jour	57
7	Conclusion	59
8	Perspectives	61
	Bibliographie	62
	Annexes	70
I	Fertilisation des deux substrats	70
II	Caractéristiques des deux substrats	71
III	Composition de la solution nutritive de Hoagland	72
IV	Évolution du VPD durant le stress	73
V	Utilisation de psychromètres pour mesurer le potentiel hydrique d'une plante	74
VI	Régression entre le potentiel foliaire et le potentiel du sol avant le lever du jour	77
VII	Lissage des mesures de transpiration	78
VIII	Régression entre les mesures de conductance stomatique	79
IX	Évolution du potentiel foliaire au cours du stress	80
X	Résultat des ANOVA réalisées sur la transpiration et la conductance stomatique	81
XI	Relation entre conductance de la plante, sol et stomates	82
XII	Évolution de la conductivité et du potentiel du sol en fonction de l'eau extractible	83
XIII	Évolution de la conductance stomatique en fonction de la teneur en eau du sol	84
XIV	Rapport entre la surface foliaire et racinaire	85
XV	Paramètres des régressions réalisées sur les potentiels foliaires	86

Liste des figures

2.1	Schéma du transport de l'eau à travers une plante.	3
2.2	Analogie électrique du mouvement de l'eau dans la plante.	4
2.3	Courbes typiques de conductivité hydraulique.	5
2.4	Image d'un stomate de maïs ouvert.	8
2.5	Concept des plantes isohydriques et anisohydriques décrit selon Tardieu et Simonneau (1998).	10
2.6	Courbes de vulnérabilité du xylème.	11
2.7	Lien entre humidité du sol, gradient de potentiel et ouverture des stomates.	13
2.8	Fonctions de <i>supply</i> ($E-\psi_{feuille}$) et de <i>loss</i> de Sperry et Love (2015).	14
2.9	Surface de la transpiration en fonction du potentiel du sol et des feuilles de Carminati et Javaux (2020).	15
2.10	Phases de développement du tournesol	16
4.1	Phytotron où les expériences ont été réalisées.	21
4.2	Courbes de conductivité et de rétention des deux substrats.	22
4.3	Évolution de l'état d'un plant de tournesol au cours du stress hydrique	24
4.4	Schéma d'une chambre à pression.	28
4.5	Photo prise afin de mesurer la surface d'une feuille	30
4.6	Schéma de l'HPFM et de ses différentes composantes.	31
4.7	Processus réalisé afin d'obtenir une image du système racinaire.	32
5.1	Comparaison des mesures de teneur en eau volumique réalisées par les sondes 5TE et au moyen des masses mesurées par les balances	36
5.2	Comparaison des courbes de rétention théoriques des substrats avec les mesures expérimentales	37
5.3	Comparaison du potentiel foliaire mesuré avant le lever du jour avec le potentiel du sol au même moment	38
5.4	Comparaison de la conductance stomatique mesurée par le poromètre avec celle déduite de la transpiration normalisée	39
5.5	Évolution du potentiel matriciel du sol au cours du stress.	40
5.6	Évolution de la teneur en eau volumique du sol au cours du stress.	41
5.7	Évolution de la transpiration journalière au cours du stress.	42
5.8	Évolution de la conductance stomatique au cours du stress.	42
5.9	Évolution du potentiel foliaire au cours du stress.	43

5.10	Évolution de la conductance de la plante et de la rhizosphère au cours du stress. . . .	44
5.11	Comparaison de certaines caractéristiques morphologiques des plantes en fin d'expérience.	45
5.12	Évolution de la surface foliaire entre avant et après le stress hydrique.	45
5.13	Évolution de la masse sèche des racines entre avant et après le stress hydrique.	46
6.1	Évolution de la transpiration en fonction du potentiel du sol.	49
6.2	Évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel du sol.	49
6.3	Évolution de la conductance stomatique en fonction de la teneur en eau extractible. .	51
6.4	Évolution de la transpiration en fonction du potentiel foliaire.	53
6.5	Évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire.	53
6.6	Évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire pour le tournesol.	56
6.7	Évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire pour le maïs.	56
6.8	Évolution du potentiel foliaire mesuré à midi en fonction de celui mesuré avant le lever du jour pour le tournesol.	58
6.9	Évolution du potentiel foliaire mesuré à midi en fonction de celui mesuré avant le lever du jour pour le maïs.	58
A.1	Évolution du VPD au cours du stress.	73
A.2	Chambre et positionnement des psychromètres.	74
A.3	Résultats des psychromètres de la première expérience.	75
A.4	Résultat du psychromètre de l'essai sur tige.	76
A.5	Régression entre le potentiel foliaire mesuré avant le lever du jour et le potentiel hydrique du sol	77
A.6	Comparaison de l'évolution des masses des balances avec les fonctions lissant les données	78
A.7	Régression réalisée entre les mesures de conductance stomatique mesurées avec le poromètre et celles déduites de la transpiration normalisée	79
A.8	Évolution du potentiel foliaire (à midi et avant le lever du jour) au cours du stress. . .	80
A.9	Évolution de la conductance totale de la plante et de la rhizosphère en fonction du potentiel du sol	82
A.10	Évolution de la conductance stomatique en fonction de la conductance totale de la plante et de la rhizosphère	82
A.11	Courbe théorique d'évolution de la teneur en eau extractible en fonction du potentiel hydrique du sol	83
A.12	Courbe théorique d'évolution de la conductivité hydraulique du sol en fonction de la teneur en eau extractible	83
A.13	Évolution de la conductance stomatique en fonction de la teneur en eau volumique du sol	84
A.14	Rapport entre la surface foliaire et la surface racinaire	85

Liste des tableaux

4.1	Principales caractéristiques des deux expériences menées dans le cadre de ce mémoire.	20
4.2	Conditions climatiques du phytotron durant le stress.	23
4.3	Mesures réalisées durant et à la fin du stress.	24
5.1	Évolution de la conductance racinaire au cours du stress	46
A.1	Fertilisation des deux substrats.	70
A.2	Caractéristiques principales des deux substrats	71
A.3	Composition de la solution nutritive de Hoagland.	72
A.4	p-valeur retournées des tests ANOVA	81
A.5	Valeurs optimisées des paramètres b et c des équations de Anderegg et al. (2017) . . .	86

Liste des sigles

ψ	Potentiel hydrique total
$\psi_{feuilleMD}$	Potentiel hydrique de la feuille mesuré vers midi
$\psi_{feuillePD}$	Potentiel hydrique de la feuille mesuré avant le lever du jour
$\psi_{feuille}$	Potentiel hydrique de la feuille
5TE	Sonde mesurant la teneur en eau du sol
E	Transpiration
E_{norm}	Transpiration normalisée par la surface foliaire
HPFM	<i>High Pressure Flow Meter</i> ou débitmètre haute pression
K	Conductance
SOL	<i>Stress Onset Limit</i> ou apparition de la limite du sol, du modèle Carminati-Javaux
Teros	Sonde mesurant le potentiel matriciel du sol
VPD	Déficit de pression de vapeur de l'air

Chapitre 1

Introduction

Le changement climatique augmente la fréquence et l'intensité des événements de sécheresse à travers le monde (Field et al., 2012). Ces événements vont accroître l'étendue et la sévérité des phénomènes régionaux de mort de populations de plantes ligneuses (Breshears et al., 2005), ce qui a des conséquences néfastes tant pour la faune et la flore que pour les humains. Plus largement, l'évolution du régime de température et précipitations causée par ce changement climatique mène aussi à de larges décalages géographiques de végétation. Ces décalages altèrent les cycles globaux du carbone, de l'eau et de l'énergie ce qui a un impact sur les rétroactions entre l'atmosphère et la surface de la Terre (Adams et al., 2009).

La réaction de la biosphère au changement climatique et plus particulièrement aux sécheresses est donc importante à étudier. Cependant il persiste des difficultés au niveau des modèles écosystémiques pour prédire la réponse exacte des plantes à la sécheresse. Cette réponse dépend notamment des stomates car ils constituent le mécanisme le plus évident et le plus rapide permettant à une plante de réguler sa perte d'eau en conditions sèches (Flexas et Medrano, 2002). Une incertitude est notamment présente autour de cette réponse des stomates au manque d'eau du sol ou de l'atmosphère (Sperry et al., 2016). En effet, il n'existe toujours pas de modèle faisant l'unanimité à propos du fonctionnement stomatique (Anderegg et al., 2017).

Il y a donc une nécessité de développer de meilleurs modèles décrivant la réponse des plantes à la sécheresse pour améliorer les estimations des cycles hydrologiques et du carbone ainsi que les prévisions du changement climatique. Ces modèles peuvent aussi être utilisés dans un contexte agricole afin de déterminer l'impact des conditions environnementales sur les réactions physiologiques des cultures et sur leur rendement. Le fonctionnement stomatique étant un point d'attention particulier, la réponse des stomates à la sécheresse nécessite donc de plus amples études afin d'être caractérisée et modélisée au mieux. Ce mémoire s'inscrit dans cette optique. Il étudie la réponse plus spécifique du tournesol au stress hydrique. Une attention plus particulière est portée à la détermination de la cause première de la fermeture des stomates. Pour ce faire, l'impact du type de sol sur celle-ci est notamment étudié. Une classification régulièrement utilisée pour caractériser la réponse de certaines plantes à la sécheresse est également vérifiée dans le cas du tournesol.

Chapitre 2

Synthèse bibliographique

2.1 Théorie du transport de l'eau dans la plante et du stress hydrique

Cette section aborde en premier lieu le trajet de l'eau à travers les diverses composantes d'une plante, depuis le sol vers l'atmosphère. Elle explique ensuite les différentes résistances au transport de l'eau qui existent au sein de ce trajet. Pour finir la notion de stress hydrique ainsi que ses conséquences pour une plante sont développées.

2.1.1 Notion de potentiel

Les flux d'eau dans le sol et dans les plantes font appel à la notion de potentiel hydrique. Le potentiel hydrique (noté ψ_w) est une mesure de l'énergie libre de l'eau par unité de volume. Il peut être exprimé en termes d'énergie (J/kg), de pression (Pa) ou de charge (m). Il est exprimé par rapport à une référence qui est de l'eau pure à température ambiante et pression atmosphérique standard et peut être divisé en plusieurs composantes (eq. 2.1) ; (Taiz et al., 2015a). Dans le cadre de ce mémoire, lorsqu'une référence à un potentiel est faite il s'agit du potentiel hydrique total.

$$\psi_w = \psi_{os} + \psi_p + \psi_g + \psi_m \quad (2.1)$$

Où :

- ψ_w est le potentiel hydrique total ;
- ψ_{os} est le potentiel osmotique, il représente l'effet des solutés sur le potentiel en présence d'une membrane semi-perméable ;
- ψ_p est le potentiel de pression, il représente l'effet de la pression hydrostatique sur le potentiel ;
- ψ_g est le potentiel gravitaire, il représente l'effet de la force de gravité sur le potentiel ;
- ψ_m est le potentiel matriciel, il est dû à la capillarité d'un milieu poreux (Taiz et al., 2015a).

En pratique, le potentiel de l'eau des plantes est généralement négatif (Taiz et al., 2015a). Dans un sol, le potentiel de l'eau est également négatif lorsque le sol n'est pas saturé (Robert White, 2006). L'eau circule spontanément (sans apport d'énergie) depuis les régions de haut potentiel vers celles de bas potentiel (Gardner, 1960).

2.1.2 Transport de l'eau depuis le sol vers l'atmosphère, à travers la plante

Le transport de l'eau à travers une plante, depuis le sol vers l'atmosphère, se fait selon plusieurs étapes. D'abord, l'eau présente dans le sol bouge vers les racines et est ensuite absorbée par celles-ci. Elle rejoint par la suite le xylème (un réseau de cellules conductrices servant au transport de l'eau) au moyen duquel elle est transportée jusqu'aux feuilles. Puis, l'eau traverse les stomates (pores dans les feuilles permettant les échanges gazeux entre la plante et l'atmosphère) et rejoint l'atmosphère sous forme de vapeur (Taiz et al., 2015b). Cette description du transport de l'eau est appelée tension-cohésion et est schématisée dans la figure 2.1.

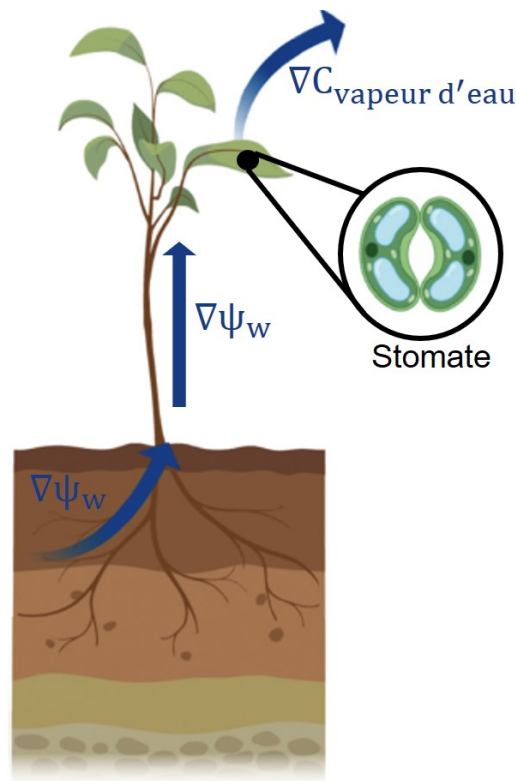


FIGURE 2.1 – Schéma du transport de l'eau à travers une plante, depuis le sol jusqu'à l'atmosphère. L'absorption d'eau par les racines est due au gradient de potentiel. L'eau circule ensuite dans le xylème depuis les racines vers les feuilles à cause d'un gradient de potentiel. Enfin, l'eau s'évapore des feuilles vers l'atmosphère par les stomates à cause d'un gradient de concentration de vapeur d'eau. Adapté de Javaux et Carminati (2020).

Le transfert d'eau dans la plante peut aussi être représenté à l'aide d'une analogie électrique (fig. 2.2). Différents points du système sont alors isolés : le sol, l'interface entre le sol et les racines, le xylème dans les racines, les feuilles et l'atmosphère. Ces points sont représentés par la valeur du potentiel en ces endroits. L'eau circule d'un point à l'autre suivant les gradients de potentiel. Entre ces points il y a des résistances au mouvement de l'eau (Jarvis, 1976). Le concept de conductance peut aussi être utilisé, cela correspond à l'inverse de la résistance. L'eau se déplace donc plus facilement si la conductance est élevée et inversement si elle est faible. Les différentes conductances considérées sont celles de la rhizosphère, des racines, du xylème et des stomates (Javaux et Carminati, 2020). Elles

seront développées dans les sections suivantes. Pour résumer, la transpiration est fonction d'une part de la différence de potentiel entre deux points et d'autre part des résistances (ou conductances) au mouvement de l'eau (éq. 2.2).

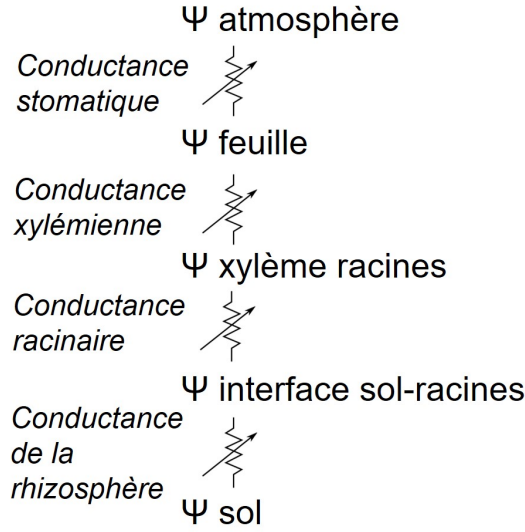


FIGURE 2.2 – Analogie électrique du mouvement de l'eau dans la plante depuis le sol jusqu'à l'atmosphère. L'eau se déplace entre deux points à cause d'un gradient de potentiel et sa vitesse de déplacement est déterminée par la conductance des éléments entre les deux points. Adapté de Javaux et Carminati (2020).

$$E = \frac{\psi_2 - \psi_1}{R} \quad (2.2)$$

Où :

- E est le flux de transpiration ;
- $\psi_2 - \psi_1$ est la différence de potentiel hydrique entre le début et la fin du parcours ;
- R est la résistance du parcours considéré (van den Honert, 1948).

La transpiration des plantes est nulle pendant la nuit et faible le matin et le soir. Elle est maximale au milieu de la journée (soit aux alentours de 14 h généralement). La conductance des stomates suit la même évolution (Tardieu et al., 2017). Le potentiel foliaire suit également une évolution durant la journée, il est alors minimum en milieu de journée, quand la transpiration est maximale (Hochberg et al., 2018). Étant donné qu'il n'y a en principe pas de transpiration durant la nuit, le potentiel dans la feuille est alors égal à ce moment-là à celui du sol.

2.1.3 Transport de l'eau dans le sol

Le flux d'eau dans le sol est défini selon l'équation 2.3. La vitesse de déplacement de l'eau dans le sol dépend donc d'une part du gradient de potentiel et d'autre part de la conductivité hydraulique.

$$J_w = -K \frac{dH}{dx} \quad (2.3)$$

Où :

- J_w est la densité de flux, soit le volume d'eau traversant une certaine aire par unité de temps (m/s) ;
- K est la conductivité hydraulique du sol (m/s) ;
- dH/dx est le gradient de potentiel hydrique total (exprimé en charge, avec $\psi = gH$) par une distance x dans la direction du flux (m/s) ; (Robert White, 2006).

L'état hydrique du sol peut donc notamment être défini grâce au potentiel (équ. 2.1). Le potentiel hydrique du sol a une composante gravitaire importante. Si une pression se développe sur le sol à cause d'une couche d'eau, la composante de pression est également importante tandis que lorsque le sol n'est pas saturé c'est la composante matricielle qui est conséquente (Robert White, 2006). En général la composante matricielle est la plus importante (METER group, 2020). L'eau circule dans le sol en réponse à un gradient de potentiel. Comme le potentiel est très négatif lorsque le sol est sec, l'eau se déplace généralement en direction des endroits les plus secs dans le sol. Ainsi, l'eau se dirige vers les racines qui prélèvent de l'eau dans leur environnement (Gardner, 1960). Le potentiel diminue généralement de façon non-linéaire autour de celles-ci (Carminati et al., 2020).

La conductivité hydraulique du sol détermine la facilité du flux d'eau dans le sol (Robert White, 2006). Elle change directement avec un changement de teneur en eau (Carminati et al., 2020). La conductivité hydraulique du sol diminue de plusieurs ordres de grandeur lorsque le sol s'assèche, ce qui diminue la mobilité de l'eau (Draye et al., 2010). Aussi, la conductivité hydraulique est plus élevée pour les sols ayant une texture plus grossière dans des conditions humides. En revanche, elle diminue aussi plus rapidement pour ces sols lorsqu'ils s'assèchent (fig. 2.3).

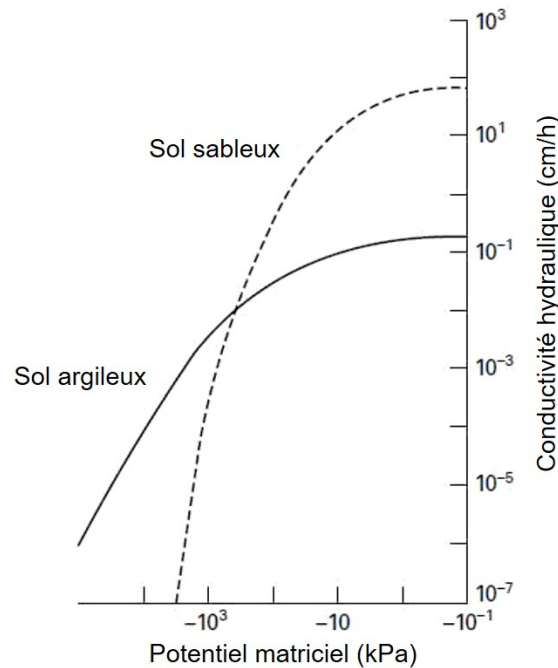


FIGURE 2.3 – Courbes typiques d'évolution de conductivité hydraulique en fonction du potentiel matriciel pour un sol sableux et un sol argileux. La diminution du potentiel matriciel se produit en même temps que la diminution de teneur en eau du sol. Adapté de Robert White (2006).

2.1.4 Transport de l'eau au niveau de l'interface sol - racine

Lorsque l'eau du sol s'approche d'une plante elle se trouve alors dans une zone appelée rhizosphère, définie comme le volume de sol entourant le système racinaire d'une plante et influencé par celui-ci. Ensuite, l'eau entre dans les racines au niveau de leurs extrémités, qui sont plus perméables à l'eau (Taiz et al., 2015b). Les poils racinaires peuvent aussi absorber de l'eau, surtout dans des sols qui s'assèchent (Slatyer, 1960). L'eau traverse les différentes couches de cellules, depuis l'épiderme jusqu'à atteindre l'endoderme selon différents trajets (Taiz et al., 2015b). L'entrée d'eau dans les racines est causée par un gradient de potentiel hydrique, ce dernier étant plus faible dans les racines à cause de l'évaporation de l'eau depuis les feuilles (Slatyer, 1960). Le flux radial d'eau vers les racines dépend de la transpiration et est régulé par la conductance hydraulique de la plante et la conductivité hydraulique du sol (Carminati et Javaux, 2020).

La conductance de l'interface sol - racine peut être calculée selon l'équation 2.4. Elle comprend les conductances du sol, de l'interface entre celui-ci et les racines et des racines. La conductance de la rhizosphère dépend notamment du sol, des poils racinaires, du mucilage (exsudats racinaires), des mycorrhizes (symbiose avec des champignons) et de l'architecture racinaire. La conductance du système racinaire dépend de l'architecture et de l'anatomie racinaire (Javaux et Carminati, 2020). La résistance au niveau des racines est une des plus importantes au transport de l'eau (Tardieu et al., 2017); (Connor et Hall, 1997).

$$\frac{1}{K_{sol-racine}} = \frac{1}{K_{sol}} + \frac{1}{K_{interface}} + \frac{1}{K_{racine}} \quad (2.4)$$

Où :

- $K_{sol-racine}$ est la conductance au niveau du sol et des racines ;
- K_{sol} est la conductance du sol ;
- $K_{interface}$ est la conductance de l'interface entre le sol et la racine ;
- K_{racine} est la conductance de la racine (Rodriguez-Dominguez et Brodribb, 2020).

2.1.5 Transport de l'eau dans le xylème

L'eau circule dans le xylème depuis les racines jusqu'au feuilles. Le xylème représente ainsi la plus longue partie du transport de l'eau dans une plante et a la spécificité d'offrir peu de résistance au mouvement de l'eau. Le xylème est constitué de deux grands types de cellules transportant l'eau : les éléments de vaisseaux et les trachéides. L'eau traverse le xylème car une large tension est créée dans les feuilles à cause de l'évaporation de l'eau ce qui induit une différence de potentiel et tire l'eau depuis les racines. Ceci est possible grâce à la cohésion de grandes colonnes d'eau dans le xylème (Taiz et al., 2015b).

La conductance xylémienne est influencée par le nombre et le rayon des éléments de vaisseaux ainsi que par la cavitation (Javaux et Carminati, 2020). La cavitation est un phénomène empêchant certaines cellules du xylème de fonctionner. Celle-ci correspond à la rupture de la colonne d'eau à cause de

l'entrée d'air dans le xylème. La conséquence de la cavitation est l'embolisme, c'est le remplissage des éléments de vaisseaux et des trachéides par de l'air (de Campos Siega et al., 2018). La cavitation est due au fait que l'eau dans le xylème est métastable à cause de la tension très importante qui peut s'y développer et peut donc rapidement être convertie en phase gazeuse (Sperry, 1995). La cavitation peut se produire au niveau du xylème dans les racines, la tige ou les feuilles (Brodrribb et Holbrook, 2003) en fonction des conditions. Elle est surtout présente dans les racines pour les plantes ligneuses (Sperry et al., 2002). Les conséquences de la cavitation sont la diminution des capacités de transport d'eau (Taiz et al., 2015b) et éventuellement, en cas d'embolisme important, la déshydratation ou la mort de la plante (Taiz et al., 2015b); (de Campos Siega et al., 2018).

Les plantes ont des stratégies pour minimiser les conséquences de la cavitation. D'abord, les bulles d'air ne savent pas circuler entre les cellules du xylème. Ainsi, si une cellule est embolisée, l'eau peut la contourner. Ensuite, certaines plantes développent une pression positive pour chasser les bulles d'air (Tyree et Sperry, 1988). Puis, les vaisseaux embolisés peuvent parfois être remplis à nouveau (Sperry et Love, 2015). Enfin des plantes forment des nouveaux conduits xylémiens chaque année, les anciens conduits éventuellement embolisés sont donc remplacés et la plante retrouve sa capacité de transport initiale (Taiz et al., 2015b).

2.1.6 Transport de l'eau au niveau des stomates

Arrivée au niveau des feuilles, l'eau quitte le xylème et rejoint les cellules du mésophylle. Elle peut ensuite sortir de la plante par les stomates, des pores présents sur l'épiderme des feuilles. Ils sont constitués de deux cellules appelées cellules de garde (fig. 2.4). Ils contrôlent les échanges gazeux entre la plante et son environnement, principalement composés de l'entrée de CO_2 (consommé le jour pour la photosynthèse) et de la sortie de vapeur d'eau (Lawson et Morison, 2004). Lorsque les stomates sont ouverts, l'eau s'évapore et diffuse selon un gradient de concentration de vapeur d'eau (Taiz et al., 2015b). Ainsi, plus le déficit de pression de vapeur (ou *vapor pressure deficit*, VPD) ambiant est élevé, moins il y a d'humidité dans l'air et plus le flux d'eau à travers les stomates est important. Les stomates présentent une des résistances les plus importantes (avec les racines) au mouvement de l'eau dans la plante (Tardieu et al., 2017).

Les stomates peuvent être ouverts pour maximiser la capacité photosynthétique ou fermés pour minimiser les pertes en eau. Cette régulation est réalisée par l'évolution de la turgescence des cellules de garde. Lorsqu'elles sont turgescentes, les stomates sont ouverts et lorsqu'elles ont un faible contenu en eau, les stomates se ferment. Les signaux des plantes qui régulent le comportement stomatique sont chimiques, hydrauliques et électriques (Huber et al., 2019); (Tardieu et Davies, 1993). L'ouverture des stomates est régulée par des facteurs internes et externes. Les facteurs internes sont par exemple l'acide abscissique (Gutschick et Simonneau, 2002), la conductivité xylémienne, l'état hydrique des feuilles, le potentiel de celles-ci (Medrano et al., 2002) et l'âge des feuilles (Vos et Oyarzun, 1987). Certains facteurs externes sont les suivants : l'illumination, les concentrations en CO_2 , l'humidité (Lawson et Morison, 2004) et la température (Jarvis, 1976).

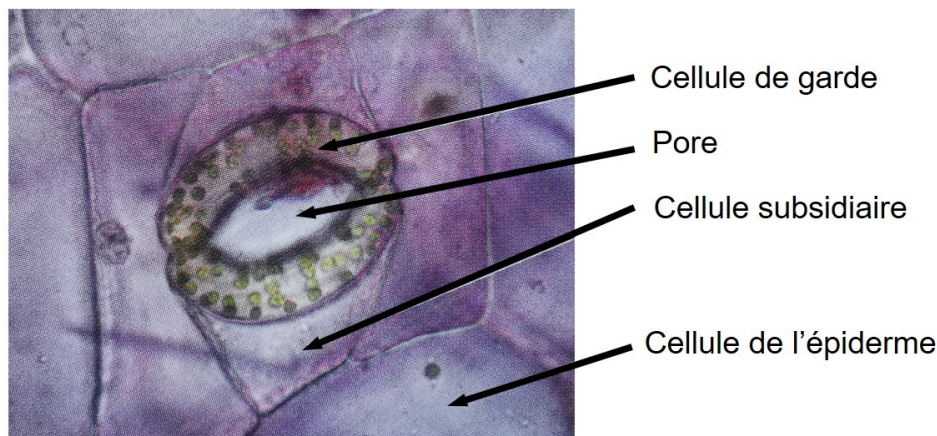


FIGURE 2.4 – Image d'un stomate de maïs ouvert. Ce pore est formé par deux cellules de garde présentes dans l'épiderme de la feuille. Adapté de Taiz et al. (2015b).

2.1.7 Impacts de la sécheresse sur les plantes

Une sécheresse a lieu lorsqu'une plante ne parvient pas à rencontrer sa demande en transpiration à partir des réserves hydriques du sol. D'un point de vue hydraulique, la sécheresse a un impact au niveau des différentes composantes du transport de l'eau. Lorsque le sol s'assèche, son potentiel et sa conductivité hydrauliques diminuent, ce qui fait baisser le potentiel dans le xylème et dans la feuille (Turner et al., 1985). Si ce potentiel foliaire diminue trop, les stomates doivent diminuer leur conductance, ce qui fait décroître le flux transpiratoire (Vanaja et al., 2011). La diminution de teneur en eau du sol peut être comparée à l'augmentation du déficit de pression de vapeur (VPD) car ils affectent de la même façon la transpiration en diminuant le potentiel foliaire et la conductance stomatique (Turner et al., 1984) ; (Rogiers et al., 2012). Il semble exister un lien certain entre la régulation stomatique et le potentiel hydrique de la feuille. Selon Anderegg et al. (2017), les stomates répondent directement au potentiel foliaire. Cette réponse des stomates se produirait à partir d'un certain seuil de potentiel (Huber et al., 2019) ; (Brodribb et Holbrook, 2003) ; (Bond et Kavanagh, 1999). Une autre régulation courante en cas de sécheresse consiste en la production d'acide abscissique (ABA), un messenger chimique (Schurr et al., 1992). Ainsi, l'augmentation de la concentration d'ABA dans les feuilles de la plante va induire une fermeture stomatique (Kriedemann et al., 1972).

Outre la régulation stomatique qui est la stratégie la plus évidente pour limiter les pertes en eau, il existe d'autres mécanismes utilisés par les plantes pour répondre aux sécheresses. Ceux-ci sont de différents ordres : anatomique (changement de structure du xylème ou des feuilles), morphologique (profondeur et architecture des racines), symbiotique (association avec des mycorhizes) et de développement (effeuillage) ; (Körner, 2019).

La sécheresse a également un impact sur le métabolisme de la plante et diminue la photosynthèse (Medrano et al., 2002). Enfin, une sécheresse sévère peut entraîner la mort des plantes (Breshears et al., 2005). Celle-ci peut alors être due à plusieurs raisons : la disruption du continuum capillaire entre le sol et les racines (Körner, 2019), le manque de carbone causé par la fermeture des stomates (Adams et al., 2009), la cavitation et la vulnérabilité aux nuisibles (Sperry et Love, 2015) entre autres.

2.2 Observations et modèles des réactions des plantes à la sécheresse

2.2.1 Classification isohydrique et anisohydrique

Un modèle conceptualise la réponse d'une plante à la sécheresse en la classant dans une des deux classes suivantes : isohydrique ou anisohydrique. Ce classement permet de résumer sommairement le comportement d'une plante en situation de stress hydrique et d'en déduire des caractéristiques physiologiques. Pour résumer, les plantes isohydriques ont une régulation stomatique plus stricte que les plantes anisohydriques (Hochberg et al., 2018). Cependant la définition des plantes isohydriques et anisohydriques a évolué dans le temps et il existe encore actuellement de nombreuses définitions différentes (Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017).

La définition moderne la plus utilisée aujourd'hui (Hochberg et al., 2018) est celle de Tardieu et Simonneau (1998) qui définit une plante anisohydrique comme une plante dont le potentiel hydrique de la feuille diminue directement quand le potentiel du sol diminue tandis qu'une plante isohydrique garde un potentiel foliaire constant le plus longtemps possible, peu importe l'humidité du sol et les conditions environnementales (fig. 2.5). Ainsi, les plantes isohydriques ferment leurs stomates plus tôt en conditions de sécheresse et à des potentiels foliaires moins négatifs (Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017). Les plantes anisohydriques, elles, sont soumises à des potentiels foliaires plus bas (Tardieu et al., 2017) et sont donc plus sujettes aux dommages hydrauliques (Martin-StPaul et al., 2017). Les plantes anisohydriques tendent à occuper des espaces plus sujets aux sécheresses (McDowell et al., 2008). D'autres définitions basées sur l'évolution des potentiels existent, par exemple : les plantes isohydriques ont des plus petites fluctuations journalières en potentiel foliaire, les stomates des plantes isohydriques se ferment à un potentiel du sol plus faible (Hochberg et al., 2018), la pente de diminution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire est plus faible pour les plantes anisohydriques (Klein, 2014), ou les plantes isohydriques ont une moindre variabilité saisonnière du potentiel foliaire (Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017). La relation entre le potentiel foliaire mesuré à midi ($\psi_{feuilleMD}$), qui correspond au potentiel minimal ressenti par la plante durant une journée, et celui mesuré avant le lever du jour ($\psi_{feuillePD}$), qui correspond en théorie au potentiel du sol, peut aussi être utilisée dans cette classification. Ainsi, une plante anisohydrique garde un $\psi_{feuilleMD}$ environ constant quand $\psi_{feuillePD}$ diminue. La pente de $\psi_{feuilleMD}$ en fonction de $\psi_{feuillePD}$ est donc inférieure à 1. Les plantes anisohydriques de leur côté ont un $\psi_{feuilleMD}$ et un $\psi_{feuillePD}$ qui diminuent en même temps, la pente entre les deux est donc de l'ordre de 1 ou supérieure (Martínez-Vilalta et al., 2014) ; (Meinzer et al., 2016). Une dernière classification intègre les concentrations d'acide abscissique. Pour les plantes isohydriques, la réponse des stomates à la concentration d'ABA dans le xylème dépend de la demande évaporative ou du potentiel foliaire. Tandis que pour les plantes anisohydriques, il n'y a pas de lien entre les informations chimiques et hydrauliques, et il y a une relation constante entre l'ABA et la régulation stomatique. Le comportement stomatique serait alors dépendant de deux relations : la réaction de l'ABA au statut en eau du sol et la réaction de la conductance stomatique à la concentration d'ABA (Tardieu et Simonneau, 1998).

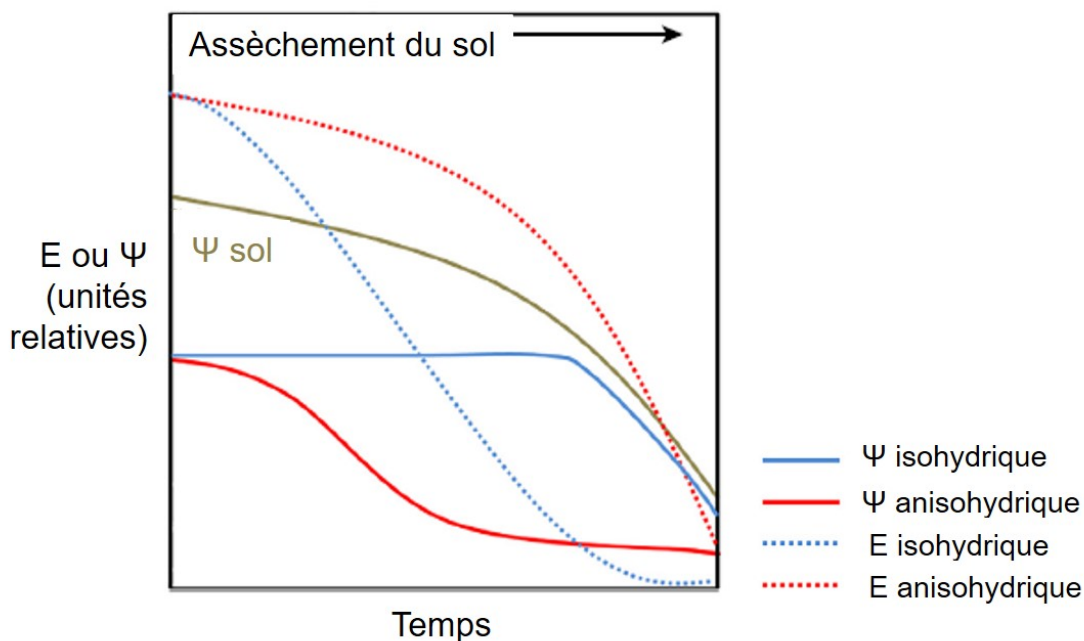


FIGURE 2.5 – Concept des plantes isohydriques et anisohydriques décrit selon Tardieu et Simonneau (1998). Lorsque le sol s’assèche, le potentiel hydrique (ψ) des plantes isohydriques est maintenu relativement constant ce qui fait diminuer leur transpiration (E). Le potentiel des plantes anisohydriques diminue plus rapidement en réponse à la sécheresse ce qui maintient une transpiration plus élevée au début. Adapté de Hochberg et al. (2018).

Cette classification est très utile pour résumer le comportement de plantes en situation de sécheresse et également pour comparer des espèces entre elles. Elle est également utile dans la modélisation du comportement des plantes, en particulier en réponse au changement climatique (McDowell et al., 2008). Cette classification est cependant controversée pour plusieurs raisons aujourd’hui. D’abord parce que les plantes sont plutôt situées sur un continuum entre isohydrique et anisohydrique et correspondent rarement à l’un des deux comportements théoriques (Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017) ; (Sperry et Love, 2015).

Ensuite, il est difficile d’établir un lien entre la régulation du potentiel foliaire et le contrôle stomatique. Martínez-Vilalta et Garcia-Forner (2017) ont réalisé deux méta-analyses à l’aide de données de la littérature reprenant entre autres les potentiels foliaires et les conductances stomatiques des plantes. La première compare des espèces de différents environnements et a montré que des potentiels foliaires plus bas ou fluctuants pouvaient correspondre à une plus grande fermeture des stomates ce qui est contraire à la définition isohydrique et anisohydrique. La deuxième compare des plantes dans un même site et n’a pas su montrer de lien entre la dynamique des potentiels foliaires et la régulation des stomates. En conclusion la régulation du potentiel foliaire ne semble pas être corrélée à la régulation stomatique, la classification isohydrique ou anisohydrique définie en termes de régulation du potentiel foliaire n’est donc pas un bon indicateur de la vulnérabilité d’une plante à la sécheresse. Si la classification en isohydrique et anisohydrique continue à être utilisée il faudrait donc l’étendre à d’autres paramètres que le potentiel foliaire. Ainsi, la sensibilité de la transpiration et de la conductance du système à la diminution de teneur en eau seraient des paramètres intéressants (Martínez-Vilalta et Garcia-Forner, 2017) ; (Hochberg et al., 2018).

Enfin, le comportement plutôt isohydrique ou anisohydrique n'est pas basé uniquement sur la physiologie de la plante. Hochberg et al. (2018) soutiennent que la relation entre la plante et l'eau dépend aussi de son environnement. Ils ont montré que le comportement hydraulique d'une plante dépend du potentiel du sol. Par exemple, dans le cas de sols bien humides la plupart des plantes ont un comportement qui peut être qualifié d'anisohydrique. Parallèlement, Charrier et al. (2018) ont montré qu'avec une intensité de stress hydrique augmentant, une plante passe d'un comportement plus anisohydrique à un comportement davantage isohydrique. Ceci mène également à la conclusion que cette classification n'est pas d'une grande aide pour comparer les réactions des plantes à la sécheresse.

2.2.2 La cavitation pourrait-elle causer la fermeture des stomates ?

Une première théorie est que la cavitation induit la fermeture des stomates. Elle est aussi appelée *hydraulic failure* (échec hydraulique) en référence aux dommages importants que la cavitation peut induire sur l'hydraulique du xylème. Il est largement admis que la sécheresse fait diminuer le potentiel de la plante et augmente donc le risque de cavitation (Sperry, 1995) ; (Tyree et Sperry, 1988). L'impact de la cavitation sur le flux d'eau à travers le xylème est quantifié grâce à des courbes de vulnérabilité (fig. 2.6) ; (Taiz et al., 2015b). La fermeture stomatique en réponse à la sécheresse serait donc le premier mécanisme de défense contre la cavitation, empêchant celle-ci de causer un dysfonctionnement trop important du xylème (Tyree et Sperry, 1988) ; (Sperry et al., 2002) ; (Cochard, 2002). Tyree et Sperry (1988) ont par ailleurs dressé une conclusion alarmante selon laquelle la majorité des plantes ligneuses fonctionneraient proche du point de dysfonctionnement du xylème.

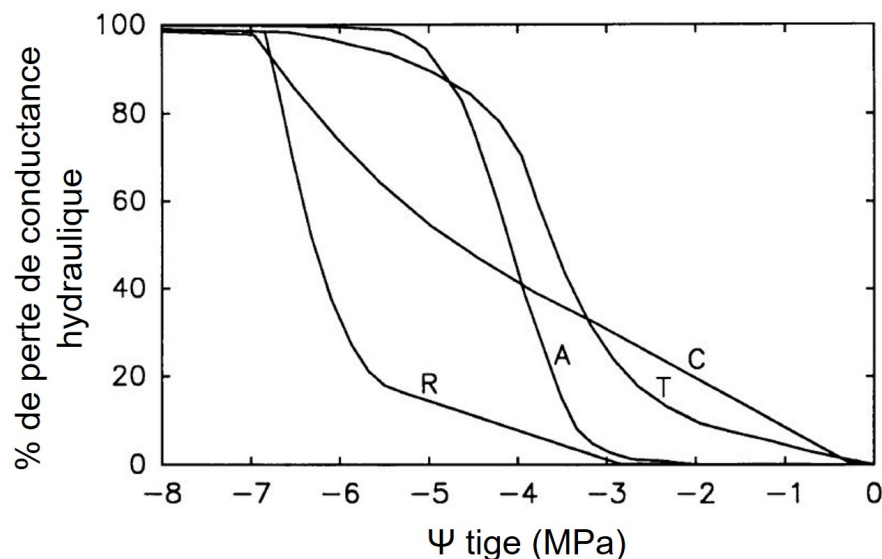


FIGURE 2.6 – Courbes de vulnérabilité présentant le pourcentage de perte de conductance hydraulique du xylème en fonction du potentiel de la tige pour différentes espèces : *Rhizophora* (R), *Acer* (A), *Thuja* (T) et *Cassioupéra* (C). Adapté de Tyree et Sperry (1988).

Il existe cependant des faiblesses à cette théorie et celle-ci est de plus en plus remise en question actuellement. En premier lieu, les stomates ne semblent pas se fermer aux potentiels causant des risques de cavitation. En pratique la plupart des plantes possèdent une marge de sécurité, c'est-à-dire

que les stomates se ferment avant l'échec complet du système hydraulique (Sperry, 1995). Ainsi, le potentiel hydrique où les stomates se ferment est moins négatif que celui causant l'embolisme (Martin-StPaul et al., 2017). Tyree et Sperry (1988) établissent que cette marge est petite afin de maintenir l'assimilation du CO_2 le plus longtemps possible. Ceci est contredit par plusieurs nouvelles études, celle de Anderegg et al. (2017) sur 34 espèces ligneuses montre qu'à un potentiel correspondant à 50 % de fermeture stomatique il y a en moyenne une perte de conductivité hydraulique de seulement moins de 15 %. Celle de Martin-StPaul et al. (2017) soutient que pour 67 % des plantes, les stomates se ferment avant qu'il n'y ait le moindre embolisme. Et finalement Cochard (2002) a montré une perte de conductance limitée, de seulement 10 % sur du maïs durant une sécheresse. Les stomates se ferment donc relativement rapidement lorsque le potentiel hydrique diminue, avant que le risque de cavitation n'apparaisse.

Un deuxième argument est basé sur le fait que, même ayant subi de la cavitation, le xylème peut transporter suffisamment d'eau. La théorie d'*hydraulic failure* est basée sur l'hypothèse qu'il y a une demande pour une conductance intacte du xylème durant des sécheresses sévères. Cependant, durant des sécheresses sévères la demande pour un flux d'eau est presque nulle à cause de la fermeture des stomates. Ainsi, seule une petite fraction du xylème est suffisante pour transporter le faible flux d'eau en cas de sécheresse. Ceci est bien le cas dans les gammes d'embolismes sévères rencontrées dans la nature (perte de 50 à 90 % de la conductivité du xylème) il reste toujours suffisamment de xylème efficient pour transporter le faible flux d'eau (Körner, 2019).

2.2.3 La perte de conductivité du sol pourrait-elle causer la fermeture stomatique ?

La majorité des études réalisées sur la régulation stomatique négligent le rôle de l'hydraulique du sol et des racines (Hayat et al., 2020). Cependant, une vision émergente met l'accent sur ces composantes. Celle-ci fait l'hypothèse que la perte de conductivité hydraulique du sol cause la fermeture des stomates dans des sols secs (Carminati et Javaux, 2020).

Théorie

Lorsque le sol s'assèche, la conductivité hydraulique de celui-ci diminue de plusieurs ordres de grandeur, en particulier à proximité des racines. Parallèlement, le gradient de potentiel hydrique autour des racines augmente sévèrement (section 2.1.3). La diminution de conductivité hydraulique autour des racines cause une diminution de la conductance hydraulique du système sol - plante (éq. 2.5) au niveau du sol et des racines (Hayat et al., 2020). Ceci est causé par une diminution importante de la conductance du sol et de l'interface sol - racines (éq. 2.4), causée ici par une perte de contact entre le sol et les racines. Les plantes ferment leurs stomates parallèlement à la diminution de conductance du système sol - plante. La fermeture des stomates se produit alors à des potentiels bien supérieurs à ceux causant une cavitation du xylème (Rodriguez-Dominguez et Brodribb, 2020). Ceci peut aussi être exprimé en fonction du potentiel, les stomates se ferment à l'apparition d'un gradient de potentiel important autour des racines (fig. 2.7).

$$K_{sol-racine} = \frac{E}{\psi_{sol} - \psi_{tige}} \quad (2.5)$$

Où :

- $K_{sol-racine}$ est la conductance au niveau du sol et des racines ;
- E est la transpiration ;
- ψ_{sol} est le potentiel hydrique du sol ;
- ψ_{tige} est le potentiel hydrique de la tige.

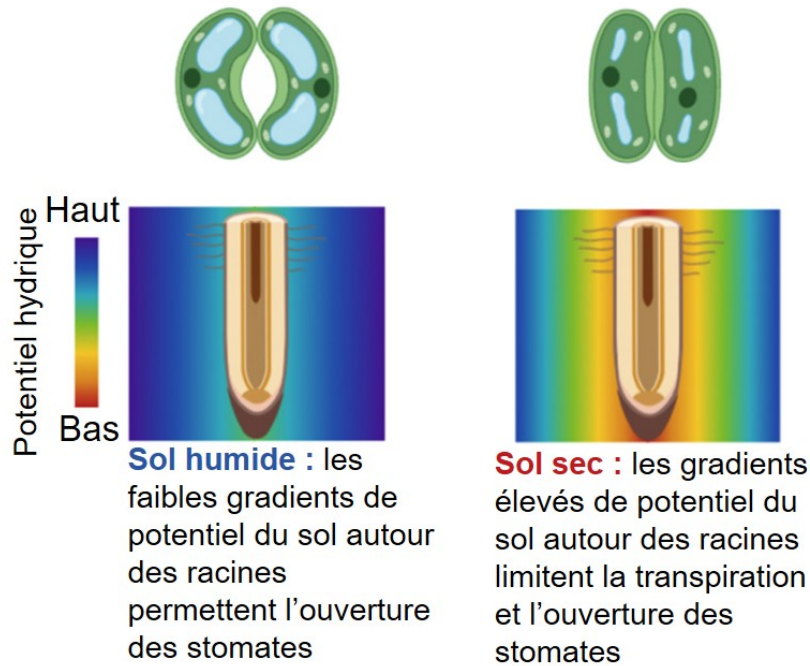


FIGURE 2.7 – Dans des sols humides, les stomates peuvent s'ouvrir. Dans des sols plus secs, la conductivité hydraulique du sol diminue beaucoup et les gradients de potentiel autour des racines s'accroissent, les stomates vont donc se fermer. Adapté de Carminati et Javaux (2020).

Modèles

La théorie de *supply - loss* (approvisionnement - perte) de Sperry et Love (2015) modélise la réponse de la transpiration à la sécheresse et est aussi basée sur l'hypothèse que le sol est limitant. Ce modèle est un modèle du comportement stomatique basé sur l'hypothèse que les stomates maximisent le gain en carbone de façon relative à une pénalité due à l'ouverture des stomates (Wang et al., 2020). La fonction de *supply* est définie par la transpiration potentielle en fonction du potentiel foliaire ($E-\psi_{feuille}$). La fonction de *loss* permet de déterminer comment la régulation stomatique exploite l'offre d'eau en limitant les pertes de conductance hydraulique et la cavitation (fig. 2.8). Cette théorie conclut que les stomates se ferment quand la conductance hydraulique du système sol - plante chute afin d'éviter les non linéarités dans la relation $E-\psi_{feuille}$.

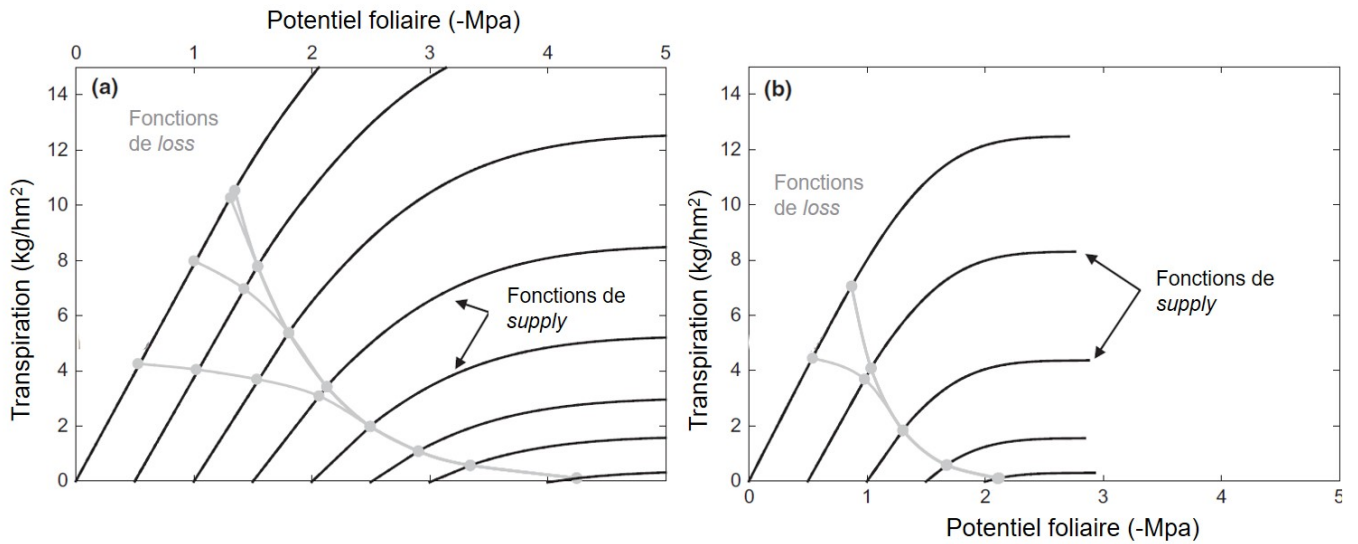


FIGURE 2.8 – Superposition des fonctions de *supply* ($E-\psi_{feuille}$) et de *loss* (régulation stomatique). La figure a) représente une plante résistante d'un point de vue hydraulique et la b) une plante moins résistante et susceptible à la cavitation. Les stomates se ferment pour éviter la non linéarité de la relation $E-\psi_{feuille}$. Adapté de Sperry et Love (2015).

Cette théorie peut aussi être représentée selon le modèle Carminati-Javaux. Celui-ci représente l'état d'une plante à l'aide d'une surface de la transpiration en fonction des potentiels hydriques du sol et des feuilles. Cette surface représente tous les états hydrauliques que la plante peut physiquement emprunter (fig. 2.9). Quand le sol est mouillé (et que son potentiel est élevé et proche de zéro), l'augmentation de transpiration est linéaire en fonction de la diminution de potentiel foliaire. Ensuite, l'augmentation n'est plus linéaire à cause du risque de cavitation. Quand le sol est sec (son potentiel est plus négatif), sa conductivité hydraulique diminue rapidement ce qui cause une déviation de la linéarité (Carminati et Javaux, 2020). Ainsi, il existe une transpiration critique à partir de laquelle la courbe dévie de la linéarité pour tous les potentiels (Sperry et Love, 2015). La *Stress Onset Limit* (apparition de la limite du sol ou SOL) est la courbe divisant la zone linéaire de la zone non linéaire de la surface. Cette SOL est choisie comme l'endroit où la variation de la transpiration par rapport à la variation de potentiel foliaire ($\delta E / \delta \psi_{feuille}$) est inférieure à 80 % de sa valeur maximale. Dans la zone linéaire, il n'y a pas de diminution de la conductivité du sol ou du xylème. Dans la zone non linéaire, il y en a une ce qui diminue la conductance du flux d'eau et va diminuer fortement le potentiel foliaire pour une petite augmentation de transpiration. Une stratégie que les plantes pourraient emprunter serait donc de fermer leurs stomates lorsque la courbe SOL est franchie. Le mécanisme par lequel la plante pourrait ressentir la variation de la transpiration par rapport au potentiel foliaire est cependant inconnu (Carminati et Javaux, 2020).

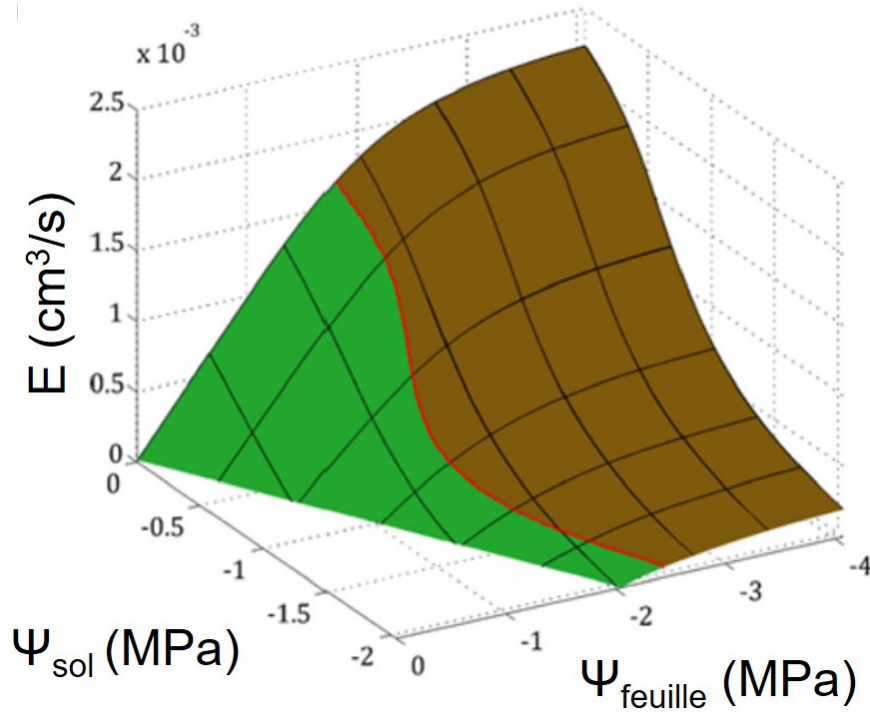


FIGURE 2.9 – Surface de la transpiration en fonction du potentiel du sol et des feuilles. La courbe SOL en rouge sépare la zone linéaire en vert de la zone non linéaire en brun. La zone non linéaire est explorée lorsqu’il y a des diminutions de conductivité du sol (dans des sols secs) ou du xylème (quand la transpiration est élevée). Les plantes ferment généralement leurs stomates afin de ne pas se retrouver dans la zone non linéaire. Adapté de Carminati et Javaux (2020).

Preuves expérimentales

L’analyse d’un jeu de données de 14 plantes ligneuses a conclu que 11 d’entre elles avaient des stomates qui les maintenaient dans la zone linéaire de la relation entre la transpiration et le potentiel foliaire ($E-\psi_{\text{feuille}}$) ; (Carminati et Javaux, 2020).

Des expériences ont aussi été réalisées sur différentes plantes. Elles utilisent une chambre à pression. Ce système maintient le xylème des racines à une pression atmosphérique et évite la cavitation. Cela permet que le non-linéarité de la surface soit uniquement causée par la diminution de conductivité du sol étant donné que la cavitation est empêchée (Carminati et Javaux, 2020). Ce système permet que les plantes restent tout de même intactes et les relations entre le sol, les racines et l’eau ne soient pas changées (Cai et al., 2020). Les expériences ont été réalisées sur du blé (*Triticum aestivum*) par Carminati et Javaux (2020), des tomates (*Solanum lycopersicum*) par Abdalla et al. (2021), du maïs (*Zea mays*) par Hayat et al. (2020) et du mil (*Pennisetum glaucum*) par Cai et al. (2020). Les stomates se ferment bien proche de la SOL pour le blé, les tomates et le maïs. Les relations $E-\psi_{\text{feuille}}$ sont linéaires dans des sols humides et non linéaires dans des sols secs pour les tomates et le maïs.

2.2.4 Le tournesol

Le tournesol ou *Helianthus annuus* est une céréale annuelle cultivée principalement en vue de produire de l'huile. La production de graines de tournesol correspond en effet à 8,5 % de la production d'huile mondiale (Vanaja et al., 2011). Le tournesol est une dicotylédone et une plante C3. Le tournesol peut atteindre de grandes hauteurs, jusque deux mètres, et possède une grande inflorescence en capitule de plus d'une dizaine de centimètres de diamètre. Il est pourvu d'un système racinaire pivotant très profond, allant parfois jusqu'à deux mètres de profondeur, lui permettant d'atteindre des réserves en eau difficilement accessibles. Sa densité racinaire est par contre peu importante, surtout en profondeur. Le développement de la plante se fait selon plusieurs étapes, reprises dans la figure 2.10.

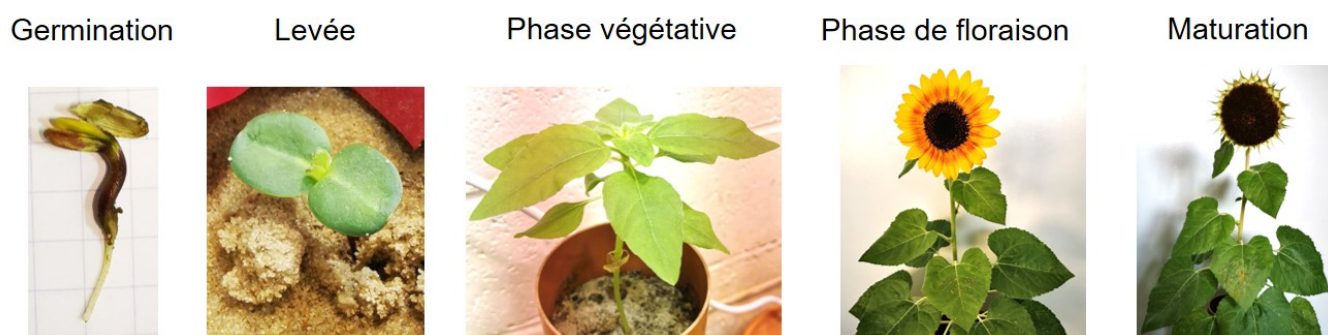


FIGURE 2.10 – Phases de développement du tournesol (Connor et Hall, 1997).

Les sécheresses sont des événements importants concernant la culture des tournesols. Celles-ci diminuent en effet, plus ou moins grandement, le rendement de ces plantes. Cette diminution dépend de l'état de croissance des plantes (elle est plus forte si la sécheresse apparaît au moment de la floraison), de la sévérité de la sécheresse ainsi que de la tolérance du génotype. Les sécheresses ont des impacts sur la physiologie des plantes : elles causent une diminution de hauteur de tige, une diminution de diamètre de tige, une diminution de la taille de l'inflorescence, une diminution du nombre de feuilles ainsi que de la surface foliaire (Rauf, 2008). Une augmentation de la longueur racinaire a souvent lieu en parallèle, le rapport *shoot/root* (rapporte entre la surface foliaire et la surface racinaire) augmente donc (Ahmad et al., 2009). Par rapport aux autres plantes, le tournesol est considéré comme résistant au stress hydrique. Ses longues racines peuvent favoriser cette résistance (Draye et al., 2010) même si elles engendrent un certain coût en carbone qui pourrait être néfaste par moments (Tardieu et al., 2017). Le tournesol est une plante typiquement anisohydrique, elle a donc un contrôle stomatique plus permissif et des potentiels foliaires fluctuants (Tardieu et Simonneau, 1998).

Le tournesol a tendance à minimiser les pertes d'eau en situation de sécheresse. Ceci peut être fait soit en diminuant le taux d'expansion foliaire, soit en diminuant la transpiration par unité de surface foliaire (au moyen de la régulation stomatique) ; (Casadebaig et al., 2008). La régulation stomatique est un mécanisme réalisant une régulation à court terme qui est surtout actif après la floraison chez le tournesol. Cette régulation peut être très rapide, de l'ordre de cinq minutes (Gutschick et Simonneau, 2002). La régulation du taux d'expansion foliaire est un mécanisme agissant à plus long terme et est surtout actif durant la phase végétative (Sadras et al., 1993). Il a été montré que la

régulation s'effectue de façon indépendante entre ces deux mécanismes. La régulation par les stomates est constante entre les différents génotypes de tournesols tandis que la régulation de l'expansion foliaire diffère entre les variétés (Casadebaig et al., 2008) ; (Sadras et al., 1993). Cependant il existe assez peu de différences génétiques de régulation entre les tournesols (Tardieu et Simonneau, 1998). Ces mécanismes sont enclenchés suite à la réception d'un message provenant des racines : de l'acide abscissique (Zhang et Davies, 1989). D'autres régulations à long terme existent comme la sénescence des feuilles et l'expansion racinaire (Connor et Hall, 1997).

Il est maintenant intéressant de s'attaquer à la cause de la fermeture des stomates chez les tournesols. Une étude de Trifilò et al. (2003) soutient que la cavitation a un rôle important à jouer dans la régulation stomatique. Cette étude a montré une concordance entre des événements d'embolisme, la diminution du potentiel foliaire et la fermeture des stomates. Les événements d'embolisme étaient présents dans un bon nombre de veines mineures des feuilles et peu présents dans la tige. Ce genre de cavitation peut assez rapidement être inversée grâce au remplissage des vaisseaux. Cette cavitation importante a été observée à des potentiels foliaires compris entre -0,6 et -1,2 MPa. Les stomates se fermentaient donc afin d'empêcher ces événements de cavitation. Cependant ce constat est contredit par davantage d'études. Tardieu et al. (1996) montrent par exemple qu'il n'y a pas de seuil de potentiel foliaire causant la fermeture stomatique chez le tournesol. Ceci indique qu'il n'y a pas de lien entre la tension importante dans les feuilles pouvant causer la cavitation et la fermeture stomatique. Ensuite, Huber et al. (2019) ont réalisé une étude sur les signaux induisant la fermeture stomatique chez le tournesol lors d'un stress hydrique et ont montré que ces derniers étaient soumis à une perte de conductivité hydraulique de l'ordre d'1 % uniquement en cas de sécheresse. Cela signifie qu'aucune cavitation de tissu conducteur n'a eu lieu.

La fermeture stomatique ne semble donc pas être causée par la cavitation. En revanche elle est fortement liée aux conséquences du manque d'eau dans les sols. En effet, des études ont montré l'important impact direct de l'état hydrique du sol sur la régulation des stomates. Ainsi, Gollan et al. (1986) observent une diminution de conductance stomatique du tournesol dès que la teneur en eau volumique du sol atteint 7 %. De la même façon, dans Turner et al. (1985), la photosynthèse et l'ouverture des stomates diminuent à partir du moment où seulement un tiers d'eau extractible est encore présent dans le sol. Casadebaig et al. (2008) montrent également une fermeture des stomates quand la fraction d'eau transpirable du sol atteint 40 %. Turner et al. (1985) font la conclusion que la régulation du tournesol en cas de sécheresse est étroitement liée au statut en eau du sol, davantage qu'au statut hydrique de la feuille et de la plante comme cela est plus largement répandu.

Cette hypothèse est largement renforcée par des études ayant montré l'absence de lien entre le potentiel foliaire et la conductance stomatique et donc entre l'état hydrique de la plante et la régulation stomatique de celle-ci. Tardieu et al. (1996) ont conduit des expériences sur des tournesols en faisant varier la teneur en eau du sol, le déficit en pression de vapeur et les teneurs en acide abscissique. Ils ont montré que le contrôle des stomates dépendait uniquement des concentrations d'acide abscissique dans le xylème. De plus, une relation statistiquement significative entre la conductance stomatique et le potentiel foliaire peut être établie uniquement si l'hypothèse est faite que le potentiel foliaire ne

contrôle pas les stomates. Le potentiel foliaire varie tout de même en cas de sécheresse mais cette variation est uniquement causée par la variation du flux d'eau dans la plante. Dans une expérience similaire (des plantes de tournesols étant soumis à des humidités de sol et de l'air variables), Turner et al. (1985) n'ont pas su montrer de relation unique entre la transpiration (et la conductance stomatique) et le potentiel hydrique des feuilles. Cependant ceci ne fait pas l'unanimité, Huber et al. (2019) soutiennent en effet que la fermeture stomatique est fortement corrélée au changement de turgescence des feuilles. Ils ont en effet observé un seuil de potentiel constant auquel les stomates se ferment peu importe le taux d'assèchement du sol.

Finalement, le déficit de pression de vapeur (VPD) de l'air ambiant a également un impact sur la régulation stomatique. Plus le VPD est élevé, plus la plante a une demande évaporative importante et risque d'être soumise à un stress hydrique. Si le VPD augmente, la transpiration augmente ce qui induit une diminution supplémentaire de potentiel foliaire. Turner et al. (1984) ont montré que le déficit de pression de vapeur influence la conductance stomatique chez le tournesol. Ainsi, la diminution de conductance stomatique est plus grande si le VPD est plus important. Cet effet du déficit de pression de vapeur est indépendant de l'effet du sol chez le tournesol.

Chapitre 3

Objectifs

L'objectif de ce mémoire est d'étudier et de mesurer la régulation de la transpiration suite à l'assèchement du sol. Pour ce faire deux expériences sont réalisées sur des tournesols permettant de mesurer la réaction de ces plantes à la sécheresse. Les expériences sont réalisées en conditions contrôlées et permettent de comparer deux types de sols et deux intensités de stress hydrique.

Un premier sous-objectif est d'étudier si la fermeture stomatique dépend du type de sol (en particulier de ses propriétés hydrauliques). Le modèle Carminati-Javaux démontre que l'hydraulique du sol et des racines sont des paramètres importants pour interpréter les diminutions de transpiration causées par la sécheresse. L'environnement joue donc un rôle essentiel et la réponse de la transpiration d'une plante à la sécheresse ne peut pas être prédite uniquement à partir de ses caractéristiques physiologiques. Ainsi, un même génotype dans deux sols distincts aurait une régulation stomatique différente ce qui induirait une réaction différente à la sécheresse (Carminati et Javaux, 2020). Cette hypothèse est vérifiée au moyen d'expériences permettant de comparer la réaction des plantes à la sécheresse en fonction de deux sols aux propriétés hydrauliques distinctes : un sable et un limon.

Un deuxième sous-objectif est lié à la classification des plantes en isohydriques et anisohydriques qui est actuellement débattue. Le tournesol est une plante largement classifiée comme typiquement anisohydrique. Il est étudié si ce comportement typique est également observé dans les expériences de sécheresse réalisées. Les résultats sont également comparés avec ceux d'une expérience similaire réalisée sur du maïs, une plante isohydrique, dans les deux mêmes substrats par Cai et al. (ND).

Chapitre 4

Matériels et méthodes

4.1 Déroulement des expériences

4.1.1 Caractéristiques des deux expériences

Afin de répondre aux objectifs de ce mémoire, deux expériences sont réalisées dans un phytotron, permettant de contrôler les conditions de culture (fig. 4.1). La plante utilisée est le tournesol ou *Helianthus annuus* (tournesol biologique de marque *Buzzy*). Au total des deux expériences, trente plantes sont utilisées. Les tournesols sont plantés dans deux sols différents : un limon et un sable (caractérisés dans la section 4.1.2). Après trois semaines à un mois de croissance, les plantes ont subi un stress hydrique intense. La réponse des tournesols à la sécheresse est étudiée au moyen de plusieurs mesures. Le déficit de pression (VPD) de vapeur est différent entre les deux expériences ce qui permet de comparer deux intensités de stress. Les caractéristiques principales des deux expériences sont reprises dans le tableau 4.1. La différence entre les deux expériences est que la première est réalisée sur des plantes plus jeunes d'une semaine et avec une intensité de stress inférieure.

TABEAU 4.1 – Principales caractéristiques des deux expériences menées dans le cadre de ce mémoire.

	Expérience 1	Expérience 2
Date	Novembre - décembre 2020	Février - mars 2021
Lieu	UCLouvain, phytotron (n°6)	UCLouvain, phytotron (n°6)
Plante	Tournesol	Tournesol
Nombre de réplicats	10	20
Substrats	5 limons et 5 sables	10 limons et 10 sables
VPD	2 kPa	2,5 kPa
Temps de croissance avant le stress	19 jours (environ 3 semaines)	26 jours (environ 4 semaines)



(a) Première expérience

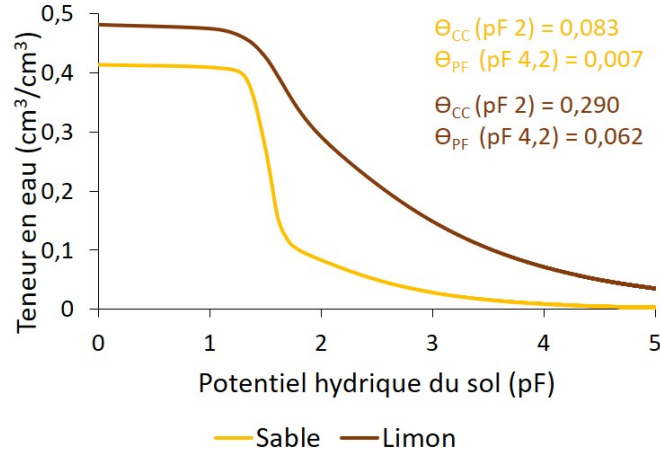


(b) Seconde expérience

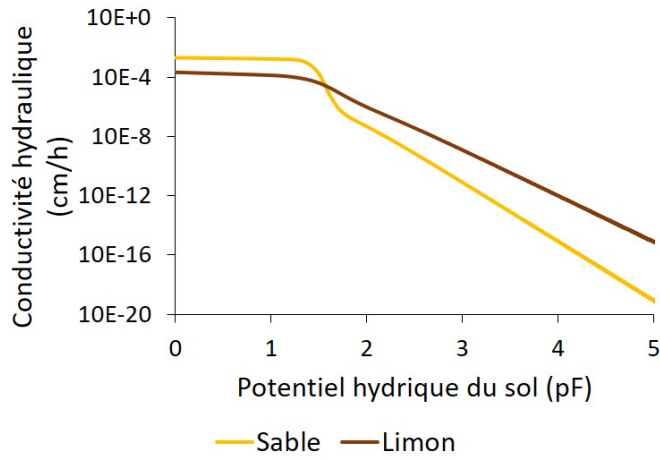
FIGURE 4.1 – Phytotron où les expériences ont été réalisées, photos prises durant la croissance des plantes.

4.1.2 Préparation des colonnes et des substrats

Les tournesols sont plantés dans des colonnes en PVC remplies de sable ou de limon. Le substrat limoneux est constitué à 100 % de limon du Phaeozem (un sol sombre avec un haut contenu en bases) et le substrat sableux est constitué de 83,3 % de sable (quartz) et de 16,7 % de limon du Phaeozem. Les colonnes en PVC font 25 cm de long et 7 cm de diamètre intérieur, le dessous de celles-ci est constitué d'un tissu permettant le passage de l'eau. Les colonnes sont recouvertes d'aluminium afin d'éviter le développement d'algues. Les deux substrats ont été préparés à l'université de Bayreuth. Ils y ont aussi été fertilisés à l'aide de poudres et solutions nutritives (annexe I). Cette fertilisation est différente pour le sable et pour le limon afin de faire en sorte que les deux substrats fournissent les mêmes quantités de nutriments à la plante. Le sable est enrichi en N, K, P, Ca, Mg, Zn, Cu, B, Fe et le limon en N, K, Mg, P. Les colonnes sont remplies du substrat en évitant la stratification et afin d'atteindre une densité apparente cible de $1,47 \text{ g/cm}^3$ pour le limon et $1,26 \text{ g/cm}^3$ pour le sable. Les courbes de rétention et de conductivité des substrats sont présentées dans la figure 4.2. Les caractéristiques supplémentaires des substrats sont présentées dans l'annexe II (Rhizosphere Spatiotemporal Organisation, 2019) ; (Vetterlein et al., 2021).



(a) Courbes de rétention (et teneurs en eau à la capacité au champ et au point de flétrissement)



(b) Courbes de conductivité

FIGURE 4.2 – Courbes de conductivité et de rétention des deux substrats utilisés (un sable et un limon). Les courbes ont été déterminées via Hyprop à l'aide d'un modèle de Mualem-van Genuchten bimodal (Vetterlein et al., 2021).

4.1.3 Croissance des plantes

En début d'expérience, les colonnes sont irriguées jusqu'à ce que l'eau s'écoule en-dessous des colonnes. Puis, trois à quatre graines sont semées par pot. Les plantules ont émergé trois jours plus tard. Deux plantules ont ensuite continué à pousser durant 6 jours. Ensuite, une plante par pot est sélectionnée en faisant en sorte qu'elles aient toutes la même taille et la même vigueur. Un plastique est placé pour imperméabiliser le dessus de la colonne (avec un trou pour la tige). Les plantes ont ensuite grandi trois à quatre semaines avant l'application du stress.

Durant les 18 premiers jours, les plantes sont arrosées tous les deux jours par le haut avec de l'eau de distribution afin de maintenir une teneur en eau volumique cible de 20 %. Après 18 jours elles sont arrosées tous les jours, de la même façon. Durant la seconde expérience, les plantes dans le sable sont arrosées avec une solution nutritive (solution de Hoagland, annexe III) diluée quatre fois car elles semblaient avoir subi un léger stress nutritif pendant la première expérience.

Les conditions climatiques de croissance sont constantes de la germination à la fin de l'expérience (à l'exception de la nuit des dix premiers jours de la première expérience) et sont reprises dans le tableau 4.2. L'évolution plus précise du VPD (déficit de pression de vapeur) au cours du stress est présentée en annexe IV. Le VPD est plus élevé dans la seconde expérience afin d'imposer une transpiration et un stress plus élevé aux plantes.

TABLEAU 4.2 – Conditions climatiques constantes du phytotron durant le stress des deux expériences.

	Expérience 1	Expérience 2
Photopériode	12 h	14 h
Luminosité	150 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$	150 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$
Température (jour et nuit)	28,5 °C	31 °C
Humidité relative (jour et nuit)	47,5 %	44,5 %
VPD	2 kPa	2,5 kPa

4.1.4 Initiation du stress

Le stress hydrique est initié 19 jours après l'émergence des plantes lors de la première expérience. Les plantes dans le limon avaient alors une surface foliaire de $86 \pm 10 \text{ cm}^2$ et celles dans le sable de $28 \pm 4 \text{ cm}^2$. Il y a donc une différence importante de taille initiale des plantes entre les deux sols. Pour la deuxième expérience, le stress a débuté 26 jours après l'émergence. Le stress a débuté un peu plus tard qu'attendu pour la deuxième expérience à cause du retard non prévu de certains appareils de mesure. Les plantes dans le limon avaient alors une surface foliaire de $197 \pm 23 \text{ cm}^2$ et les plantes dans le sable une surface foliaire de $211 \pm 31 \text{ cm}^2$, elles avaient donc une surface foliaire qui peut être considérée comme équivalente. Les surfaces sont bien supérieures pour la seconde expérience à cause du VPD plus élevé, de la date ultérieure du début de stress et de l'application de solution de Hoagland pour les plantes dans le sable.

Le jour de début de stress correspond au jour où les plantes sont irriguées pour la dernière fois. Pour la première expérience, les plantes sont irriguées afin d'obtenir une teneur en eau volumique initiale de 20 %. Pour la deuxième expérience, les plantes sont irriguées initialement pour atteindre des teneurs en eau volumiques de 30 %. Les plantes ne sont ensuite plus irriguées.

Les expériences se sont arrêtées lorsque les plantes étaient très flétries depuis environ deux jours (dernière photo de la figure 4.3). L'expérience a duré au total huit jours pour les plantes dans le limon de la première expérience, seize jours pour les plantes dans le sable de la première expérience, cinq jours pour les plantes dans le limon de la seconde expérience et six jours pour les plantes dans le sable de la seconde expérience.

Concernant les mesures effectuées, avant l'initiation du stress, la masse sèche des racines et la conductance racinaire sont mesurées sur quelques plantes (deux de la première expérience et six de la seconde) afin d'évaluer l'effet du stress sur ces paramètres. Ensuite, des mesures sont réalisées durant le stress et d'autres sont réalisées ponctuellement en fin d'expérience, reprises dans le tableau 4.3. Les mesures sont effectuées pendant le stress sur quatre plantes par sol lors de la première expérience et sept par sol lors de la deuxième.

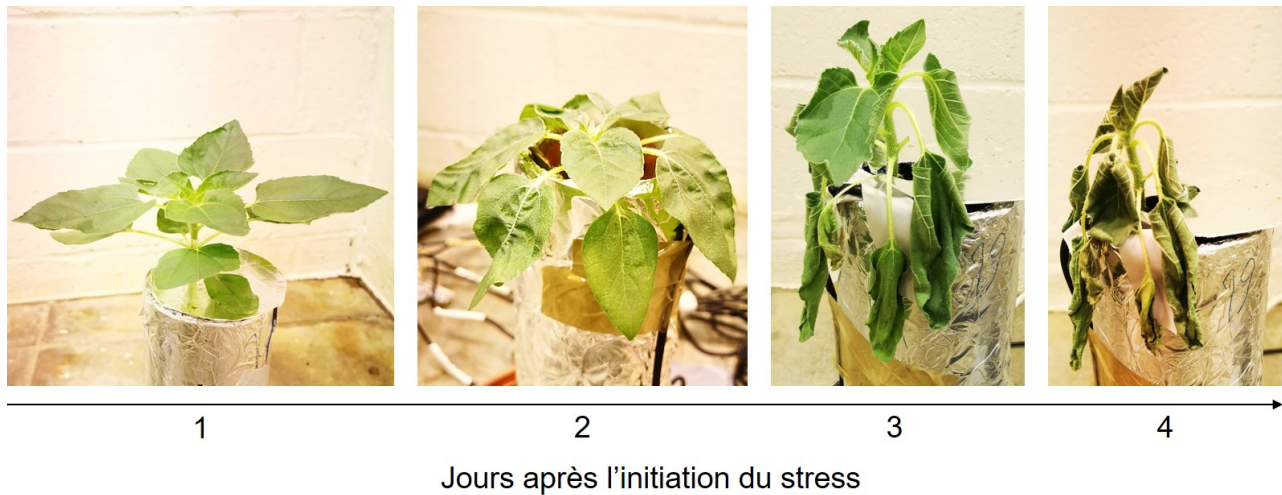


FIGURE 4.3 – Évolution de l'état d'un plant de tournesol au cours du stress hydrique. L'exemple donné ici correspond à un tournesol planté dans du limon lors de la deuxième expérience.

TABEAU 4.3 – Mesures réalisées durant la croissance des plantes pendant le stress ainsi qu'à la fin de l'expérience. Paramètres mesurés, appareils de mesure et pas de temps des mesures.

Mesure	Fréquence de mesure	Appareil
Potentiel matriciel du sol	20 minutes	Tensiomètres (Teros21)
Teneur en eau volumique du sol	20 minutes	Sondes de teneur en eau (5TE) Balances (AND)
Transpiration	20 minutes	Balances (AND)
Conductance stomatique	1 jour	Poromètre (AP-4 expérience 1 et LI-600 expérience 2)
Potentiel de la feuille	3 à 4 jours (expérience 1) 0,5 jours (expérience 2)	Bombe Sholander (modèle 670)
Surface foliaire	2 jours	Photos et ImageJ
Conductance racinaire	1 fois à la fin	HPFM (Dynamax)
Surface racinaire (2D)	1 fois à la fin	Scanner racinaire et ImageJ
Masse sèche des racines et de la tige et des feuilles	1 fois à la fin	Étuve et balance

4.2 Mesures effectuées

4.2.1 Potentiel hydrique du sol

Afin de mesurer l'évolution du potentiel du sol (en Pa ou pF, éq. 4.1), des tensiomètres sont utilisés. Ceux-ci sont des Teros21, du groupe METER. Ils fonctionnent pour une gamme de potentiel allant de pF 1,96 à pF 4,31 (avec une diminution de précision à partir de pF 4,17). La tête du capteur est constituée de deux disques en céramique. Ces disques sont en équilibre avec le sol et ont donc le même potentiel que celui-ci. La sonde détermine la teneur en eau du disque en céramique à partir de sa conductivité électrique et converti ensuite cette teneur en eau en potentiel au moyen d'une courbe caractéristique du matériau. Le potentiel mesuré est le potentiel matriciel, c'est en effet la composante principale du potentiel dans les sols. Les sondes mesurent également la température du milieu (METER group, 2020).

Les sondes sont installées verticalement au niveau du milieu de toutes les colonnes lors du remplissage de celles-ci. Dix sondes sont donc utilisées lors de la première expérience et vingt lors de la seconde. Ces sondes sont reliées par des câbles à un *Datalogger* (CR 1000 du groupe Campbell Scientific). Le potentiel est enregistré toutes les 20 minutes par ce dernier.

$$pF = \log_{10}(-h) \quad (4.1)$$

Où :

- pF est une unité de mesure du potentiel souvent utilisée dans le cadre des sols permettant d'exprimer la succion de façon logarithmique (-) ;
- h est le potentiel matriciel du sol exprimé en charge (cm).

4.2.2 Teneur en eau volumique du sol

Des capteurs d'humidité du sol sont utilisés afin d'enregistrer l'évolution de la teneur en eau volumique (en %) dans les colonnes. Les capteurs utilisés sont des sondes ECH20 5TE du groupe METER. Ces sondes fonctionnent dans une gamme de valeur d'humidité volumique de 0 à 100 % dans les sols. La sonde induit un champ électrique alternatif de 70 MHz dans le sol l'entourant. Le voltage et le courant induit par le champ électrique sont mesurés. Cela permet d'obtenir l'impédance, qui est reliée à la permittivité du milieu entourant la sonde (Scudiero et al., 2012). Les sondes sont calibrées par la firme. La teneur en eau peut être surestimée pour des hautes températures (de façon significative au delà de 40 degrés) ; (Rosenbaum et al., 2011). La mesure de la teneur en eau par ces sondes n'est pas affectée par la salinité pour des salinités inférieures à 10 dS/m (Scudiero et al., 2012). Trois sondes sont utilisées, deux dans le limons et une dans le sable pour la première expérience et inversement pour la deuxième. Elles sont placées en oblique au fond de la colonne (en-dessous des sondes Teros). Elles sont reliées au même *Datalogger* que les sondes Teros et enregistrent également les données toutes les 20 minutes.

La masse des colonnes était en même temps enregistrée par les balances servant à la mesure de la transpiration (balances FX-3000i du groupe A & D). La teneur en eau volumique peut aussi être déduite des mesures de masse des colonnes (éq. 4.2). Cette mesure est réalisée toutes les 20 minutes pour sept plantes sélectionnées parmi les plantes de l'expérience.

$$\theta = \frac{(M_x - M_{sec})d}{V} \quad (4.2)$$

Où :

- θ est la teneur en eau volumique (%);
- M_x est la masse de la colonne au moment x (g);
- M_{sec} est la masse de la colonne lorsqu'elle ne contenait pas d'eau (g);
- d est la densité de l'eau (1 g/cm³);
- V est le volume du substrat (846 cm³).

Afin de comparer le contenu en eau de deux sols ayant des propriétés hydrauliques différentes, la teneur en eau extractible peut être utilisée. Elle est calculée selon l'équation 4.3 (Lagergren et Lindroth, 2002).

$$\theta_{ext} = \frac{\theta - \theta_{PF}}{\theta_{CC} - \theta_{PF}} \quad (4.3)$$

Où :

- θ_{ext} est la teneur en eau extractible (cm³/cm³);
- θ est la teneur en eau (cm³/cm³);
- θ_{PF} est la teneur en eau au point de flétrissement, mesurée à pF 4,2 (cm³/cm³);
- θ_{CC} est la teneur en eau à la capacité au champ, mesurée à pF 2 (cm³/cm³).

4.2.3 Conductivité électrique

Les sondes ECH20 5TE du groupe METER mesurent également la conductivité électrique du sol (en dS/m). La conductivité électrique reflète la capacité d'une substance à conduire de l'électricité et permet de déduire la quantité de molécules chargées dans une solution. La sonde déduit cette conductivité électrique de la résistance et la distance entre deux électrodes. La sonde mesure la conductivité électrique entre 0 et 23 dS/m avec une résolution de 0,05 dS/m. La mesure est également enregistrée toutes les 20 minutes (METER group, 2019).

Abédi-Koupai et Mehdizadeh (2008) ont établi une relation permettant de déduire le potentiel osmotique d'une solution à partir des mesures de teneur en eau et de conductivité électrique. La relation diffère en fonction du type de sol et existe pour des sols limoneux (éq. 4.4) et des sols sableux (éq. 4.5).

$$\psi_{os} = -1,225\theta + 0,653EC + 4,092\sqrt{\theta} - 1,335\sqrt{EC} + 0,022\theta^2 - 0,023EC^2 \quad (4.4)$$

$$\psi_{os} = -1,4274\theta + 4,0502\sqrt{\theta} + 0,0374\theta^2 + 0,0063EC^2 \quad (4.5)$$

Où :

- ψ_{os} est le potentiel osmotique du sol (log kPa) ;
- θ est l'humidité du sol (cm^3/cm^3) ;
- EC est la conductivité électrique (dS/m).

4.2.4 Transpiration

La transpiration des plantes (en g/h ou g/j) est mesurée à l'aide de balances. Les balances utilisées sont les balances FX-3000i du groupe A & D. Ces balances ont une précision de 0,01 g et stabilisent la mesure en une seconde. Les balances sont connectées à un *Weighing Datalogger* AD-1688 également du groupe A & D. Ce *Datalogger* est connecté en permanence à la balance et enregistre la masse à un pas de temps choisi. Le haut des colonnes étant imperméabilisé avec un plastique, la variation de masse enregistrée par la balance correspond uniquement à la perte d'eau due à la transpiration. La croissance de la plante rentre aussi en compte mais peut être négligée au vu de la masse très faible des plantes en fin d'expérience, de l'ordre du gramme en masse sèche. La transpiration est calculée à partir des masses suivant l'équation 4.6.

$$E = \frac{\Delta M}{\Delta t} \quad (4.6)$$

Où :

- E est la transpiration (g/s) ;
- ΔM est la variation de la masse de la colonne entre deux mesures (g) ;
- Δt est le temps entre deux mesures (s) ; (Ozier-Lafontaine et Tournebize, 1993).

Sept balances sont utilisées dans le cadre de ce mémoire. Les *Dataloggers* enregistrent la masse des balances toutes les 20 minutes. Les balances sont réparties équitablement entre les différents sols durant les deux expériences. Les balances sont posées par terre à plat. Durant la deuxième expérience, les câbles des tensiomètres sortant des colonnes sont attachés au sol afin de minimiser l'effet de la ventilation du phytotron sur la variation de masse des balances.

4.2.5 Potentiel hydrique des feuilles

Le potentiel hydrique des feuilles (en Pa) est mesuré avec une bombe de Sholander ou chambre à pression. Celle utilisée est un modèle 670 du groupe PMS Instrument. Cet appareil mesure le potentiel d'une feuille dans une gamme de 0 à 40 bar. La chambre à pression est connectée à une bouteille d'air comprimé. Une feuille, pas trop vieille (Ritchie et Hinckley, 1975), est coupée et placée dans un disque au sommet de la chambre à pression, le pétiole vers l'extérieur. La chambre est ensuite fermée

hermétiquement. La pression dans la chambre augmente progressivement. Le bout de feuille ou le pétiole qui dépasse est observé avec une loupe et lorsque des bulles d'eau apparaissent, l'augmentation de pression est arrêtée (fig. 4.4). Lorsque les bulles sont apparentes cela signifie qu'il y a un équilibre et que la pression dans la chambre est équivalente à celle dans la feuille. La valeur de potentiel de la feuille peut alors être lue au niveau du cadran (PMS Instrument, 2019). Plus la plante est déshydratée, plus le potentiel foliaire est négatif (Tardieu et Simonneau, 1998). Cette mesure peut être réalisée à différents moments de la journée, ainsi on peut mesurer le potentiel avant le lever du jour ($\psi_{feuillePD}$) ou aux alentours de midi ($\psi_{feuilleMD}$). $\psi_{feuillePD}$ correspond généralement à la tension du sol car la transpiration est nulle durant la nuit et qu'il n'y a dès lors pas de gradient de potentiel. $\psi_{feuilleMD}$ correspond à la tension maximale ressentie par une plante durant la journée. Ainsi, en l'absence de sécheresse, $\psi_{feuillePD}$ est moins négatif que $\psi_{feuilleMD}$. Cependant les deux valeurs de potentiels se rapprochent en cas de sécheresse.

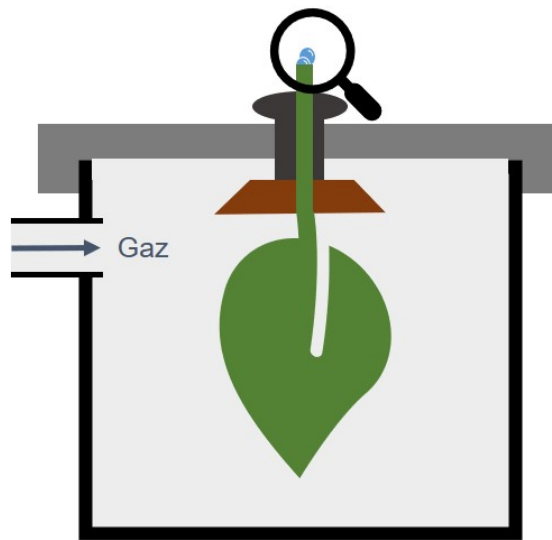


FIGURE 4.4 – Schéma d'une chambre à pression. Une feuille est dans la chambre scellée, avec le pétiole dans un embout. Du gaz est injecté dans la chambre, ce qui augmente la pression. L'augmentation de pression est arrêtée lorsque des bulles apparaissent au sommet du pétiole. Adapté de Ritchie et Hinckley (1975).

Durant la première expérience, la mesure du potentiel hydrique avec la bombe Sholander est réalisée tous les quatre jours environ sur deux plantes témoins (une pour le limon et une pour le sable). Le pas de temps entre les mesures est conséquent car cette mesure était sensée uniquement valider des données prises à un pas de temps de 20 minutes par d'autres instruments (des psychromètres). Malheureusement ces derniers n'ont donné que des résultats pour deux plantes durant deux jours et ces données ne sont donc pas utilisées (annexe V). La mesure est réalisée deux à trois heures après le lever du jour dans le phytotron ($\psi_{feuilleMD}$). Durant la deuxième expérience la bombe à pression est utilisée exclusivement pour mesurer le potentiel de la feuille. Des mesures sont donc réalisées tous les jours, deux heures avant le lever du jour ($\psi_{feuillePD}$) pour environ trois plantes de chaque sol. Ensuite des mesures sont réalisées six heures après le lever du jour ($\psi_{feuilleMD}$) pour quatre à cinq plantes de chaque sol chaque jour également. Cette heure est choisie car elle correspond au moment où la conductance stomatique et la transpiration sont maximales. C'est donc à cette heure là que la plante ressent la tension la plus importante.

4.2.6 Conductance stomatique

La conductance stomatique (en $\text{mmol/m}^2\text{s}$) est mesurée au moyen d'un poromètre. Le poromètre utilisé pour la première expérience est un poromètre AP-4 du groupe Delta-T Devices et celui pour la deuxième est un LI-600 du groupe LI-COR. Ces poromètres sont tous les deux portables et ont une pince qui peut se fixer sur une feuille. Ils possèdent une petite cuvette (de l'ordre d'un cm^2) qui est alors contre la feuille et où la mesure est réalisée. Le poromètre mesure les flux d'air au niveau de la cuvette, ainsi que la température, la lumière et l'humidité (Schulze et al., 1982). Un bilan de masse est ensuite réalisé ce qui permet de déduire la conductance stomatique. En ce qui concerne le poromètre AP-4, une calibration doit être effectuée avant les mesures afin de s'adapter aux conditions de la pièce. Ceci ne doit pas être réalisé pour le LI-600. Au moment de la prise de mesure, le poromètre prend plusieurs mesures et elles sont validées une fois stabilisées (avec une variation de moins de $5 \text{ mmol/m}^2\text{s}$).

La conductance stomatique est mesurée tous les jours à la même heure sur toutes les plantes. La mesure est toujours réalisée sur la même feuille. La feuille choisie est celle ayant la conductance initiale maximale (c'est une des feuilles les plus jeunes mais ayant tout de même une taille suffisante). La mesure est réalisée tous les jours, deux à trois heures après le lever du jour pendant la première expérience. Durant la deuxième expérience l'heure a été adaptée afin de mesurer la conductance stomatique au moment de la journée où elle est maximale, soit six heures après le lever du jour. La mesure est donc toujours réalisée au même moment que la mesure du potentiel foliaire.

La conductance stomatique peut aussi être obtenue en la déduisant notamment de la transpiration normalisée (éq. 4.7). Ceci permet d'avoir une estimation de la conductance stomatique globale alors que le poromètre la mesure uniquement localement. Cette mesure permet également d'estimer l'aire des feuilles transpirant réellement.

$$gs = E_{norm} \frac{P_{atm}}{VPD} \quad (4.7)$$

Où :

- gs est la conductance stomatique (g/jcm^2) ;
- E_{norm} est la transpiration normalisée par la surface foliaire totale (g/jcm^2) ;
- P_{atm} est la pression atmosphérique (101,325 Pa) ;
- VPD est le déficit de pression de vapeur (Pa) ; (Jarvis et Mcnaughton, 1986).

4.2.7 Surface foliaire

La surface foliaire (en cm^2) est mesurée à l'aide d'un appareil photo et du logiciel ImageJ. La surface foliaire de toutes les feuilles est mesurée, la surface est donc supérieure au LAI (*Leaf area index* ou indice d'aire foliaire). Les feuilles sont prises en photo sur une surface plane à côté d'un rond témoin dont la superficie est connue (fig. 4.5). La surface des feuilles et du rond est ensuite mesurée dans ImageJ après avoir été détournée et la surface foliaire en cm^2 en est déduite. La mesure est réalisée tous les quatre à six jours durant la croissance des plantes et tous les deux jours durant le stress. À la fin du stress, la surface n'était plus mesurable par cette méthode car les feuilles s'enroulaient.



FIGURE 4.5 – Photo prise afin de mesurer la surface d’une feuille. La feuille est maintenue plate. Le rond orange a une surface connue et permet de déduire la surface exacte de la feuille.

La combinaison de la mesure de la transpiration avec la mesure de la surface foliaire permet de calculer la transpiration normalisée (en g/jcm^2) ; (éq. 4.8). Pour la mesure de la transpiration normalisée, la surface foliaire est interpolée linéairement entre les mesures ponctuelles réalisées tous les deux jours. Pour les derniers jours, durant lesquelles la surface foliaire n’était pas mesurable à cause de l’enroulement des feuilles, la surface est considérée constante et n’augmentant plus.

$$E_{norm} = \frac{E}{S_{foliaire}} \quad (4.8)$$

Où :

- E_{norm} est la transpiration normalisée par la surface foliaire (g/jcm^2) ;
- E est la transpiration (g/j) ;
- $S_{foliaire}$ est la surface foliaire totale de la plante considérée mesurée ce jour-là (cm^2).

4.2.8 Conductance racinaire

La conductance des racines (en g/sPa) est mesurée à l’aide d’un HPFM (*High Pressure Flow Meter* ou débitmètre haute pression). Celui utilisé est le HCFM-XP de troisième génération du groupe DYNAMAX. Les mesures réalisées sont de type *transient flow* (ou flux transitoire) sur le système racinaire totale. Les mesures en flux transitoires sont assez rapides et injectent de l’eau dans le système racinaire en augmentant rapidement la pression (Tyree et al., 1995). L’HPFM est composé d’une bonbonne d’air comprimé, envoyant de l’air dans une bonbonne contenant de l’eau d’un côté et de l’eau de l’autre. Lorsque la pression augmente, de l’eau est injectée dans la suite de l’appareil par un conduit. Un flux est choisi parmi huit possibilités en fonction de l’échantillon. Ensuite, l’eau est injectée dans la plante, dans le sens inverse de la transpiration (fig. 4.6). L’appareil est connecté à la plante par un petit tube et la jonction est bien scellée. L’HPFM est connecté à un ordinateur durant la mesure et un logiciel existe pour suivre la mesure. La pression qui cause le flux d’eau dans le système racinaire ainsi que le flux d’eau sont enregistrés à un pas de temps décidé. La pente de

l'augmentation de flux en fonction de la pression est calculée et présentée dans le logiciel. Cette pente correspond à la conductance hydraulique (éq. 4.9) ; (Dynamax, 2020).

$$K_{racine} = \frac{\Delta F}{\Delta P} \quad (4.9)$$

Où :

- K_{racine} est la conductance racinaire (g/sPa) ;
- ΔF est la variation de flux (kg/s) ;
- ΔP est la variation de pression (kPa).

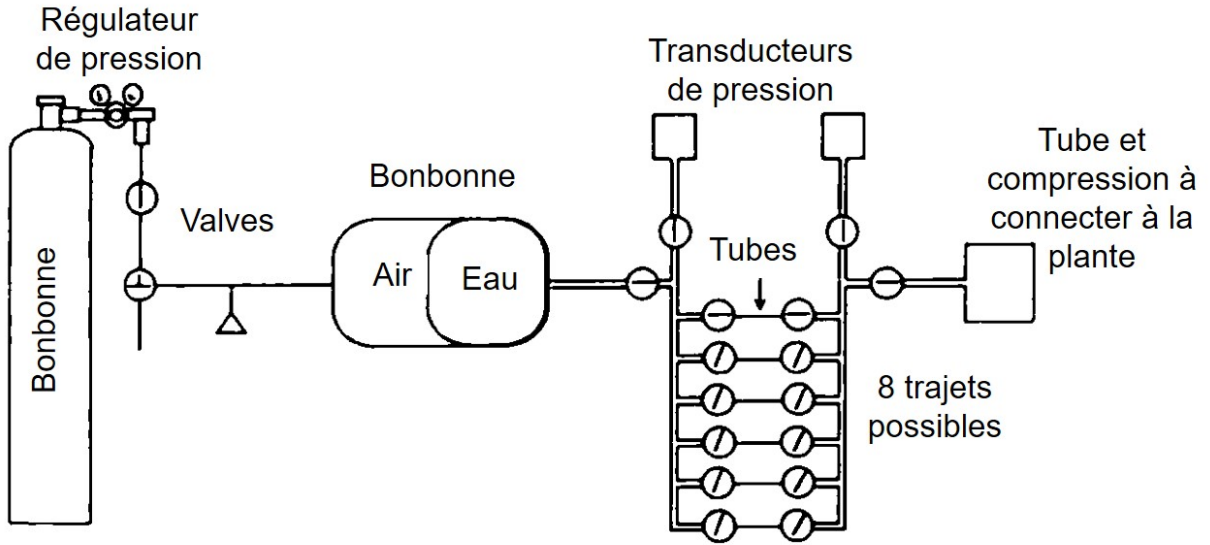


FIGURE 4.6 – Schéma de l'HPFM et de ses différentes composantes pour des mesures transitoires. Adapté de Tyree et al. (1995).

La conductance racinaire est mesurée en fin d'expérience puisque la mesure est destructive. La mesure est réalisée lorsque le système racinaire est encore dans la colonne afin de le maintenir intact. Le sol n'est pas submergé et a alors une tension importante, ce qui n'est pas recommandé car la mesure se fait de préférence sur un système racinaire à nu dans l'eau ou dans un sol saturé (Judd et al., 2016) ; (Tyree et al., 1994). Une correction de la mesure est donc effectuée pour tenir compte de la tension du sol (éq. 4.10). La mesure est réalisée par la méthode du flux transitoire avec un pas de temps d'une seconde. Une pression d'environ 200 kPa est mise en place. Pour chaque plante plusieurs mesures sont réalisées afin d'obtenir trois résultats satisfaisants. La moyenne des trois mesures est ensuite réalisée. Des mesures sont réalisées avant l'application du stress pour une plante de chaque sol de la première expérience et trois de chaque pour la deuxième expérience. C'est également réalisé en fin de stress pour l'entièreté des plantes restantes.

$$K_{réelle} = \frac{Flux_{mes}}{P_{HPFM} - P_{sol}} \quad (4.10)$$

Où :

- $K_{réelle}$ est la conductance racinaire réelle corrigée (g/sPa) ;
- $Flux_{mes}$ est le flux mesuré initialement par l'HPFM (kg/s) ;
- P_{HPFM} est la pression de l'HPFM (kPa) ;
- P_{sol} est le potentiel total du sol (kPa).

4.2.9 Surface racinaire

A la fin de l'expérience, le haut de la plante est coupé et les racines restent dans les colonnes. Les colonnes sont portées à saturation avant d'être vidées. Le système racinaire est ensuite nettoyé et isolé du sol à l'aide d'un tuyau d'arrosage sur un tamis (fig. 4.7). Une fois le système racinaire isolé, la surface racinaire est scannée à l'aide d'un scanner racinaire. Les racines sont placées sur la vitre du scanner dans une couche d'eau d'un centimètre et sont ensuite positionnées afin de minimiser les superpositions. Le scanner racinaire scanne les racines et les converti en images.

Les images sont traitées sur ImageJ. Étant donné la densité importante de racines et les multiples superpositions, il est compliqué de réaliser des mesures sur des racines individuelles. Ce qui est donc mesuré est la surface totale scannée des racines (la surface noircie de la figure 4.7 c). La surface mesurée est appelée surface racinaire 2D (en cm^2) car elle est mesurée sur base d'une photo en deux dimensions et ne prend donc pas en compte tout le pourtour des racines. Ceci est réalisé pour toutes les plantes en fin de stress.



(a) Colonne vidée



(b) Système racinaire isolé



(c) Résultat du scan

FIGURE 4.7 – Processus réalisé afin d'obtenir une image du système racinaire d'une plante et de pouvoir en mesurer la surface. Le système racinaire est d'abord isolé du sol et est ensuite scanné.

4.2.10 Masse sèche

La masse sèche (en g) des systèmes racinaires ainsi que des tiges et des feuilles est mesurée. Les plantes sont placées durant quatre jours dans une étuve à végétaux à 60 °C. Elles sont ensuite pesées à l'aide d'une balance avec une précision de 0,01 g. Ceci est fait pour toutes les plantes en fin de stress mais aussi pour deux plantes (une de chaque sol) avant le stress pour la première expérience et pour six plantes (trois de chaque sol) avant le stress pour la seconde expérience.

4.3 Traitement des données

Les données des tensiomètres et des sondes de teneur en eau sont initialement enregistrées toutes les 20 minutes. Cependant ces données sont plutôt utilisées à un pas de temps d'une heure ou d'un jour. Quand les données sont utilisées à un pas de temps d'une heure, la valeur utilisée est la moyenne des trois mesures autour de l'heure. Ainsi, le potentiel du sol à 16h00 est égal à la moyenne des mesures de 15h40, 16h00 et 16h20. Quand les données sont utilisées à un pas de temps d'un jour, la moyenne de toutes les valeurs du jour est effectuée. Afin de se concorder au cycle jour/nuit du phytotron, le jour est considéré comme commençant à l'heure de lever du jour et se termine le lendemain à la même heure.

Les données de transpiration sont également enregistrées à un pas de temps de 20 minutes mais utilisées à un pas de temps d'un jour ou d'une heure. La transpiration journalière est calculée à partir du lever du jour jusqu'au jour suivant. Étant donné qu'il y a des petites variations de masse enregistrées à cause de la ventilation dans le phytotron les mesures sont parfois faussées. En effet, il arrive que la masse augmente entre deux mesures. Afin de minimiser ces effets, les masses prises en compte pour le calcul de la transpiration journalière sont moyennées deux heures autour de l'heure dite. Ainsi la valeur à 10 h équivaut à la moyenne de celles de 9 h, 10 h et 11 h. Les données de transpiration peuvent aussi être utilisées à un pas de temps horaire. Dans ce cas là, seules les données de transpiration durant la journée où la transpiration est maximale sont utilisées. Si la masse enregistrée diminue bien à chaque heure il n'y a pas de correction à effectuer. Ce n'est pas le cas pour les plantes dans le sable de la première expérience et pour celles dans le limon lors de la fin de l'expérience. Une régression est alors appliquée (grâce à la fonction *loess* du logiciel *Rstudio*) afin de garantir que les valeurs diminuent strictement et que la transpiration ne soit jamais négative (annexe VII).

La relation entre la transpiration ou la conductance stomatique et le potentiel foliaire est largement documentée, il y a donc de nombreux modèles l'estimant. Un de ceux-ci est utilisé afin de réaliser une régression sur les points expérimentaux et de mieux mettre en évidence l'évolution des variables. Pour ce faire l'équation de Anderegg et al. (2017) est utilisée (équ. 4.11 et 4.12). La régression est réalisée sur *MATLAB* avec la fonction *fit*.

$$E = E_{max} \cdot e^{-\left(\frac{-\psi_{feuilleMD}}{c}\right)^b} \quad (4.11)$$

$$gs = gs_{max} \cdot e^{-\left(\frac{-\psi_{feuilleMD}}{c}\right)^b} \quad (4.12)$$

Où :

- E est la transpiration (g/j) ;
- E_{max} est la transpiration maximale (g/j) ;
- gs est la conductance stomatique (g/jcm^2) ;
- gs_{max} est la conductance stomatique maximale (g/jcm^2) ;
- $\psi_{feuilleMD}$ est le potentiel foliaire mesuré à midi (MPa) ;
- b et c sont des paramètres à ajuster.

Finalement une analyse statistique est réalisée afin d'évaluer la signification statistique de différentes relations. Pour ce faire une analyse de la variance ou ANOVA est effectuée afin d'évaluer si deux groupes suivent une même distribution. Elle est réalisée à l'aide de la fonction *anova1* (dans *MATLAB*). L'impact est dit significatif si la p-valeur retournée par le test est inférieure à 0,05. L'analyse est faite sur les données horaires de transpiration et de conductance stomatique afin d'identifier un éventuel effet significatif du déficit de pression de vapeur ou du sol sur ces valeurs. Il y a alors entre 250 et 1000 valeurs par groupe testé.

Chapitre 5

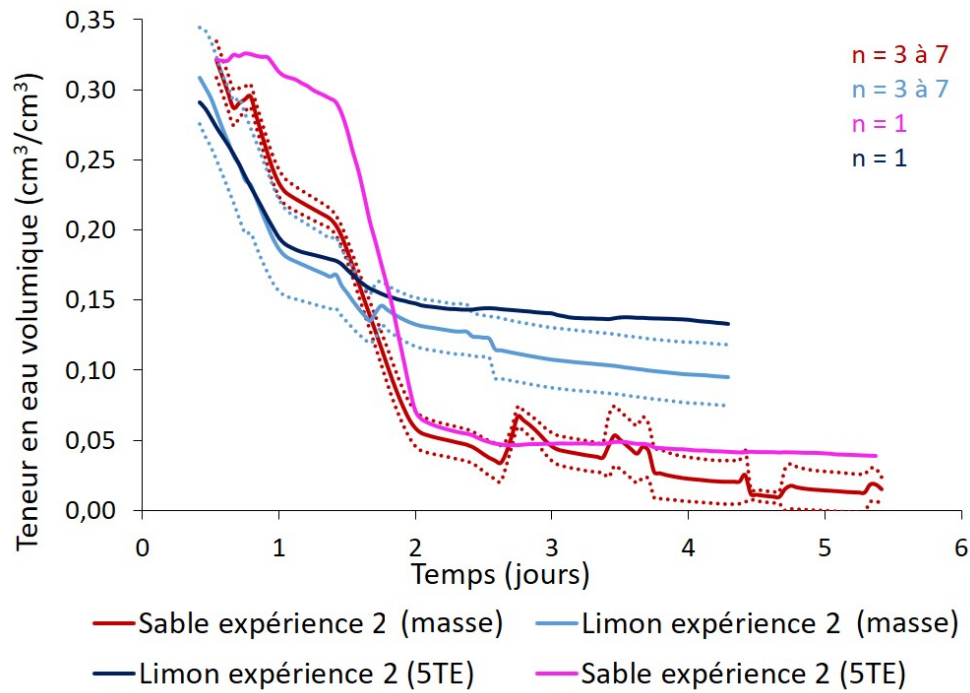
Résultats

5.1 Analyse de la fiabilité des mesures effectuées

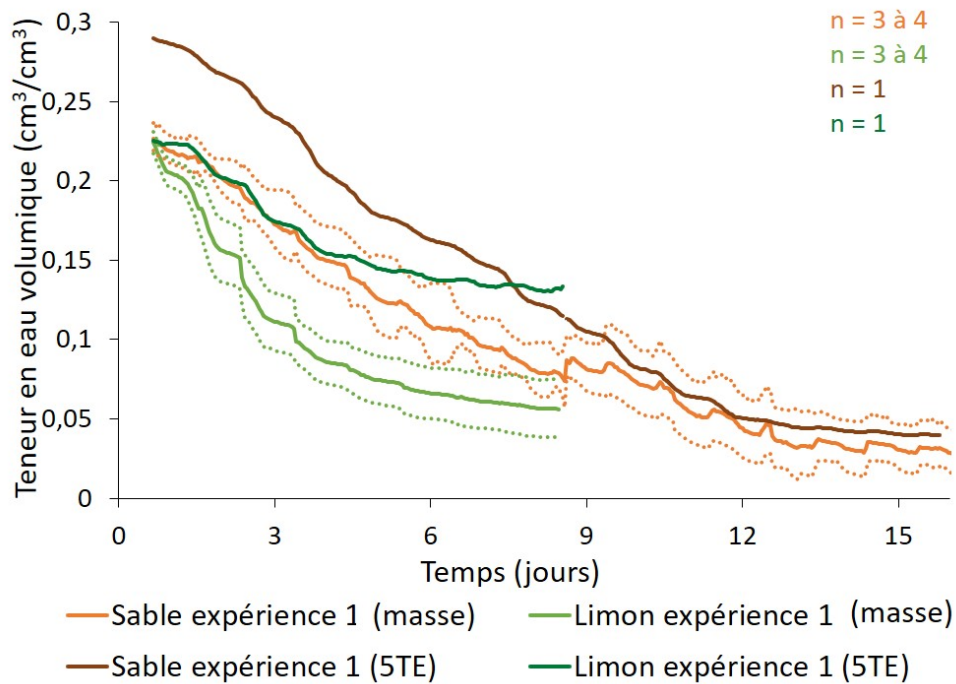
Avant d'analyser les mesures effectuées il est important de vérifier si elles sont cohérentes et fiables. De plus, certaines mesures ont parfois été redondantes il convient donc de choisir celles de meilleure qualité. Cette section sélectionne donc les mesures fiables et pertinentes qui seront utilisées pour interpréter les données.

5.1.1 État hydrique du sol

La teneur en eau volumique des colonnes est mesurée de deux façons : à l'aide de sondes 5TE placées dans le fond de certaines colonnes de sol représentatives et au moyen de la pesée des colonnes. Il convient donc de comparer ces mesures (fig. 5.1). Les oscillations présentes sur les courbes de teneur en eau déduites de la masse sont dues au fait qu'il n'y avait pas suffisamment de balances, les plantes sur les balances changeaient donc parfois ce qui cause une variation de mesure. La teneur en eau initiale est identique pour les deux mesures au début de l'expérience (sauf pour le sable de la première expérience). La diminution de teneur en eau qui suit est similaire pour les deux mesures pour le limon. Elle est cependant assez différente pour le sable, la teneur en eau calculée à partir de la masse des colonnes diminue plus rapidement que celle enregistrée par les sondes. Ceci est dû au fait que les sondes sont placées au fond des colonnes et surestiment donc la teneur en eau globale, en particulier pour le sable vu que l'eau se déplace gravitairement plus rapidement vers le fond de la colonne. Finalement, en fin d'expérience les sondes 5TE surestiment l'humidité du sol (surtout pour le limon), pour la même raison. La teneur en eau mesurée par les balances évalue donc la teneur en eau globale tandis que les sondes mesurent la teneur en eau locale. De plus, les teneurs en eau calculées à partir des masses sont plus vraisemblables et présentent un faible écart-type, c'est donc cette mesure qui sera utilisée pour la suite de ce mémoire.



(a) Deuxième expérience

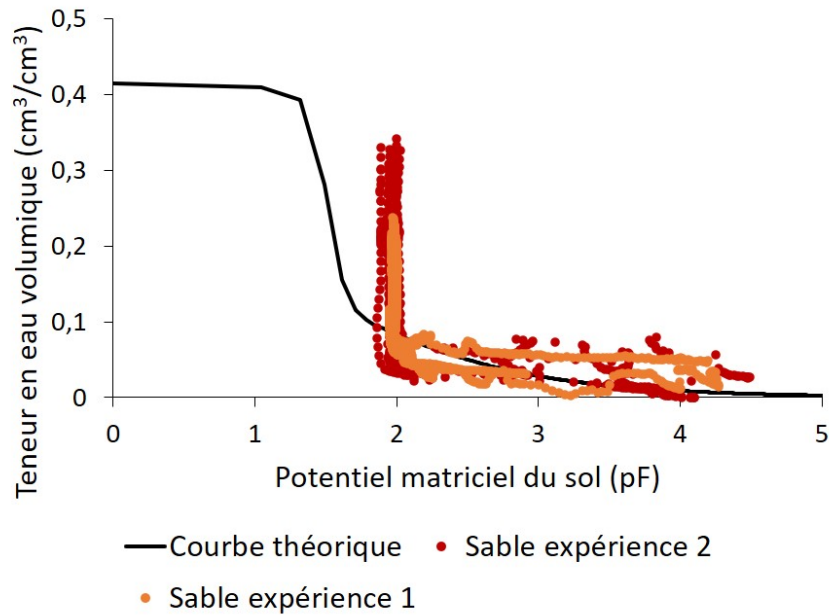


(b) Première expérience

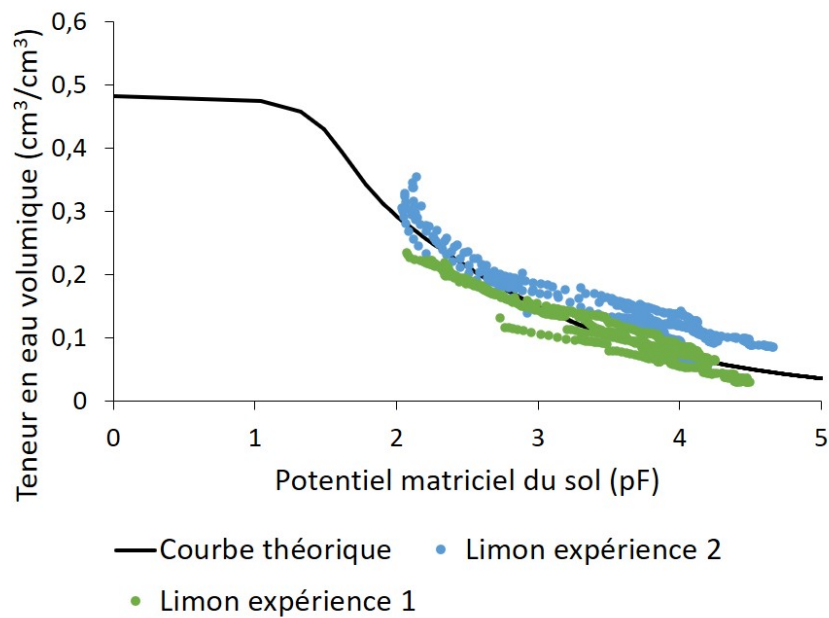
FIGURE 5.1 – Comparaison des mesures de teneur en eau volumique réalisées par les sondes 5TE et au moyen des masses mesurées par les balances. Les données des sondes correspondent à une colonne de sol représentative tandis que celles des balances correspondent à la moyenne des mesures (l'écart-type est alors également présenté sous forme de pointillés).

La teneur en eau peut être comparée aux mesures de potentiel hydrique du sol afin de représenter les courbes de rétention expérimentales des sols et de les confronter aux courbes théoriques. La courbe de rétention déterminée expérimentalement correspond bien à la courbe théorique pour le substrat limoneux (fig. 5.2 b). La même chose est observée pour le sable (fig. 5.2 a), à l'exception des teneurs

en eau correspondant à la tension du sol de pF 2. Ceci est dû aux tensiomètres qui ne permettent pas de mesurer des potentiels inférieurs à pF 2. Ces mesures ne sont donc pas acceptables. Toutefois il est possible, afin d'obtenir une valeur de succion du sol dans ces cas-là, de la déduire de la teneur en eau mesurée avec les balances et de la courbe de rétention théorique (Vetterlein et al., 2021). Cette alternative est recevable car les points expérimentaux suivent très bien cette courbe dans la suite de l'expérience.



(a) Substrat sableux



(b) Substrat limoneux

FIGURE 5.2 – Comparaison des courbes de rétention théoriques des substrats avec les mesures expérimentales, le potentiel du sol est mesuré par les Teros et la teneur en eau par les balances.

5.1.2 État hydrique des plantes

La mesure du potentiel foliaire avant le lever du jour ($\psi_{feuillePD}$) correspond à la tension du sol au même moment car la transpiration est alors nulle en principe. Ces deux mesures de potentiel sont réalisées simultanément dans la deuxième expérience et sont donc comparées (fig. 5.3). Un certain décalage existe entre les deux mesures, en particulier pour les plus faibles valeurs de potentiel (moins de -0,1 MPa dans le sol) où le sol montre une tension inférieure à la plante, de manière plus importante pour les plantes dans le limon. La déviation pourrait être due à la mesure effectuée sur le sol, et ce pour plusieurs raisons : le potentiel mesuré par les sondes est celui du sol et pas celui de l'interface sol - racines ou le potentiel mesuré est uniquement matriciel et ne prend pas en compte les autres composantes telles que la composante osmotique. Une autre cause serait la présence d'une petite transpiration durant la nuit (Havranek et Benecke, 1978). Les mesures ne sont donc pas anormales. Le potentiel osmotique a été ajouté à celui calculé par les Teros dans la figure 5.3, ce qui a nettement amélioré la relation pour de faibles potentiels du sol et pourrait donc expliquer cette déviation, ceci a également été observé dans Carminati et al. (2017) et Cai et al. (ND). Afin d'estimer $\psi_{feuillePD}$ qui n'a pas été mesuré pour la première expérience, une régression linéaire est réalisée, ceci permet de déduire le potentiel foliaire avant le lever du jour d'une mesure du potentiel du sol (annexe VI).

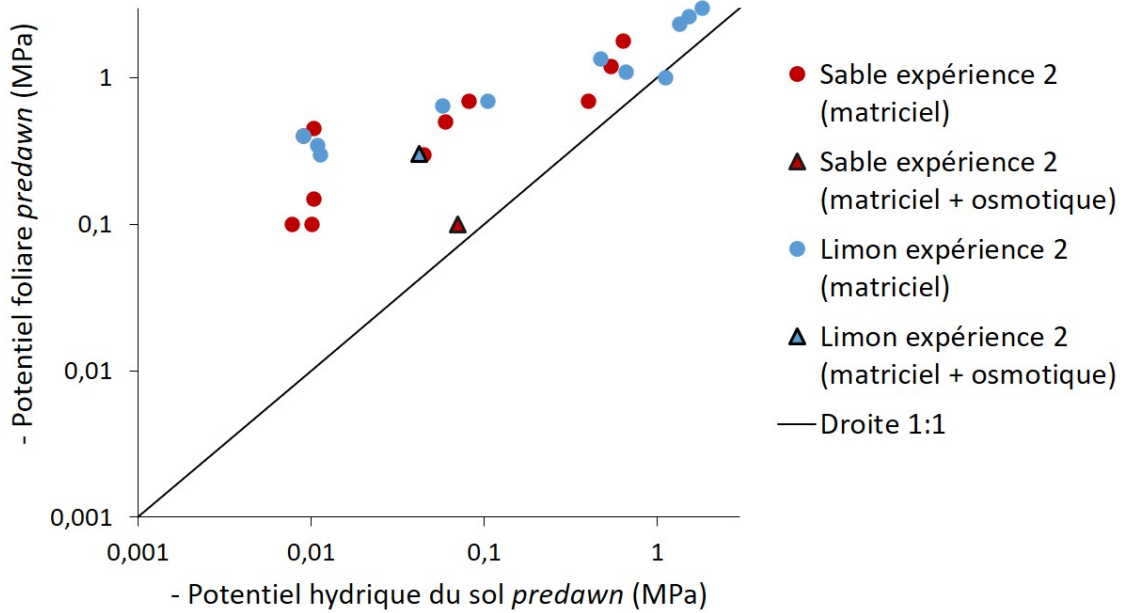


FIGURE 5.3 – Comparaison du potentiel foliaire mesuré avant le lever du jour avec le potentiel du sol au même moment (échelle logarithmique). La plupart des points ont une mesure de potentiel correspondant au potentiel matriciel mesuré par les sondes Teros. A titre d'exemple, deux points sont également présentés pour lesquels ce potentiel a été additionné au potentiel osmotique du sol calculé selon les équations 4.4 et 4.5.

Pour la première expérience, la masse enregistrée par les balances n'est pas strictement décroissante au cours du temps, ce qui semble anormal car la seule variation attendue est la perte d'eau conséquente à la transpiration. Ce n'est pas le cas systématiquement à cause de la ventilation dans la chambre climatique. L'évolution des valeurs de masse est donc lissée (à l'aide de la fonction *loess* dans *Rstudio*). La comparaison des deux est présentée dans l'annexe VII. Pour le sable, la courbe lissée est utilisée

car les mesures ne sont pas stables. Pour le limon, la courbe lissée n'est pas utilisée les quatre premiers jours de l'expérience car les mesures sont vraisemblables, ensuite elle est utilisée les quatre dernier jours.

La conductance stomatique est mesurée avec un poromètre et est également déduite des mesures de transpiration normalisée (éq. 4.7). La mesure du poromètre est une mesure de la conductance des stomates par rapport aux flux d'air passant par ceux-ci tandis que la mesure déduite de la transpiration mesure uniquement l'eau échangée, les ordres de grandeur sont donc différents. Cependant les évolutions de ces deux variables peuvent être comparées (fig. 5.4). L'évolution est très semblable, à part pour les courbes du sable de la première expérience, où la conductance est bien supérieure quand elle est déduite de la transpiration normalisée. Ce phénomène pourrait être dû au fait que pour les plantes dans le sable de cette expérience, la transpiration normalisée était bien plus élevée que pour les autres plantes. Une explication est que cette plante avait des feuilles plus petites et mieux réparties que les autres et avait donc une surface foliaire active supérieure. Or, la conductance stomatique maximale est caractéristique d'une plante et devrait être identique pour les quatre courbes, soit autour de 0,165 mmol/m²s pour la transpiration déduite de la transpiration journalière. Les mesures de conductance stomatique déduites de la transpiration normalisée pour le sable de la première expérience sont donc divisées par un facteur (2,367) correspondant à la régression réalisée sur les trois autres courbes (annexe VIII). Il est nécessaire d'utiliser des précautions par rapport aux mesures réalisées avec un poromètre. En effet, ces mesures sont influencées par l'environnement, nécessitent une calibration de bonne qualité et varient beaucoup au sein d'une même feuille (Turner, 1991). Dans la suite de ce mémoire, la mesure déduite de la transpiration normalisée est donc utilisée car elle donne une mesure de la conductance stomatique globale de la plante tandis que la mesure du poromètre est locale et moins fiable.

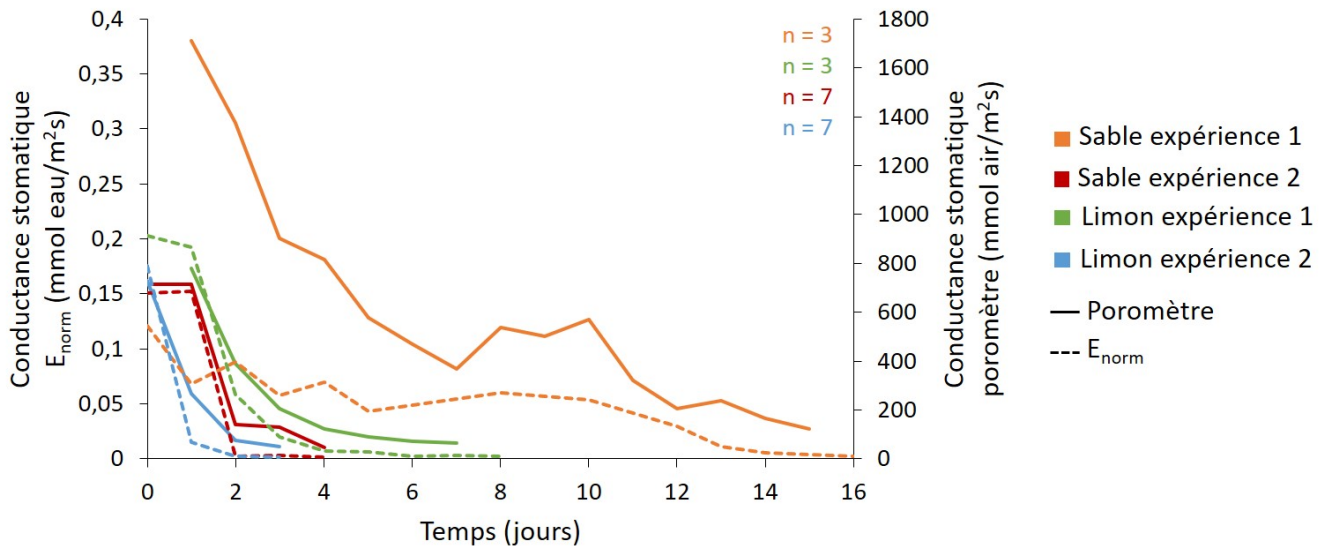


FIGURE 5.4 – Comparaison de la conductance stomatique moyenne mesurée par le poromètre avec celle déduite de la transpiration normalisée (E_{norm}). Il y a une valeur par jour pour les deux mesures.

5.2 Évolution des différentes variables au cours du stress

5.2.1 Évolution de l'état hydrique des sols

Au cours du stress hydrique, le potentiel matriciel du sol augmente (fig. 5.5). Au début du stress, le potentiel est autour de pF 2 pour le limon et autour de pF 1,5 pour le sable. À la fin de l'expérience, celui-ci s'élève jusqu'aux alentours de pF 4. Pour la première expérience, où les plantes étaient plus petites et soumises à une intensité de stress inférieure, le potentiel augmente plus lentement. Ainsi, le pF aux alentours de 4 est atteint après huit jours pour le limon et seize pour le sable. La deuxième expérience montre une augmentation de potentiel plus rapide, atteignant pF 4 après quatre jours pour le limon et cinq pour le sable. Le limon montre une montée instantanée du potentiel quand un stress hydrique est appliqué. Après cette montée, aux alentours de pF 3,8, la tension augmente moins vite et semble atteindre un certain plateau. Le sable subit une augmentation de tension un peu moindre au début puis augmente de la même façon que le limon.

Durant l'application du stress hydrique, la teneur en eau volumique du substrat diminue (fig. 5.6). La teneur en eau moyenne au début du stress est de 22 % pour la première expérience et de 31 % pour la seconde. La teneur en eau en fin d'expérience est de 3 % pour le sable et d'environ 7,5 % pour le limon. Celle-ci diminue plus fortement au début du stress et se stabilise ensuite. La diminution d'humidité du substrat est plus lente pour la première expérience, durant huit jours pour le limon et seize pour le sable tandis qu'elle s'atténue en quatre jours environ lors de la seconde expérience. La teneur en eau diminue plus rapidement et jusqu'à des valeurs plus faibles pour le sable que pour le limon.

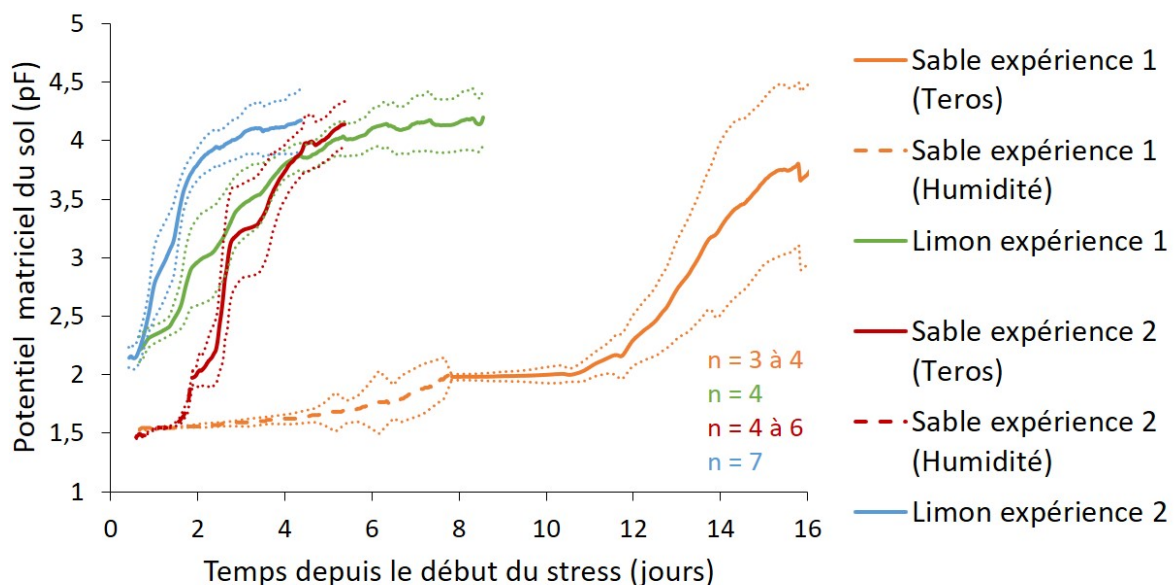


FIGURE 5.5 – Évolution du potentiel matriciel du sol en fonction du temps écoulé depuis le début de l'application du stress hydrique pour les deux sols des deux expériences. Au delà de pF 2 la mesure est celle des sondes Teros21, en dessous de pF 2 ces sondes ne fonctionnent pas et le potentiel hydrique est déduit de la teneur en eau volumique et de la courbe de rétention théorique ("Humidité" sur le graphe). Les courbes correspondent à la moyenne et les pointillés autour à l'écart-type.

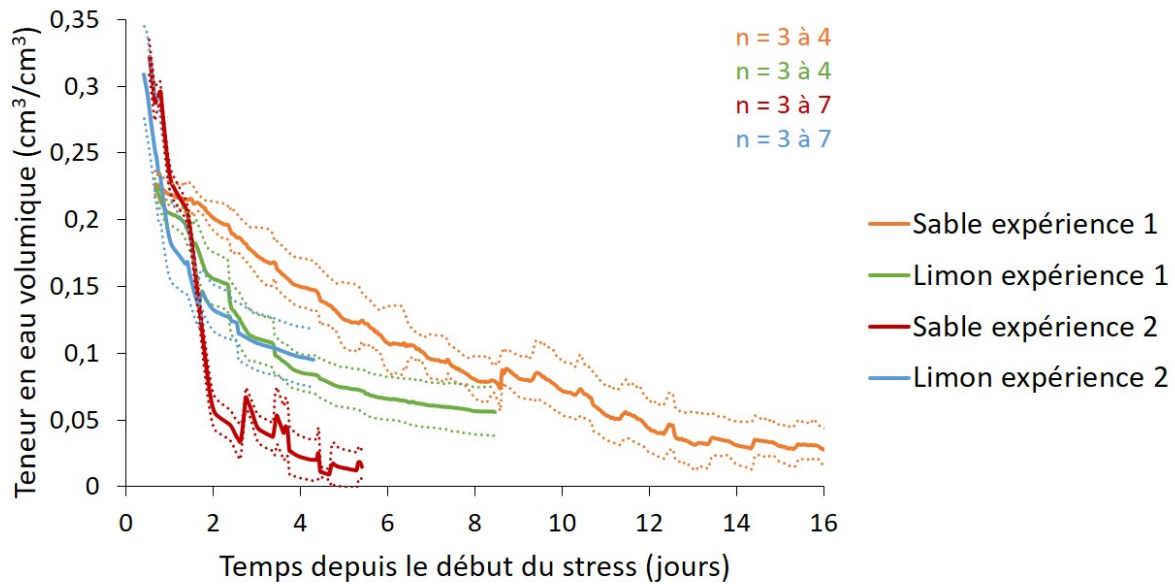


FIGURE 5.6 – Évolution de la teneur en eau volumique du sol (déduite des mesures des masses des balances) en fonction du temps écoulé depuis le début de l'application du stress hydrique pour les deux sols des deux expériences. Les discontinuités dans la relation peuvent être attribuées au changement des plantes prises en compte pour la mesure. Les courbes pleines sont la moyenne des mesures et les pointillés représentent l'écart-type.

5.2.2 Évolution de l'état hydrique des plantes

La transpiration journalière des plantes diminue au cours du stress hydrique (fig. 5.7). La transpiration initiale moyenne est de 23 g/j pour les plantes dans le sable de la première expérience et de 45 g/j pour les plantes dans le limon. La transpiration des plantes dans le sable est moindre car elles ont une surface foliaire inférieure à cause d'un manque de nutriments. La transpiration initiale est d'environ 120 g/j pour toutes les plantes de la deuxième expérience, dans cette expérience les plantes étaient plus âgées et soumises à un déficit de pression de vapeur supérieur. En fin d'expérience, la transpiration journalière moyenne est de 3 g/j pour la première expérience et de 8 g/j pour la seconde expérience. La transpiration diminue plus fortement au début du stress et lors de la deuxième expérience. Pour les deux expériences, la transpiration journalière diminue plus rapidement pour les plantes poussant dans le limon.

Le stress hydrique cause également la diminution de la conductance stomatique (fig. 5.8). Au début du stress, la conductance stomatique globale moyenne est de 0,165 mmol/m²s et elle est de 0,01 mmol/m²s à la fin du stress. Ces valeurs sont les mêmes pour les deux sols et les deux expériences. La conductance stomatique diminue surtout au début du stress, d'environ 0,15 à 0,05 mmol/m²s en un à trois jours. La diminution est plus lente pour la première expérience vu qu'elle dure entre huit et seize jours tandis qu'elle dure environ quatre jours lors de la seconde. La conductance stomatique diminue plus rapidement pour les plantes dans le limon que pour celles dans le sable.

Le potentiel foliaire ($\psi_{\text{feuilleMD}}$) diminue au cours du stress hydrique (fig. 5.9). En début de stress il vaut en moyenne -0,6 MPa, et en fin de stress il est compris entre -1,4 et -2,4 MPa. Il diminue

linéairement (à l'exception du second jour de la deuxième expérience). Le potentiel diminue plus fortement lors de la seconde expérience : il est autour de -1,3 MPa après trois jours de stress tandis qu'il est alors d'environ -0,8 MPa dans la première expérience. Le potentiel foliaire est également plus négatif pour les plantes ayant poussé dans du limon, il est autour de -2,4 MPa en fin de stress pour la première expérience quand les plantes dans le sable ont un potentiel foliaire d'environ -1,4 MPa. L'évolution du potentiel foliaire mesuré avant le lever du jour et comparé avec la mesure à midi est présentée dans l'annexe IX.

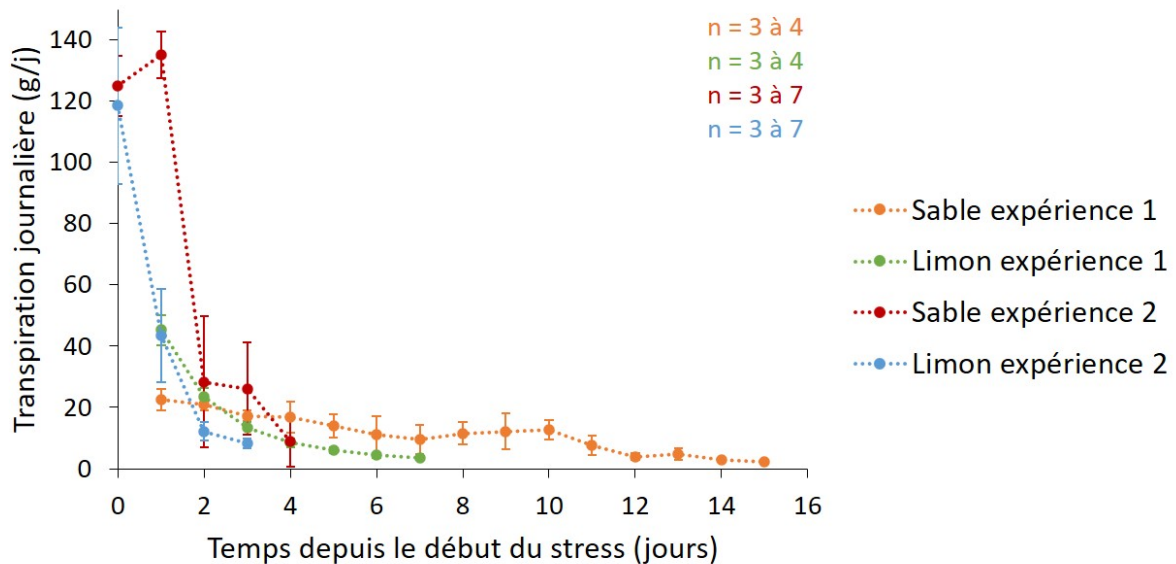


FIGURE 5.7 – Évolution de la transpiration journalière (mesurée avec les balances) en fonction du temps écoulé depuis le début de l'application du stress hydrique pour les deux sols des deux expériences. La moyenne et l'écart type sont présentés.

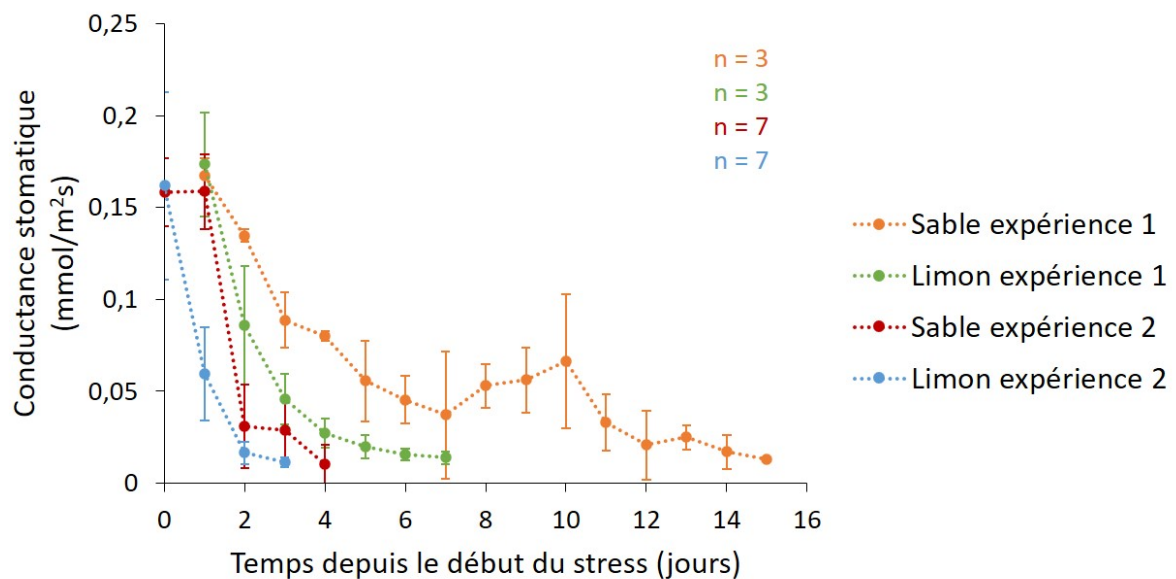


FIGURE 5.8 – Évolution de la conductance stomatique (déduite de la transpiration normalisée) en fonction du temps écoulé depuis le début de l'application du stress hydrique pour les deux sols des deux expériences. La moyenne et l'écart type sont présentés.

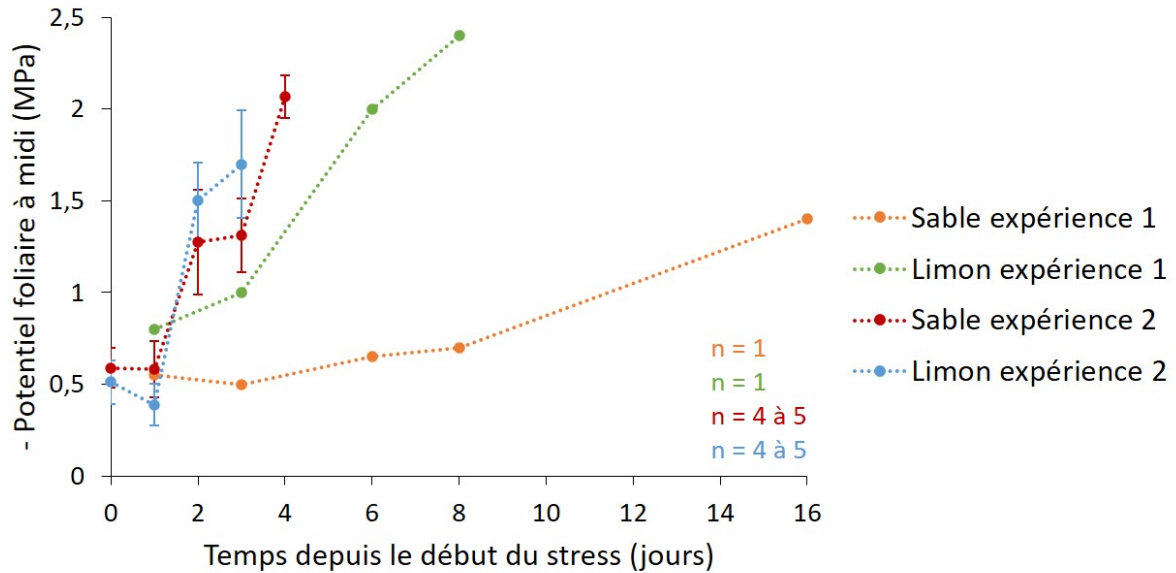


FIGURE 5.9 – Évolution du potentiel foliaire ($\psi_{feuilleMD}$) ; (mesuré avec une bombe à pression) en fonction du temps écoulé depuis le début de l'application du stress hydrique pour les deux sols des deux expériences. Pour la deuxième expérience la moyenne et l'écart-type sont présentés tandis que pour la première la mesure a été réalisée uniquement sur une plante représentative pour chaque sol.

5.2.3 Évolution de la conductance de la plante et de la rhizosphère

La conductance de la plante et de la rhizosphère, calculée selon l'équation 2.5, diminue quand l'eau se raréfie (fig. 5.10). La conductance du système est initialement autour de $5 \cdot 10^{-6}$ g/skPa pour la deuxième expérience et atteint entre $3 \cdot 10^{-8}$ et $3 \cdot 10^{-7}$ g/skPa en fin de stress. Pour la première expérience, la conductance initiale est moindre, de l'ordre de $6 \cdot 10^{-7}$ g/skPa et atteint 0 à $2 \cdot 10^{-8}$ g/skPa à la fin. La diminution de conductance est plus forte pour la deuxième expérience. Elle est également plus forte pour les plantes dans le limon lors de la première expérience tandis qu'elle est semblable pour les deux sols lors de la seconde. Cette diminution de conductance au sein de l'expérience est causée par la diminution de la conductance des racines et du sol (Rodriguez-Dominguez et Brodribb, 2020).

Il est possible de résumer facilement ces premiers résultats. Au cours du stress hydrique, le potentiel du sol augmente tandis que sa teneur en eau diminue. Parallèlement la conductance stomatique et la transpiration des plantes sont réduites tandis que le potentiel foliaire devient plus négatif. La conductance de la plante et de la rhizosphère diminue également. L'évolution de ces paramètres est plus forte pour la deuxième expérience (réalisée sur des plantes plus âgées et avec un déficit de pression de vapeur plus important) qui dure moins longtemps que la première. Les plantes étant plus grandes, elles avaient un besoin en eau supérieur et ont donc subi plus rapidement les conséquences du stress hydrique. Au sein de chaque expérience, il est souvent possible d'identifier un comportement différent pour les deux sols. En effet, les plantes ayant poussé dans le limon semblent subir un stress plus rapide que les plantes ayant poussé dans le sable.

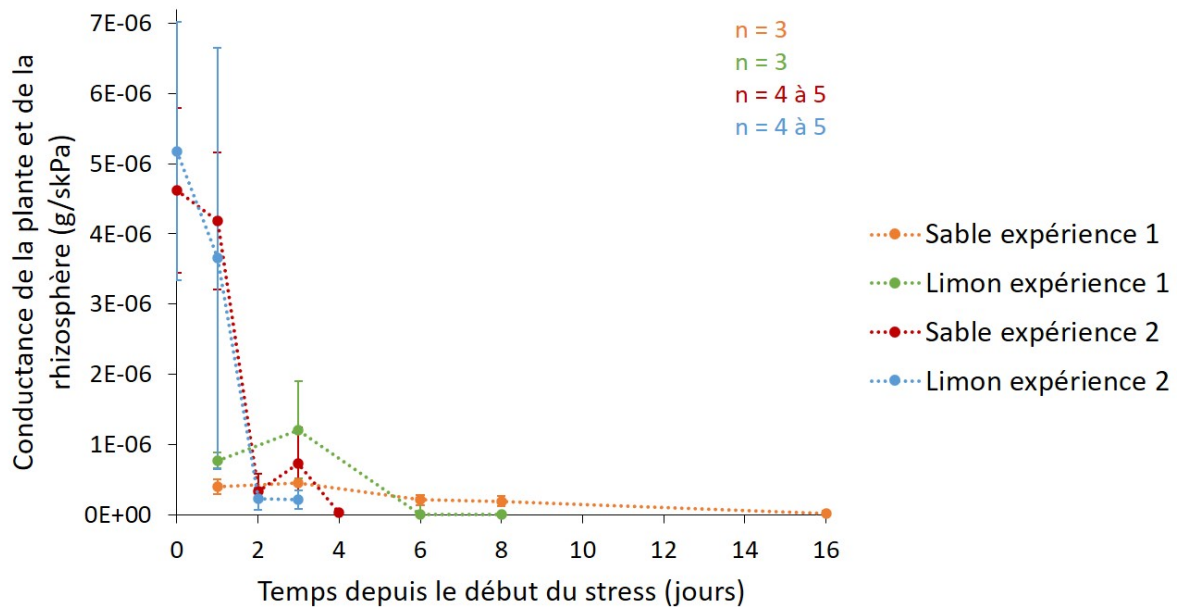


FIGURE 5.10 – Évolution de la conductance de la plante et de la rhizosphère (calculée d'après les mesures de transpiration journalière, de potentiel du sol et de potentiel foliaire mesuré à midi) en fonction du temps écoulé depuis le début de l'application du stress hydrique pour les deux sols des deux expériences. La moyenne et l'écart type sont présentés.

5.2.4 Caractéristiques morphologiques des plantes

Les caractéristiques morphologiques des plantes en fin de stress peuvent également être comparées. La masse sèche des plantes (fig. 5.11 a) est comprise entre 0,2 et 2 g, elle est plus élevée lors de la seconde expérience. La surface racinaire finale (fig. 5.11 b) oscille entre 30 et 140 cm². Elle est plus élevée pour les plantes dans le sable de la deuxième expérience, suivie des plantes dans le limon et ensuite des plantes dans le sable de la première expérience. Les plantes dans le limon ont donc une surface racinaire peu sensible au VPD et à l'âge de la plante contrairement à celles dans le sable. La surface foliaire finale (fig. 5.12 a) est comprise entre 30 et 270 cm². Elle est bien plus importante lors de la seconde expérience. Au sein de la première expérience, les plantes dans le limon sont bien plus grandes que les plantes dans le sable qui souffraient alors d'un manque de nutriments. Lors de la seconde expérience, ce sont les plantes dans le sable qui sont légèrement plus grandes, ceci pourrait être dû au supplément de nutriments qu'elles ont reçu.

Il est aussi intéressant de regarder l'impact du stress hydrique sur certaines caractéristiques des plantes. Tout d'abord, la surface foliaire des plantes grandit très peu durant l'expérience (fig. 5.12). Ensuite, le système racinaire des tournesols grandit durant le stress (fig. 5.13). En effet, sa masse sèche est multipliée en moyenne par 1,8 entre le début et la fin du stress. La croissance de celui-ci est plus importante pour les plantes dans le limon. Ensuite, la conductance racinaire diminue durant le stress (tab. 5.1). Elle passe en effet d'environ $6 \cdot 10^{-8}$ g/sPa avant le stress à $3,5 \cdot 10^{-10}$ g/sPa pour la première expérience et à $10 \cdot 10^{-10}$ g/sPa pour la deuxième. La diminution de conductance est semblable pour les plantes dans le limon ou dans le sable et est plus forte pour la première expérience. La conductance racinaire avant le stress est du même ordre de grandeur pour les deux expériences et

pour les deux types de sol. Il y a une variabilité importante entre les plantes d'un même type. Le stress causerait donc un ralentissement de l'expansion des feuilles et une augmentation de la masse sèche des racines, sans doute pour faciliter le prélèvement d'eau. Si le système racinaire grandit, il serait logique que la conductance racinaire augmente ce qui n'est pas le cas ici. Ceci pourrait être dû à l'intensité de stress trop importante qui pourrait avoir causé de la cavitation dans les racines ou rompu le contact hydraulique entre les racines et le sol (Carminati et al., 2020).

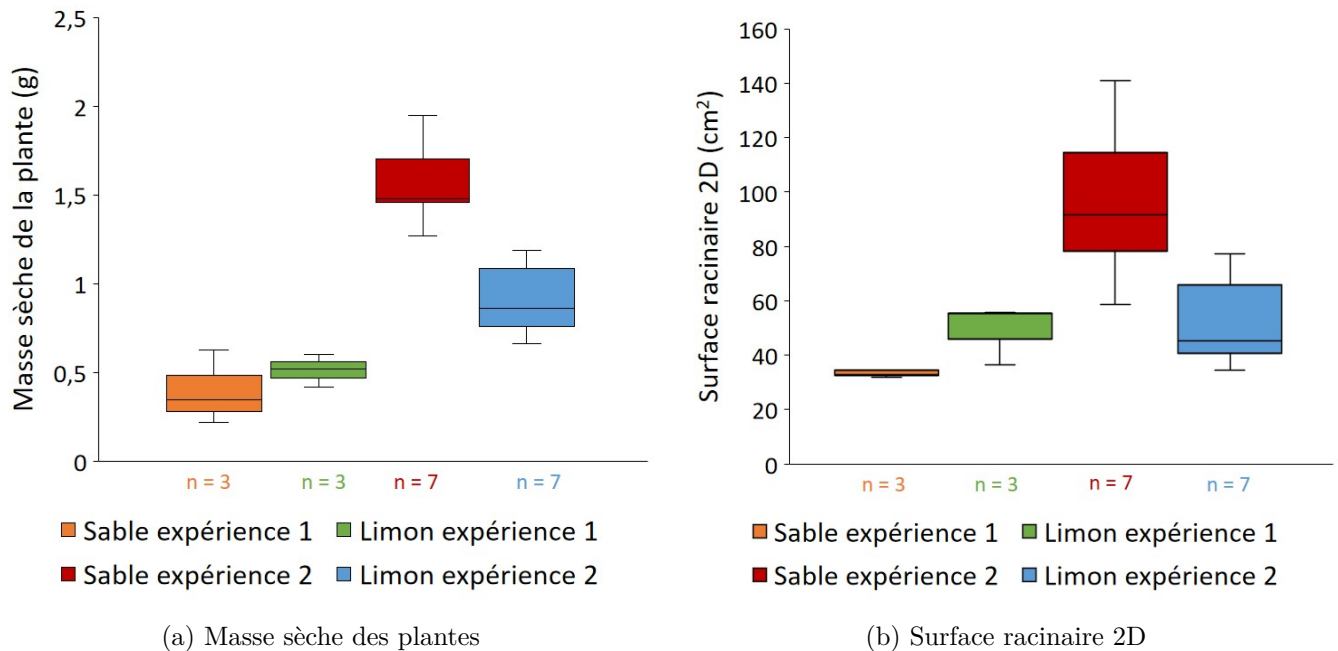


FIGURE 5.11 – Comparaison de certaines caractéristiques morphologiques des plantes en fin d'expérience.

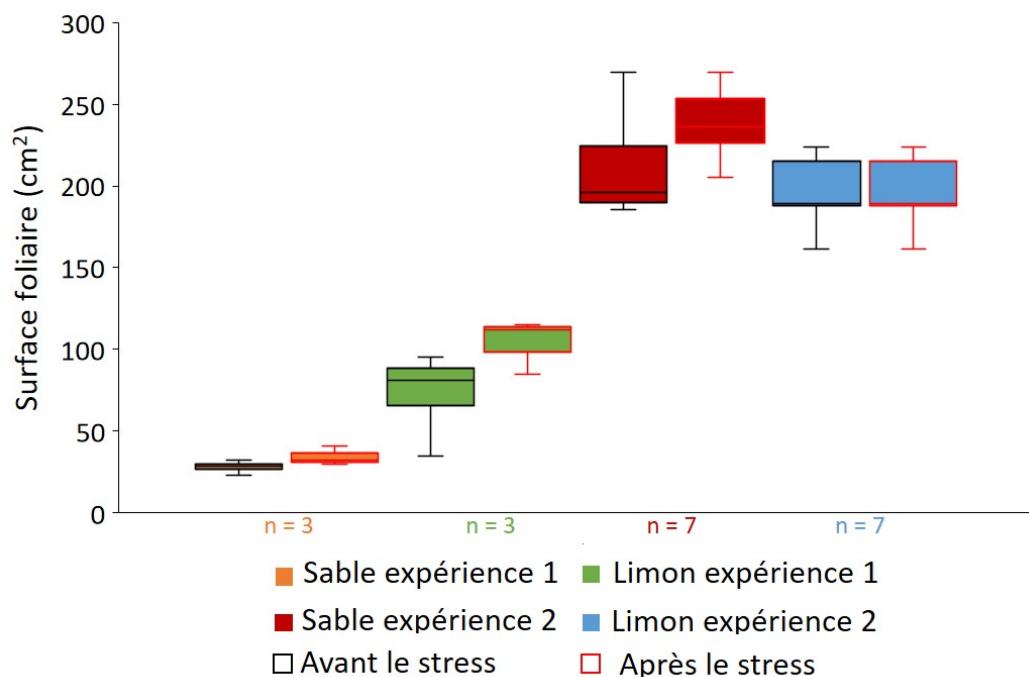


FIGURE 5.12 – Évolution de la surface foliaire entre avant et après le stress hydrique.

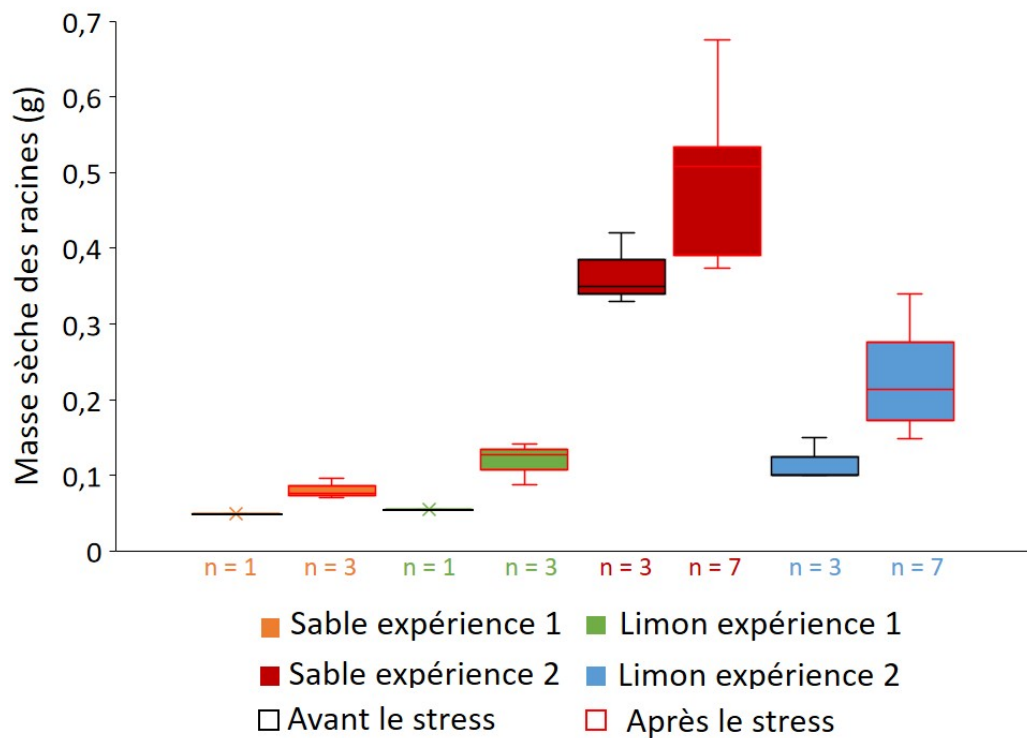


FIGURE 5.13 – Évolution de la masse sèche des racines entre avant et après le stress hydrique.

TABLEAU 5.1 – Évolution de la conductance racinaire (mesurée avec l'HPFM) entre avant et après le stress hydrique. Il y a une seule mesure avant le stress pour la première expérience et trois pour la deuxième. Après le stress, il y a trois réplicats pour la première expérience et sept pour la deuxième.

	Conductance racinaire avant le stress (g/sPa)	Conductance racinaire après le stress (g/sPa)
Sable expérience 1	$5,5 \cdot 10^{-8}$	$(3,0 \pm 1,6) \cdot 10^{-10}$
Limon expérience 1	$6,8 \cdot 10^{-8}$	$(4,1 \pm 2,7) \cdot 10^{-10}$
Sable expérience 2	$(5,5 \pm 3,1) \cdot 10^{-8}$	$(1,0 \pm 0,5) \cdot 10^{-9}$
Limon expérience 2	$(6,2 \pm 0,7) \cdot 10^{-8}$	$(1,0 \pm 0,9) \cdot 10^{-9}$

Chapitre 6

Discussion

6.1 Le sol et le déficit de pression de vapeur impactent-ils la réaction du tournesol à la sécheresse ?

L'impact du type de sol ainsi que du déficit de pression de vapeur sur la réaction du tournesol à la sécheresse est étudié. Pour ce faire, l'évolution de la régulation de la transpiration est analysée en fonction de l'état hydrique du sol d'une part et de la plante d'autre part.

6.1.1 Régulation de la transpiration en fonction de l'état hydrique du sol

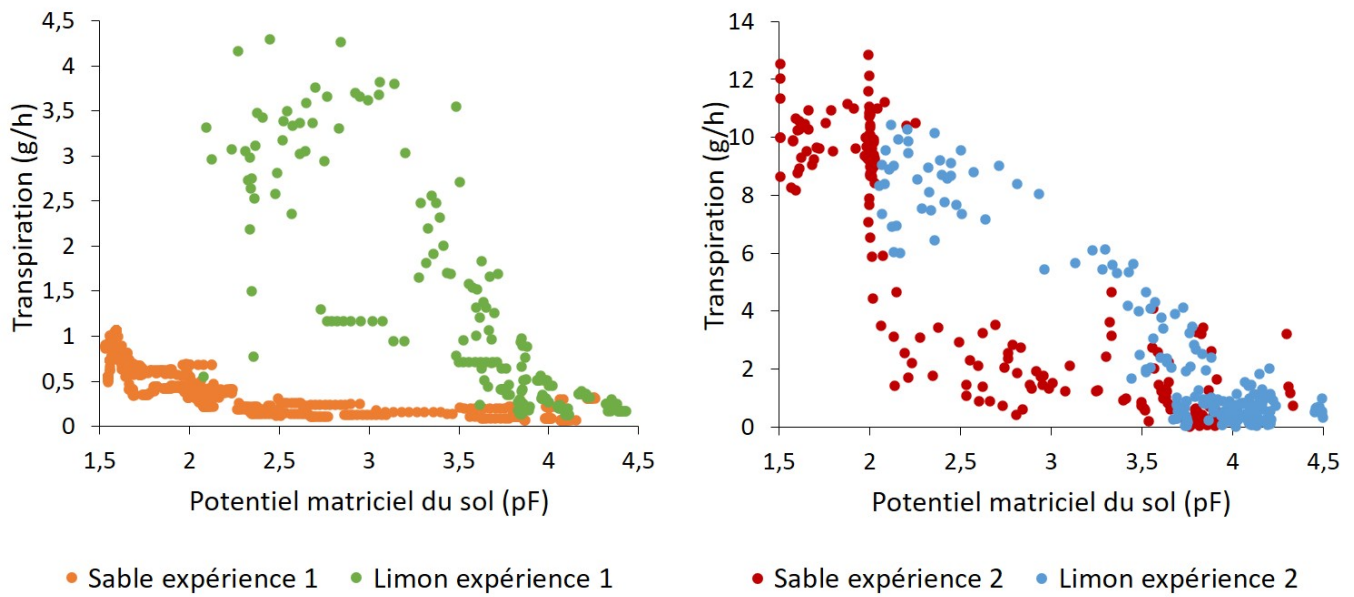
Impact du potentiel du sol sur la transpiration et la conductance stomatique

La figure 6.1 reprend l'évolution de la transpiration en fonction du potentiel hydrique du sol. Les deux expériences sont séparées car les plantes ont une longueur racinaire différente ce qui complique la comparaison. La première question qui se pose porte sur l'impact du type de sol sur la transpiration. Pour les deux figures, la relation entre la transpiration et le potentiel suit une droite pour les plantes dans le limon tandis qu'elle suit une courbe qui diminue plus rapidement pour les plantes dans le sable. Pour celles-ci, la transpiration diminue plus fort au début : d'environ trois quart de sa valeur maximale entre pF 1,5 et pF 2. Cette différence de comportement en fonction du type de sol est significative au sein de chaque expérience, avec une p-valeur de $7,4 \cdot 10^{-26}$ pour la première expérience et de $1,7 \cdot 10^{-14}$ pour la deuxième (annexe X). La deuxième question qui se pose porte sur l'impact du déficit de pression de vapeur sur la relation considérée. Lors de la deuxième expérience, avec un VPD de 2,5 kPa, la transpiration est supérieure (elle débute à 12 g/h) à celle de la première expérience, avec un VPD de 2 kPa (la transpiration maximale débute à 4 g/h pour les plantes dans le limon et 1 g/h pour celles dans le sable qui étaient plus petites). Il y a donc une grande différence en terme d'ordre de grandeur, qui est davantage due à la taille des plantes qu'au VPD. Les plantes ont en effet poussé environ trois semaines avant le stress pour la première expérience et plus ou moins quatre semaines pour la seconde. Il ne semble pas y avoir de différence dans la forme de la relation en fonction du VPD. La différence globale de comportement entre les deux expériences est significative, avec une p-valeur de $2,7 \cdot 10^{-110}$ (annexe X).

La figure 6.2 reprend l'évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel du sol. Cette figure permet de mettre les deux expériences sur la même échelle et ainsi de les comparer plus facilement. Comme pour la relation incluant la transpiration, une différence claire de comportement apparaît en fonction du type de sol. La diminution de conductance stomatique en fonction du potentiel du sol est en effet linéaire pour le limon et sous forme de courbe diminuant plus rapidement pour le sable. Cette différence est significative, avec une p-valeur de 0,0255 pour les données de conductance stomatique horaires (annexe X). En termes d'impact du déficit de pression de vapeur, les deux expériences semblent avoir un comportement similaire. Cependant, la différence est également significative, avec une p-valeur de 0,0404 pour les données horaires, sans doute car les plantes de la première expérience ont maintenu plus longtemps de faibles conductances stomatiques. Le sol semble avoir un impact supérieur, en effet la p-valeur est inférieure pour l'impact du type de sol sur l'évolution de la conductance stomatique que pour l'impact du déficit de pression de vapeur sur celle-ci. Ceci pourrait s'expliquer par la faible différence de VPD appliquée entre les deux expériences : seulement 0,5 kPa.

La forme de la relation entre la transpiration et le potentiel du sol (fig. 6.1) est conforme aux formes retrouvées dans la littérature. Novák et al. (2005) montrent par exemple une relation de forme intermédiaire entre le sable et le limon. En termes de valeurs, la transpiration et la conductance stomatique sont presque nulles dans les expériences réalisées autour de pF 3 pour le sable et de pF 4 pour le limon. Des valeurs similaires sont trouvées dans la littérature : pF 3 (Novák et al., 2005) et pF 4 (Denmead et Shaw, 1962) pour le maïs, pF 4 pour le Lotier corniculé (Gardner et Ehlig, 1963) et pF 4 pour le soja (Brisson et al., 1993). Concernant l'impact du type de sol, Gardner et Ehlig (1963) ont réalisé une expérience similaire de stress hydrique sur du Lotier corniculé et ils ont également montré une diminution plus forte de la transpiration avec l'augmentation de succion du sol pour un sol sableux et une relation plus linéaire pour un sol limoneux. Ceci est également observé sur du maïs par Cai et al. (ND) dans deux sols identiques à ceux de cette expérience.

Il y a donc un impact important du type de sol sur la régulation de la transpiration en conditions de sécheresse. Ceci rejoint également l'hypothèse de Turner et al. (1985) disant que le tournesol a une régulation de la transpiration étroitement liée à l'état du sol durant la sécheresse. La diminution de transpiration et de conductance stomatique est plus forte et plus rapide pour les plantes dans le sable lorsque le potentiel du sol augmente. Ce phénomène ne peut pas être dû à une surface racinaire moindre car durant la deuxième expérience les plantes dans le sable avaient une surface racinaire supérieure à celle des plantes dans le limon (fig. 5.11 a) ; (Nourtier et al., 2014). L'assèchement du sol provoque une diminution de la conductivité hydraulique du sol qui est plus forte pour les plantes dans le sable (fig. 4.2 b) ainsi qu'une augmentation du potentiel hydrique du sol qui cause une diminution de la conductance totale de la plante (annexe XI, fig. A.9). En réponse à cette diminution, la conductance stomatique diminue aussi (annexe XI, fig. A.10). La diminution de transpiration plus rapide pour les plantes dans le sable peut être expliquée par la perte plus importante de conductivité hydraulique autour des racines. La réaction du tournesol à la sécheresse ne peut donc pas être déduite uniquement de ses caractéristiques physiologiques car elle diffère en fonction des propriétés hydrauliques du sol. L'environnement, et plus particulièrement les interactions souterraines, influencent en effet la plante en situation de sécheresse ce qui rejoint la théorie de Carminati et Javaux (2020).



(a) 1ère expérience (VPD 2 kPa, 19 jours croissance)

(b) 2ème expérience (VPD 2,5 kPa, 26 jours croissance)

FIGURE 6.1 – Évolution de la transpiration horaire en fonction du potentiel sol. L'incertitude sur les données vient du fait que la transpiration est mesurée à un petit pas de temps d'une heure, ce qui est peu précis au niveau de la mesure des balances.

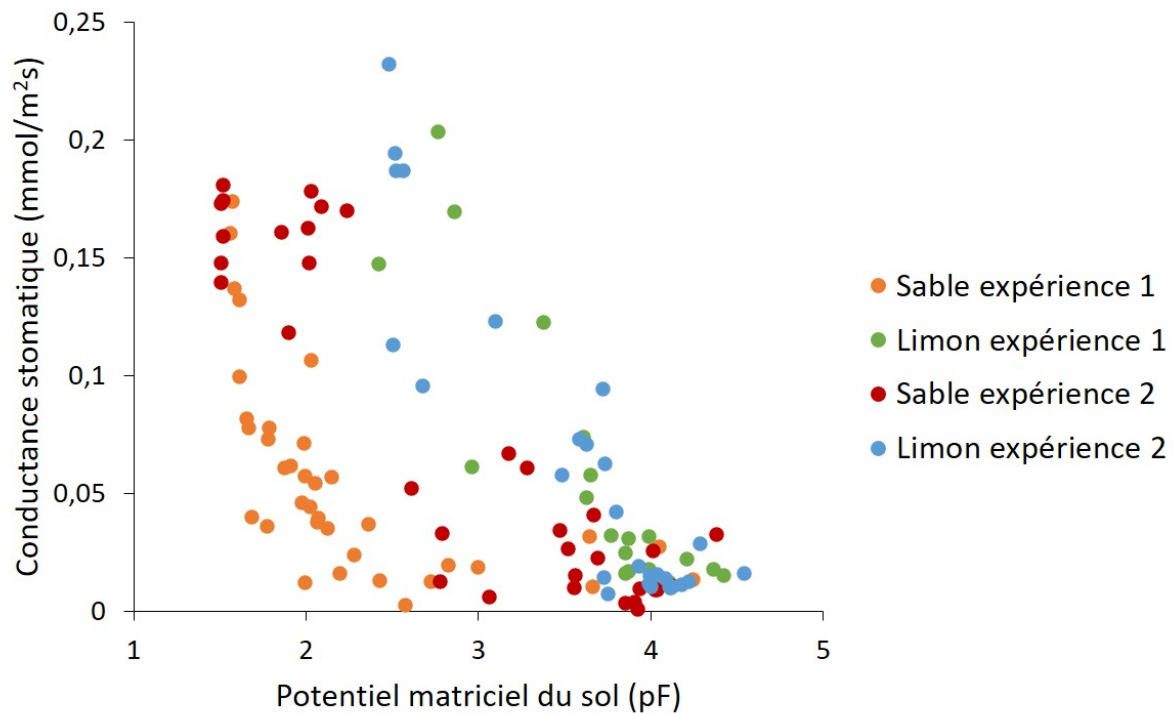


FIGURE 6.2 – Évolution de la conductance stomatique globale journalière en fonction du potentiel du sol.

Impact de la teneur en eau extractible sur la transpiration et la conductance stomatique

L'évolution de la transpiration en fonction de la fraction en eau du sol utilisable par une plante est une relation largement acceptée pour décrire la réaction d'une plante à la sécheresse (Sinclair et al., 1998). La figure 6.3 reprend l'évolution de la conductance stomatique en fonction de la teneur en eau extractible. Il ne semble pas y avoir d'impact du déficit de pression de vapeur car les évolutions sont très ressemblantes pour un même substrat. Il y a cependant une conductance stomatique légèrement moindre pour le limon lors de la deuxième expérience et pour le sable lors de la première. Ceci ne permet pas de mettre en avant un impact du VPD car il y a une différence entre les deux substrats. Un impact du type de sol peut cependant être identifié. Les plantes dans le sable ont une conductance stomatique stable, autour de $0,3 \text{ mmol/m}^2\text{s}$, d'une teneur en eau extractible de 4 à 1 tandis que les plantes dans le limon ont une conductance stomatique diminuant directement quand l'eau extractible diminue.

La forme de la relation obtenue entre la conductance stomatique et la teneur en eau du sol (ou teneur en eau extractible comme ici) est cohérente avec la littérature, elle est d'ailleurs bien plus documentée que la précédente prenant le potentiel du sol en compte. Cette relation est notamment régulièrement utilisée par les écologistes pour créer des fonctions de stress. La forme la plus répandue de cette relation est caractérisée par une transpiration constante jusqu'à un seuil de teneur en eau qui cause ensuite sa diminution (Ritchie, 1974) ; (Wetzel et Chang, 1987). Le phénomène a été montré sur des tournesols par Casadebaig et al. (2008), Gollan et al. (1986) et Turner et al. (1985). Ceci correspond aux données pour le sable qui suivent bien un plateau et diminuent autour d'une teneur en eau extractible de 1 (fig. 6.3). Cependant, pour le limon il n'y a pas de plateau (surtout pour la première expérience), la conductance stomatique semble diminuer dès que la teneur en eau extractible baisse. Un impact du type de sol a été trouvé par Casadebaig et al. (2008), Gollan et al. (1986) et Turner et al. (1985) sur des tournesols : la conductance stomatique ou la transpiration diminuent à partir d'un seuil de teneur en eau extractible d'environ 1,25 pour le sable et d'environ 0,05 pour le limon, tout comme dans l'expérience réalisée (fig. 6.3). Concernant l'impact du déficit de pression de vapeur, Gollan et al. (1986) n'en a pas observé non plus pour des tournesols.

L'utilisation de la teneur en eau extractible est parfois critiquée. En effet, elle peut prendre en compte, selon les définitions, soit la teneur en eau à la capacité au champ soit la teneur en eau à saturation comme borne supérieure. Ceci peut mener à des incohérences, en particulier pour les sols sableux qui présentent une grande différence entre ces valeurs (Sinclair et al., 1998). Dans cette expérience, c'est la teneur en eau à la capacité au champ qui a été utilisée et il y a une grande différence entre les deux substrats : elle a une valeur de 29 % pour le limon et de 8,3 % pour le sable. Pour de faibles potentiels de sol, la teneur en eau extractible est donc bien supérieure pour le sable que pour le limon (annexe XII, fig. A.11). Si la teneur en eau volumique est utilisée plutôt que la teneur en eau extractible (annexe XIII), le limon montre davantage un seuil et les valeurs sont plus comparables entre les deux sols. Le seuil de diminution de transpiration est alors supérieur pour les sols sableux comme dans Sinclair et al. (1998).

La relation entre la conductance stomatique et la teneur en eau du sol ne dépend pas du déficit en pression de vapeur et semble dépendre légèrement du type de sol. Les propriétés hydrauliques du sol seraient donc des paramètres intéressants à intégrer dans les fonctions de stress.

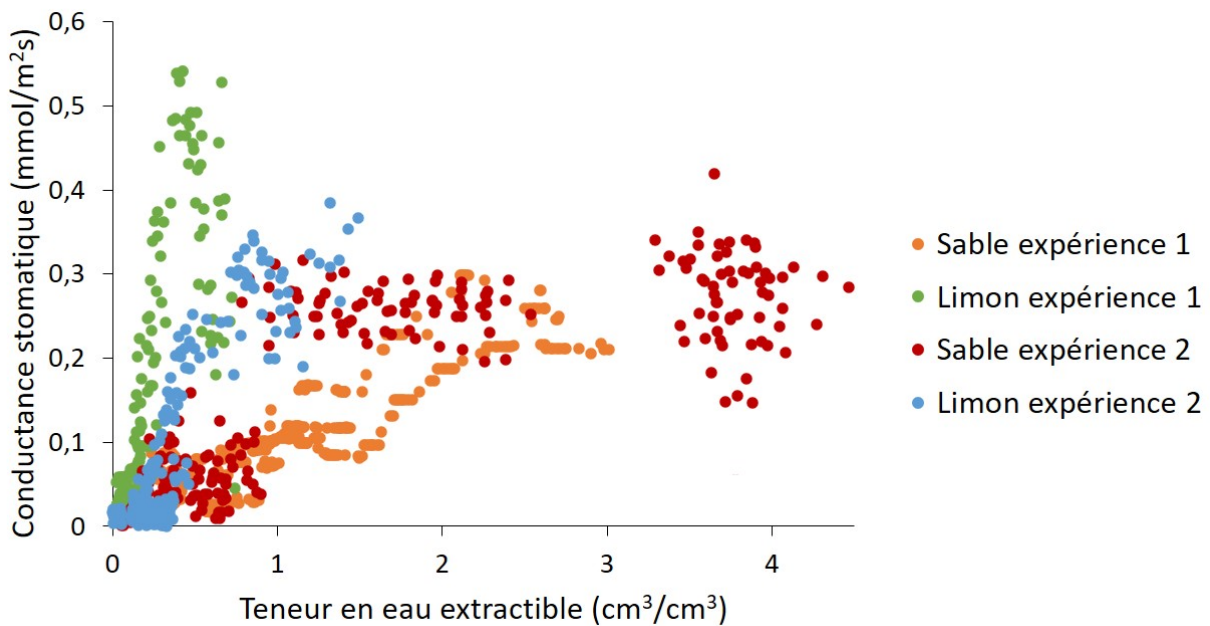


FIGURE 6.3 – Évolution de la conductance stomatique globale horaire en fonction de la teneur en eau extractible du sol.

6.1.2 Régulation de la transpiration en fonction de l'état hydrique de la plante

La figure 6.4 reprend l'évolution de la transpiration en fonction du potentiel foliaire. Une différence est présente entre les deux expériences : la transpiration journalière est plus importante lors de la seconde expérience (environ 140 g/j initialement alors que la transpiration initiale est d'environ 20 g/j pour la première expérience). Une différence semble exister entre les deux types de sol : la diminution de transpiration en fonction du potentiel foliaire est plus linéaire pour les plantes dans le limon tandis qu'elle suit un plateau et une descente plus forte ensuite pour les plantes dans le sable. Pour les tournesols ayant poussé dans du sable, la transpiration est stable pour un potentiel foliaire allant de 0 à -0,5 MPa puis elle diminue fortement (de 90 % environ de sa valeur initiale) pour des potentiels foliaires compris entre -0,5 MPa et -1,5 MPa. Cependant la différence entre les sols n'est pas statistiquement significative et les courbes montrent quand même une certaine incertitude. La figure 6.5 reprend l'évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire. Les données sont assez aléatoires et les quatre courbes semblent avoir la même allure. Il n'y a pas d'influence claire du type de sol. Concernant le déficit de pression de vapeur, les plantes de la première expérience ont une conductance qui diminue plus rapidement mais ceci est en partie dû au nombre différent de points de mesures. L'incertitude de ces graphes vient du fait que ces relations sont très sensibles au déficit de pression de vapeur ainsi qu'à la surface foliaire. De plus, les mesures réalisées à la bombe Sholander sont peu précises pour de faibles potentiels.

Il n'y a pas de relation unique entre la transpiration et le potentiel foliaire (fig. 6.4) puisque le type de sol impacte la forme de la courbe : la transpiration diminue plus rapidement en fonction de l'augmentation de potentiel foliaire pour les plantes ayant poussé dans du sable. Cela rejoint les expériences de Turner et al. (1985) et Tardieu et al. (1996) sur des tournesols qui ont montré que la relation entre la transpiration et le potentiel foliaire varie en fonction de l'humidité du sol et de l'environnement. Pour les plantes ayant poussé sur du limon, la transpiration est initialement plus élevée pour celles de la deuxième expérience puis les courbes des deux expériences se rejoignent, autour d'un potentiel foliaire de -1,5 MPa. Ce comportement peut être expliqué par le fait que la relation est unique entre la SOL (*Stress Onset Limit*) de Carminati et Javaux (2020) et le potentiel foliaire. En effet, pour des potentiels élevés, les deux courbes de limon se rejoignent sur cette SOL. Avant ce phénomène, la relation est différente à cause de la différence de VPD et de surface foliaire. Les plantes dans le limon atteindraient la SOL plus rapidement lors de la seconde expérience, ce qui est cohérent avec les observations ayant montré que ces plantes étaient plus stressées. Il est plus difficile d'évaluer la relation pour les plantes dans le sable qui ont une surface racinaire fortement différente. Cependant, les plantes dans le sable ont une transpiration qui diminue plus rapidement lors de la première expérience. Cette différence pourrait être due au fait qu'elles atteignent la SOL assez rapidement. En effet, plus une plante a une longueur racinaire faible (ce qui est le cas ici des plantes dans le sable de la première expérience), plus la SOL arrive tôt. Ainsi, la relation entre la SOL et le potentiel, plutôt que celle entre la conductance stomatique et le potentiel foliaire, serait unique.

Concernant la relation entre la conductance stomatique et le potentiel foliaire (fig. 6.5), les expériences se ressemblent davantage. Les plantes de la première expérience semblent néanmoins suivre un plateau suivi d'une diminution rapide de conductance stomatique (autour de -1 MPa). Turner et al. (1985) ont montré une relation similaire de plateau suivi de descente rapide pour des faibles VPD et une descente plus douce pour des VPD élevés. Cependant le modèle de Anderegg et al. (2017) utilisé pour appliquer une régression sur les données ne semble pas optimal pour expliquer la relation lors de la première expérience, ceci est probablement dû au plus petit nombre de données. En effet, si les courbes de régression sont enlevées, les quatre séries de données sont semblables. Cela signifierait que la relation entre la conductance stomatique et le potentiel foliaire est unique pour le tournesol, ce qui contredit les conclusions de la figure précédente, ainsi que les résultats de Tardieu et al. (1996). Cette observation pourrait être expliquée par le fait que la plante régule plutôt le rapport entre sa surface foliaire et sa surface racinaire que sa conductance stomatique pour éviter d'atteindre la SOL. Cette régulation peut dépendre de l'environnement et en particulier du type de sol. Ainsi, le rapport entre la surface foliaire et surface racinaire au sein de chaque expérience est plus important pour les plantes dans le limon (annexe XIV). Cette relation est cohérente avec l'étude de Sadras et al. (1993) qui a montré que la réponse des tournesols à la sécheresse dépend surtout de la régulation de l'expansion foliaire avant la floraison et de la régulation stomatique après. Dans ce cas-ci, les plantes n'avaient pas fleuri et ont eu une régulation importante de l'expansion foliaire puisque celle-ci était presque nulle durant le stress (fig. 5.12 a). Ceci confirme que les plantes pourraient être peu régulées par les stomates. Le tournesol n'a donc pas de régulation rapide de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire mais bien une régulation plus longue guidée par l'adaptation du rapport de surface entre les feuilles et les racines. L'adaptation de ce rapport dépend notamment du type de sol.

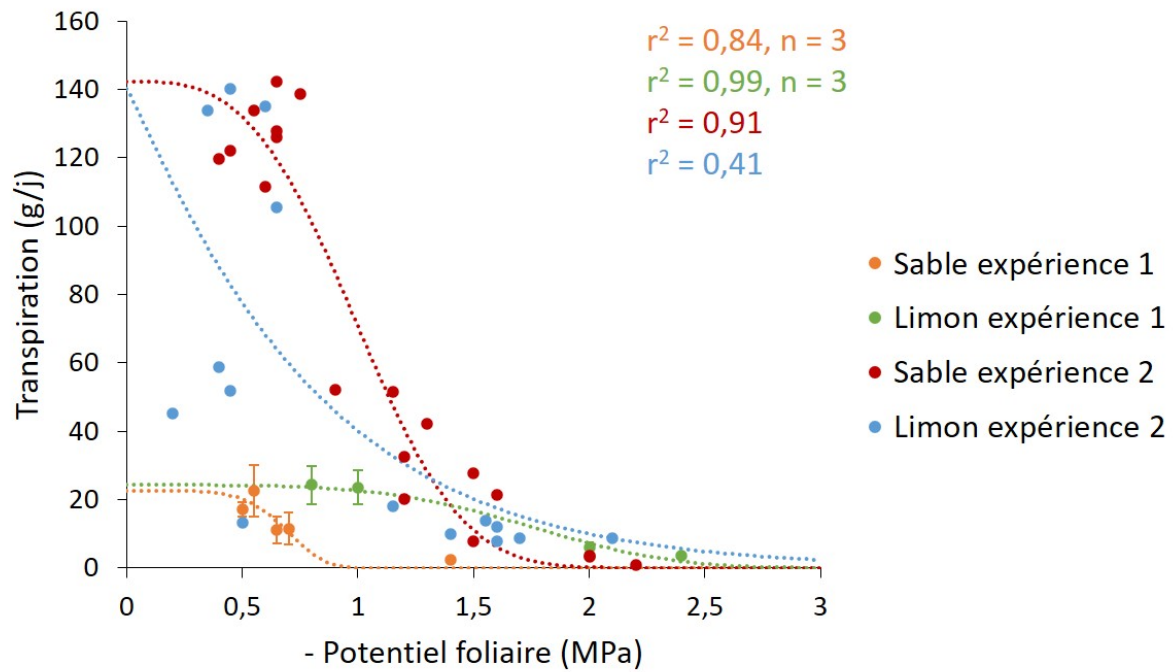


FIGURE 6.4 – Évolution de la transpiration journalière en fonction du potentiel foliaire mesuré à midi. Les données ont subi une régression (dont les paramètres sont présentés dans l'annexe XV) selon les équations 4.11 et 4.12 de Anderegg et al. (2017).

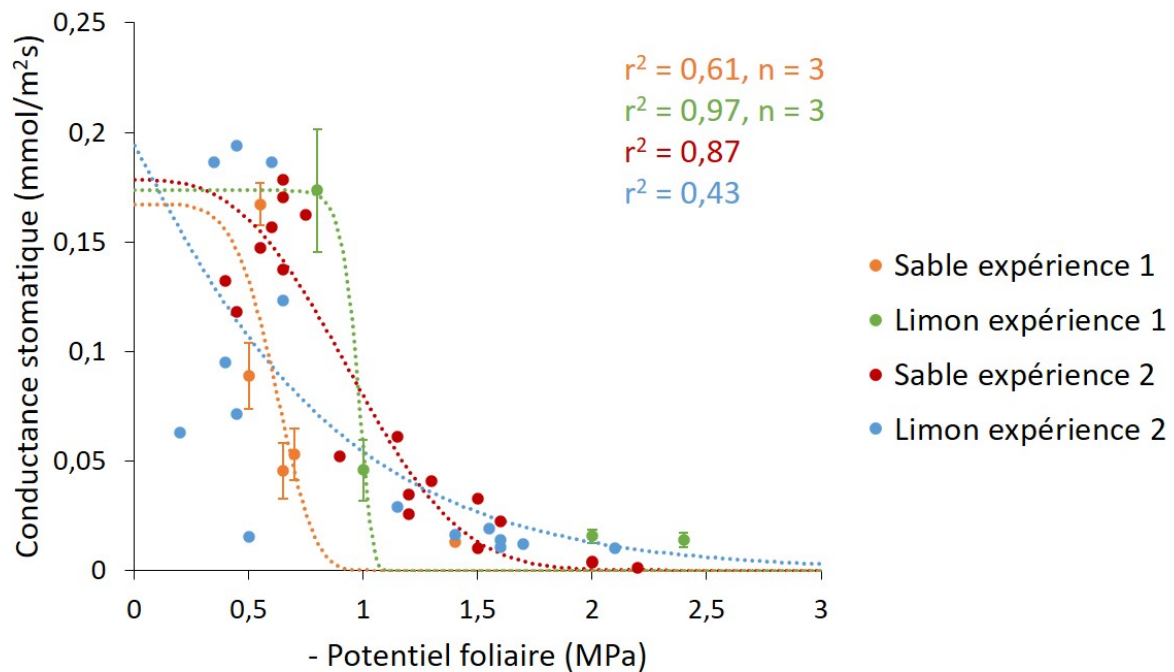


FIGURE 6.5 – Évolution de la conductance stomatique journalière en fonction du potentiel foliaire mesuré à midi. Les données ont subi une régression (dont les paramètres sont présentés dans l'annexe XV) selon les équations 4.11 et 4.12 de Anderegg et al. (2017).

6.2 Le tournesol a-t-il un comportement typiquement anisohydrique ?

Le tournesol est une plante décrite comme typiquement anisohydrique, l'objectif est d'identifier si ce comportement typique a été observé dans les expériences. Le comportement de cette plante est également comparé à celui du maïs, une plante isohydrique, dans une expérience similaire réalisée par Cai et al. (ND) sur les deux mêmes sols. Pour évaluer le comportement isohydrique ou anisohydrique, deux relations sont étudiées : l'évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire et le rapport entre le potentiel foliaire mesuré à midi et celui mesuré avant le lever du jour.

6.2.1 Relation entre conductance stomatique et potentiel foliaire

La relation de l'évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire est présentée dans la figure 6.6 pour les expériences réalisées dans le cadre de ce mémoire sur le tournesol. Des expériences similaires ont été réalisées sur des plants de maïs par Cai et al. (ND), et sont présentées dans la figure 6.7. La conductance stomatique initiale est d'environ $0,17 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ pour le tournesol et d'environ $1,5 \cdot 10^{-7} \text{ g/scm}^2$ soit $0,08 \text{ mmol/m}^2\text{s}$ pour le maïs. Le maïs a donc une conductance stomatique initiale qui vaut la moitié de celle du limon. La conductance stomatique diminue ensuite selon une sigmoïde pour les deux plantes et devient nulle pour des potentiels foliaires d'environ -2 à -3 MPa. La diminution est plus forte pour le plus petit VPD (2 kPa) chez le tournesol et pour le plus grand (2,8 kPa) chez le maïs. Pour les deux plantes, la conductance stomatique diminue plus rapidement pour les plantes ayant poussé dans du sable que pour celles ayant poussé dans du limon.

Le classement d'une plante en isohydrique ou anisohydrique est régulièrement réalisé à l'aide de la relation entre la conductance stomatique et le potentiel foliaire. Ainsi, les plantes isohydriques ferment leurs stomates à des potentiels foliaires moins négatifs que les plantes anisohydriques (Hochberg et al., 2018) ; (Anderegg et al., 2017). Ici, la diminution de conductance stomatique est très forte autour des potentiels foliaires de -1 MPa pour le tournesol (fig. 6.6) et de -1,5 MPa pour le maïs (fig. 6.7). La valeur des tournesols est conforme avec la littérature, en effet Hirasawa et al. (1995) ont montré que les stomates se fermaient à des potentiels de -1,2 MPa, Triflò et al. (2003) à des potentiels de -0,7 MPa et Turner et al. (1985) à des potentiels de -1 MPa. La diminution de conductance stomatique se faisant à des potentiels foliaires moins négatifs pour le tournesol, cette plante serait plus isohydrique que le maïs selon cette définition. Selon Tardieu et al. (2017), les plantes anisohydriques expérimentent des potentiels plus négatifs que les plantes isohydriques. Ici, les plants de maïs vont jusque des potentiels foliaires de -3 MPa (fig. 6.7) tandis que le tournesol va jusque des potentiels de -2 à -2,5 MPa (fig. 6.6). Selon cette définition, le maïs serait plus anisohydrique que le tournesol. Selon les deux définitions, le maïs a donc un comportement plus anisohydrique que le tournesol. Ceci est contraire à l'avis général de la littérature qui classe le maïs comme typiquement isohydrique et le tournesol comme typiquement anisohydrique (Tardieu et Simonneau, 1998). Plusieurs explications sont alors possibles. Tout d'abord, les potentiels que la plante expérimente sont fonction du niveau de stress auquel elle est poussée et il est possible que celui-ci varie entre les deux plantes. Ensuite, Tardieu et al. (1996) émettent l'hypothèse que le seuil de diminution de la conductance stomatique en fonction

du potentiel foliaire change en fonction des conditions environnementales pour le tournesol. Cela signifierait que les seuils trouvés dans cette expérience ne sont pas représentatifs du comportement général du tournesol. Finalement, il a été montré que la conductance stomatique et le potentiel foliaire ne sont pas systématiquement corrélés dans la nature et ne sont pas toujours de bons indicateurs pour cette classification (Hochberg et al., 2018).

Les expériences ayant été réalisées sur les mêmes sols pour les deux expériences il est intéressant de voir si ceux-ci impactent cette relation. Pour le tournesol (fig. 6.6) il apparaît que, dans la première expérience, les plantes ayant poussé dans du sable ferment leurs stomates plus rapidement : autour de -1 MPa pour le sable par rapport au limon à -2 MPa. Pour le maïs (fig. 6.7), au déficit de pression de vapeur de 2,8 kPa, les plantes dans le sable ferment leurs stomates autour de -1,5 MPa tandis que les plantes dans le limon le font à des potentiels de -2 MPa. Selon la définition de Anderegg et al. (2017), les plantes poussant dans du sable ont donc un comportement plus isohydrique que celles poussant dans du limon. Une autre définition est celle de Klein (2014) qui dit que la pente de diminution de conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire est plus faible pour les plantes anisohydriques que pour les plantes isohydriques. Ici, la pente de diminution de la conductance stomatique en fonction du potentiel est plus forte pour les plantes dans le sable, pour le maïs et le tournesol (fig. 6.6 et 6.7). Pour les deux plantes étudiées, celles poussant dans du sable ont alors un comportement plus isohydrique comme précédemment. Le type de sol a donc un impact sur le caractère plutôt isohydrique ou anisohydrique d'une plante. Une plante ne peut donc pas être classée dans une des deux classes seulement en fonction de ses caractéristiques physiologiques, son environnement doit également être pris en compte. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Hochberg et al. (2018) qui émettent que la classification en isohydrique ou anisohydrique dépend de l'état hydrique du sol. De plus, les sols à texture plus grossière semblent engendrer un comportement plus isohydrique. Cette relation est cohérente avec l'étude de Lavoie-Lamoureux et al. (2017) sur des méta-données de vignes qui a montré une conductance stomatique supérieure pour un même potentiel foliaire pour les plantes ayant un sol à texture limoneuse qu'un sol à texture sableuse. Ce phénomène pourrait être dû au fait que les sols sableux ont une réserve en eau moindre et les plantes ont donc un comportement leur permettant de se protéger plus vite du stress hydrique.

La classification anisohydrique du tournesol et isohydrique du maïs ne peut donc pas être prouvée par ces expériences. En effet, un classement inverse a été déduit ici ce qui mène à conclure que la définition de la classification est peu robuste. De plus, il a été démontré que le type de sol avait un impact sur cette classification et qu'une plante ne pouvait être classée sans prendre en compte son environnement.

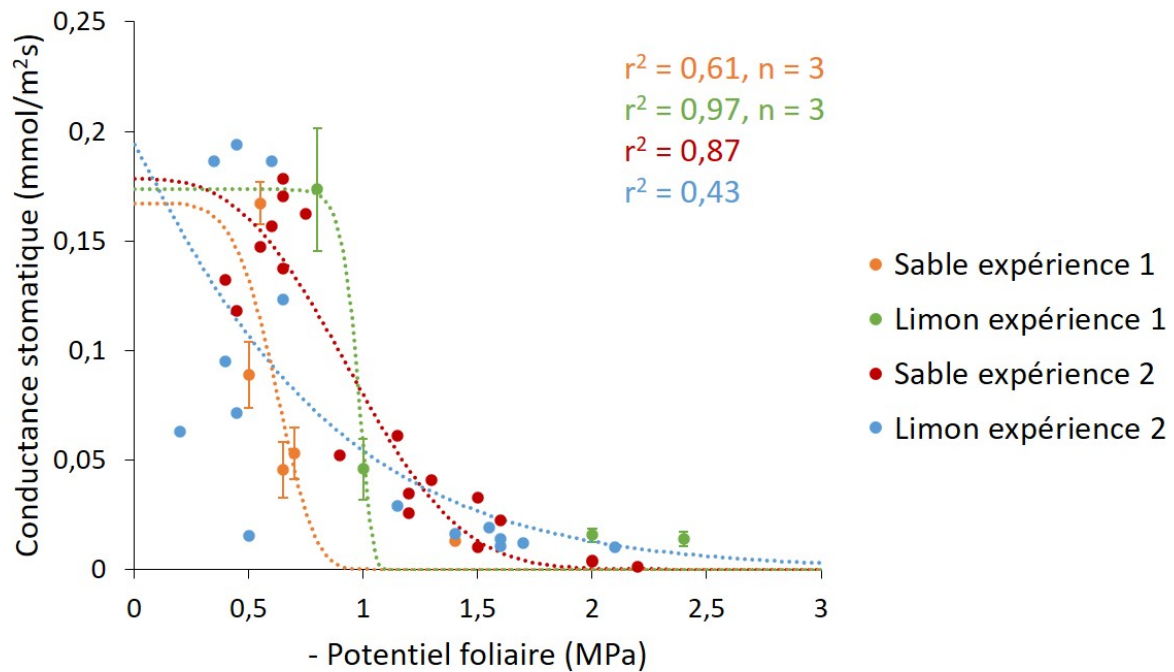


FIGURE 6.6 – Évolution de la conductance stomatique globale journalière en fonction du potentiel foliaire à midi pour le tournesol. Les données ont subi une régression (dont les paramètres sont présentés dans l'annexe XV) selon les équations 4.11 et 4.12 de Anderegg et al. (2017).

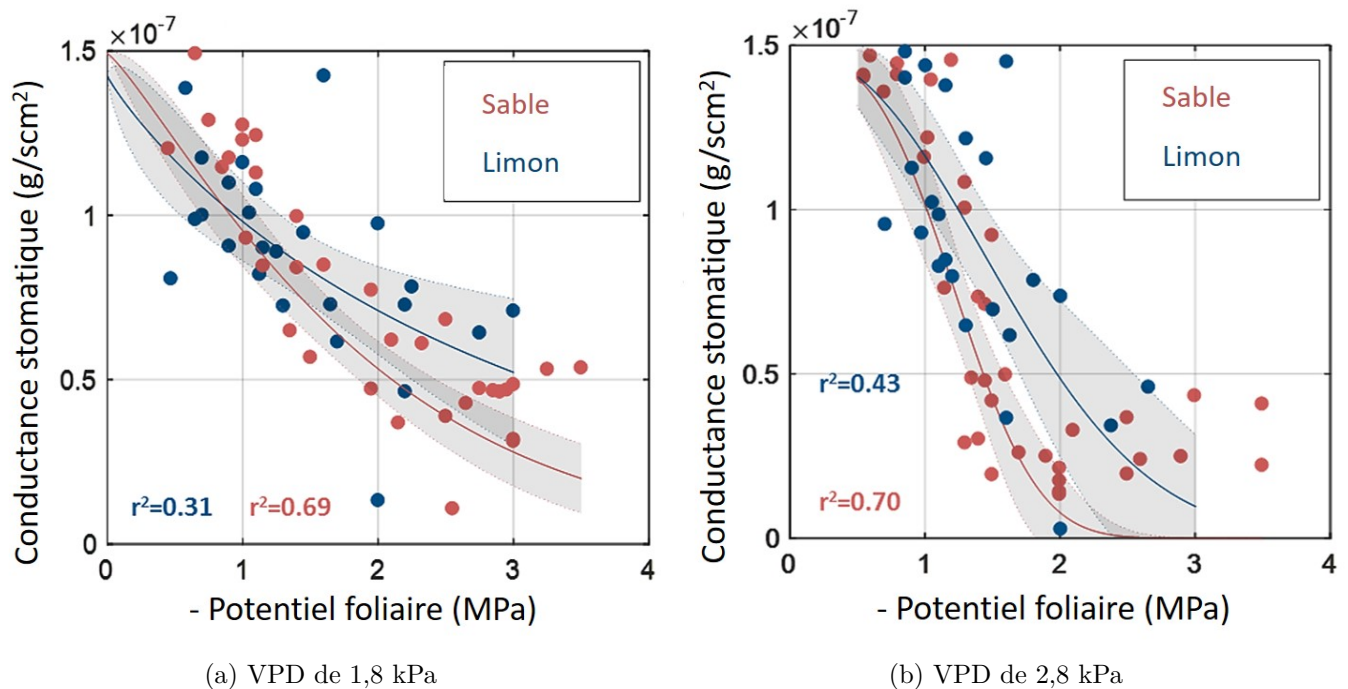


FIGURE 6.7 – Évolution de la conductance stomatique en fonction du potentiel foliaire pour le maïs pour deux déficits de pression de vapeur et deux types de sols. Les paramètres des régressions des équations 4.11 et 4.12 sont présentés dans l'annexe XV. Les aires grises sont des aires de prédictions fonctionnelles à 95 %. Adapté de Cai et al. (ND)

6.2.2 Relation entre potentiel foliaire mesuré à midi et mesuré avant le lever du jour

La figure 6.8 reprend l'évolution des potentiels foliaires mesurés à midi en fonction de ceux mesurés avant le lever du jour (*predawn*) pour le tournesol. La figure 6.9 reprend l'équivalent pour le maïs et a été réalisée par Cai et al. (ND). Selon Knipfer et al. (2020) la relation entre les deux peut être divisée en trois phases. Ainsi, la première correspond à la phase de régulation stomatique, la deuxième à la phase de fermeture des stomates et la troisième correspond à l'absence de régulation et à la perte de turgescence des feuilles. Le passage de la première à la deuxième phase se produit à environ -0,5 MPa et celui de la deuxième à la troisième entre -0,9 et -1,4 MPa de potentiel foliaire *predawn* pour le tournesol et le maïs. Meinzer et al. (2016) définit l'*hydroscape* comme l'aire entre la droite 1 :1 de $\psi_{\text{feuilleMD}}$ en fonction de $\psi_{\text{feuillePD}}$ et la régression expérimentale entre ces deux paramètres.

L'*hydroscape* peut être utilisé pour classer les plantes comme isohydriques ou anisohydriques. Ainsi, l'aire de l'*hydroscape* est supérieure pour les plantes anisohydriques que pour les plantes isohydriques (Meinzer et al., 2016). Pour les deux plantes étudiées il y a un impact du sol sur la forme de l'*hydroscape*. Ainsi, pour le tournesol (fig. 6.8), l'aire de l'*hydroscape* est supérieure pour les plantes dans le sable que celles dans le limon. Le tournesol serait donc plus anisohydrique dans du sable. Le maïs lui (fig. 6.9) a un *hydroscape* de plus grande aire dans le limon et serait donc plus anisohydrique quand il pousse dans le limon que dans le sable. Étonnamment, en fonction du type de plante, ce n'est pas le même sol qui induit un comportement plus isohydrique. Ce phénomène pourrait être expliqué par le fait que les graphes sont assez bruités et que les trois phases ont été choisies manuellement. L'influence du type de sol rejoint la théorie de Javaux et Carminati (2021) qui a montré que la forme de l'*hydroscape* était similaire à la forme de la SOL (*Stress Onset Limit*). Ainsi, la forme de l'*hydroscape* ne dépend pas uniquement des caractéristiques des plantes mais dépend aussi des conditions atmosphériques et des propriétés hydrauliques des sols qui déterminent la forme de la SOL.

Une autre définition utilise la relation entre ces deux potentiels et dit que les plantes anisohydriques ont une pente entre le potentiel foliaire mesuré à midi et celui mesuré avant le lever du jour supérieure à 1 tandis que les plantes isohydriques ont une pente inférieure à 1 (Martínez-Vilalta et al., 2014); (Charrier, 2020). Pour les deux plantes (fig. 6.8 et 6.9), la pente se situe autour de 1 et il est difficile de dresser une conclusion. Une comparaison entre les types de sol peut tout de même être réalisée. Pour le tournesol, la pente est plus petite pour les plantes dans le limon et c'est l'inverse pour le maïs. Les plantes dans le limon sont donc plus isohydriques pour le tournesol et plus anisohydriques pour le maïs, ce qui correspond à la conclusion liée à la définition de l'*hydroscape*. Pour le maïs les observations rejoignent également les conclusions de la relation entre la conductance stomatique et le potentiel foliaire, mais ce n'est pas le cas du tournesol.

Dans les deux définitions, le sol a montré une influence sur le caractère isohydrique ou anisohydrique d'une plante. Ceci est cohérent avec Sperry et Love (2015) qui précisent que la classification d'une plante dépend de la vulnérabilité hydraulique du continuum sol - plante - atmosphère, dépendant lui-même du type de sol. Cette dépendance est également cohérente avec la théorie de Javaux et

Carminati (2021) précisant que les propriétés hydrauliques du sol affectent la classification. La définition de ces deux classes ne semble donc pas tenir la route selon cette définition-ci.

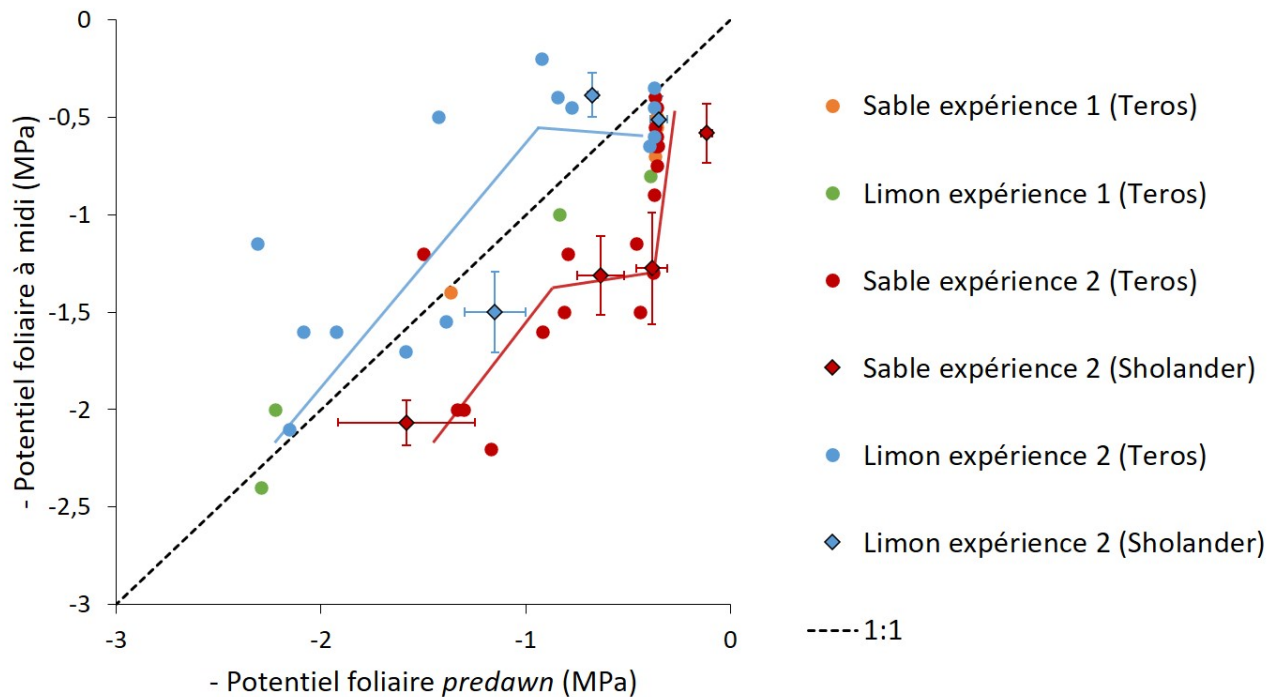


FIGURE 6.8 – Évolution du potentiel foliaire mesuré à midi (à la bombe Sholander) en fonction de celui mesuré avant le lever du jour (*predawn*), mesuré soit avec la bombe Sholander soit déduit du potentiel du sol (annexe VI), pour le tournesol. Les lignes bleues et rouges représentent les différentes phases de Knipfer et al. (2020) et ont été ajoutées manuellement.

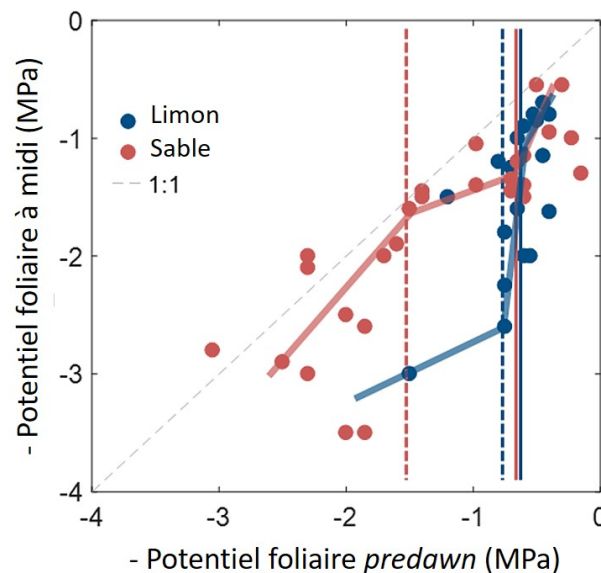


FIGURE 6.9 – Évolution du potentiel foliaire mesuré à midi en fonction de celui mesuré avant le lever du jour (*predawn*) pour le maïs (à un VPD de 2,8 kPa). Les lignes bleues et rouges représentent les différentes phases de Knipfer et al. (2020) et ont été ajoutées manuellement. Les lignes pleines verticales représentent le passage de la première à la seconde phase et les lignes pointillées verticales le passage à la troisième phase. Adapté de Cai et al. (ND).

Chapitre 7

Conclusion

L'objectif de ce mémoire était d'étudier l'impact des sécheresses sur l'état des plantes et la régulation de leur transpiration. Plus particulièrement, l'impact du sol sur la régulation stomatique a été étudié et la classification isohydrique et anisohydrique a été vérifiée. Pour ce faire deux expériences ont été réalisées sur des plantes de tournesol (une plante classée comme anisohydrique) soumises à une sécheresse. Lorsque les plantes étaient âgées de trois à quatre semaines elles n'ont plus été arrosées. Différents paramètres permettant d'évaluer l'état hydrique des plantes et du sol ont été mesurés au cours du stress hydrique. Le stress a duré entre cinq et quinze jours en fonction des conditions. Dans ces expériences, deux sols avec des propriétés hydrauliques distinctes ont été comparés : un limon et un sable. Deux intensités de stress ont également été comparées. Pour la première expérience, les plantes étaient âgées d'environ trois semaines au début du stress et soumises à un déficit de pression de vapeur de 2 kPa tandis que pour la deuxième, les plantes étaient âgées d'environ quatre semaines au début du stress et soumises à un déficit de pression de vapeur de 2,5 kPa.

Ce mémoire a montré que le type de sol a un impact sur la régulation de la transpiration. Ainsi, le tournesol a une transpiration qui diminue plus rapidement en fonction de l'augmentation de potentiel du sol dans les sol sableux que dans les sols limoneux. Ceci pourrait être expliqué par la perte de conductivité hydraulique plus forte dans le sable pendant une sécheresse. L'importance de la SOL (*Stress Onset Limit*, définissant le début de la non-linéarité dans la relation entre la transpiration et le potentiel foliaire) présentée dans le modèle de Carminati et Javaux (2020) a aussi été démontrée. Ces résultats montrent que la réponse de la transpiration d'une plante à la sécheresse ne peut pas être prédite uniquement à partir de ses caractéristiques physiologiques. En effet, l'hydraulique du sol et des racines joue un rôle important. La régulation stomatique d'une plante dépend donc du sol dans lequel elle pousse.

Concernant la classification anisohydrique et isohydrique, tant le tournesol que le maïs, dont les expériences ont été réalisées par Cai et al. (ND), n'ont pas présenté le comportement typique qui était attendu. En effet, le tournesol avait un comportement plus isohydrique et le maïs un comportement plus anisohydrique. Cette classification n'a donc pas pu être validée dans ce mémoire, ce qui alimente les discussions récentes à son égard. De plus, l'impact du type de sol sur la définition isohydrique et anisohydrique a aussi été montré. En particulier, les plantes poussant dans du sable ont semblé

avoir un comportement plus isohydrique et les plantes poussant dans du limon plus anisohydrique. Ceci met l'accent sur le fait que, si la classification est utilisée, les caractéristiques environnementales devraient être prises en compte. En conclusion, cette classification n'est pas tout à fait représentative et ne peut pas être utilisée exclusivement pour décrire la réaction d'une plante à la sécheresse.

Ce mémoire aura permis de mieux étudier la réaction d'une plante à la sécheresse et plus particulièrement sa régulation stomatique. L'accent a été mis sur l'influence de l'environnement, et en particulier des propriétés hydrauliques du sol, sur cette régulation. Cette conclusion pourra être utilisée afin d'améliorer les modèles de régulation stomatique, dont aucun ne fait pour l'instant l'unanimité. Ces recherches devraient permettre d'une part, de mieux évaluer les potentiels dégâts causés par les sécheresses en agriculture et d'autre part, de mieux prédire les éventuelles conséquences du changement climatique.

Chapitre 8

Perspectives

Les premières perspectives suite à ce mémoire sont des points d'attention dans le cas où des expériences similaires seraient réalisées. Tout d'abord, augmenter le nombre de plantes par expérience permettrait de mieux évaluer la signification statistique des résultats. Ensuite, la réaction à la sécheresse devrait être évaluée sur une durée plus longue afin de pouvoir mesurer plus précisément l'évolution des différents paramètres. Puis, il semble important d'améliorer les mesures du potentiel foliaire, ce paramètre est en effet primordial tant pour la classification isohydrique et anisohydrique que pour mesurer la réaction d'une plante à la sécheresse. Pour faire ceci, les psychromètres pourraient être très utiles. En effet, ces instruments permettent de mesurer le potentiel foliaire toutes les trente minutes. Finalement, la cavitation n'a pas été mesurée dans ces expériences or, c'est un phénomène important qui peut se produire durant une sécheresse, il serait donc intéressant de l'étudier.

Ensuite, les expériences réalisées n'étaient pas semblables en tous points. La comparaison des deux déficits de pression de vapeur a en effet été rendue difficile par le fait que les plantes n'avaient pas le même âge, il faudrait donc réitérer la comparaison des VPD quand les plantes ont la même taille. Aussi, les expériences sur le maïs et le tournesol n'ont pas été réalisées au même endroit et ne peuvent donc pas à coup sûr être comparables. Une solution serait donc de réaliser en même temps et au même endroit une expérience sur des plantes isohydriques et anisohydriques. Il faudrait également utiliser davantage d'espèces de plantes de comportements différents pour pouvoir dresser des conclusions significatives sur le classement anisohydrique et isohydrique.

Finalement, une des conclusions de ce mémoire est que le type de sol influence la régulation stomatique, en particulier par l'évolution de la conductivité hydraulique du sol. Cependant, la façon dont la plante pourrait percevoir la diminution de conductivité hydraulique autour des racines n'est pas connue. Ceci nécessiterait également d'être étudié.

Bibliographie

- Abdalla, M., Carminati, A., Cai, G., Javaux, M., and Ahmed, M. A. (2021). Stomatal closure of tomato under drought is driven by an increase in soil–root hydraulic resistance. *Plant, Cell & Environment*, 44(2) :425–431.
- Abedi-Koupai, J. and Mehdizadeh, H. (2008). Estimation of Osmotic Suction from Electrical Conductivity and Water Content Measurements in Unsaturated Soils. *Geotechnical Testing Journal*, 31(2).
- Adams, H., Guardiola-Claramonte, M., Barron-Gafford, G., Villegas, J. C., Breshears, D., Zou, C., Troch, P., and Huxman, T. (2009). Temperature sensitivity of drought-induced tree mortality portends increased regional die-off under global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(17) :7063–7066.
- Ahmad, S., Ahmad, R., Ashraf, M. Y., Ashraf, M., and Waraich, E. A. (2009). Sunflower (*Helianthus annuus* L.) response to drought stress at germination and seedling growth stages. *Pakistan Journal of Botany*, 41(2) :647–654.
- Anderegg, W. R. L., Wolf, A., Arango-Velez, A., Choat, B., Chmura, D. J., Jansen, S., Kolb, T., Li, S., Meinzer, F., and Pita, P. (2017). Plant water potential improves prediction of empirical stomatal models. *PLOS one*.
- Bond, B. J. and Kavanagh, K. L. (1999). Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology*, 19(8) :503–510.
- Breshears, D., Cobb, N., Rich, P., Price, K., Allen, C. D., Balice, R., Romme, W., Kastens, J., Floyd, M., Belnap, J., Anderson, J., Myers, O., and Meyer, C. (2005). Regional vegetation die-off in response to global-change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(42) :15144–15148.
- Brisson, N., Oliosio, A., and Clastre, P. (1993). Daily transpiration of field soybeans as related to hydraulic conductance, root distribution, soil potential and midday leaf potential. *Plant and Soil*, 154(2) :227–237.
- Brodribb, T. J. and Holbrook, N. M. (2003). Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits. *Plant Physiology*, 132 :2166–2173.

- Cai, G., Ahmed, M. A., Dippold, M., Zarebanadkouki, M., and Carminati, A. (2020). Linear relation between leaf xylem water potential and transpiration in pearl millet during soil drying. *Plant Soil*, 447 :565–578.
- Cai, G., Carminati, A., König, M., Abdalla, M., Javaux, M., and Ali Ahmed, M. (ND). Transpiration response to soil drying and vapor pressure deficit in maize under two contrasting soil textures. Unpublished.
- Carminati, A., Ahmed, M. A., Zarebanadkouki, M., Cai, G., Lovric, G., and Javaux, M. (2020). Stomatal closure prevents the drop in soil water potential around roots. *New Phytologist*, 226(6) :1541–1543.
- Carminati, A. and Javaux, M. (2020). Soil rather than xylem vulnerability controls stomatal response to drought. *Trends in Plant Science*, 25(9) :868–880.
- Carminati, A., Passioura, J. B., Zarebanadkouki, M., Ahmed, M. A., Ryan, P. R., Watt, M., and Delhaize, E. (2017). Root hairs enable high transpiration rates in drying soils. *New Phytologist*, 216(3) :771–781.
- Casadebaig, P., Debaeke, P., and Lecoeur, J. (2008). Thresholds for leaf expansion and transpiration response to soil water deficit in a range of sunflower genotypes. *European Journal of Agronomy*, 28 :646–654.
- Charrier, G. (2020). Extrapolating physiological response to drought through step-by-step analysis of water potential. *Plant Physiology*, 184(2) :560–561.
- Charrier, G., Delzon, S., Domec, J.-C., Zhang, L., Delmas, C. E. L., Merlin, I., Corso, D., King, A., Ojeda, H., Ollat, N., Prieto, J. A., Scholach, T., Skinner, P., van Leeuwen, C., and Gambetta, G. A. (2018). Drought will not leave your glass empty : Low risk of hydraulic failure revealed by long-term drought observations in world's top wine regions. *Science Advances*, 4(1).
- Cochard, H. (2002). Xylem embolism and drought-induced stomatal closure in maize. *Planta*, 215(3) :466–471.
- Connor, D. and Hall, A. (1997). Chap. 4 : Sunflower physiology. In *Sunflower technology and production*, volume 35, pages 113–182. Schneiter edition.
- de Campos Siega, T., Bertoldo, E., De Souza Vismara, L., Nicareta, C., and Wagner Junior, A. (2018). Cavitation and embolism in plants : literature review. *Australian Journal of Basic and Applied Sciences*, 12(5).
- Denmead, O. T. and Shaw, R. H. (1962). Availability of soil water to plants as affected by soil moisture content and meteorological conditions. *Agronomy Journal*, 54(5) :385–390.
- Downey, A. and Dixon, M. (2017). PSY1 stem psychrometer manual.

- Draye, X., Kim, Y., Lobet, G., and Javaux, M. (2010). Model-assisted integration of physiological and environmental constraints affecting the dynamic and spatial patterns of root water uptake from soils. *Journal of Experimental Botany*, 61(8) :2145–2155.
- Dynamax (2020). High conductance flow meter installation and operations manual.
- Field, C., Barros, V., Stocker, T., Dahe, Q., Dokken, D., Ebi, K., Mastrandrea, M., Mach, K., Plattner, G.-K., Tignor, M., and Midgley, P. (2012). Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation. Special report of the intergovernmental panel on climate change, IPCC.
- Flexas, J. and Medrano, H. (2002). Drought-inhibition of photosynthesis in C3 plants : stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany*, 89(2) :183–189.
- Gardner, W. R. (1960). Dynamic aspects of water availability to plants. *Soil science*, 89(2) :63–73.
- Gardner, W. R. and Ehlig, C. F. (1963). The influence of soil water on transpiration by plants. *Journal of Geophysical Research*, 68(20) :5719–5724.
- Gollan, T., Passioura, J. B., and Munns, R. (1986). Soil water status affects the stomatal conductance of fully turgid wheat and sunflower leaves. *Plant Physiology*, 13 :459–464.
- Gutschick, V. P. and Simonneau, T. (2002). Modelling stomatal conductance of field-grown sunflower under varying soil water content and leaf environment : comparison of three models of stomatal response to leaf environment and coupling with an abscisic acid-based model of stomatal response to soil drying. *Plant, Cell & Environment*, 25 :12.
- Havranek, W. M. and Benecke, U. (1978). The influence of soil moisture on water potential, transpiration and photosynthesis of conifer seedlings. *Plant and Soil*, 49(1) :91–103.
- Hayat, F., Ahmed, M. A., Zarebanadkouki, M., Javaux, M., Cai, G., and Carminati, A. (2020). Transpiration reduction in maize (*Zea mays* L) in response to soil drying. *Frontiers in Plant Science*, 10.
- Hirasawa, T., Wakabayashi, K., Touya, S., and Ishihara, K. (1995). Stomatal responses to water deficits and abscisic acid in leaves of sunflower Pplants (*Helianthus annuus* L.) grown under different conditions. *Plant and Cell Physiology*, 36(6) :955–964.
- Hochberg, U., Rockwell, F. E., Holbrook, N. M., and Cochard, H. (2018). Iso/anisohydry : a plant–environment interaction rather than a simple hydraulic trait. *Trends in Plant Science*, 23(2) :112–120.
- Huber, A., Melcher, P., Piñeros, M., Setter, T., and Bauerle, T. (2019). Signal coordination before, during and after stomatal closure in response to drought stress. *New Phytologist*, 224(2) :675–688.
- Jarvis, P. G. (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Royal Society*, 273(927) :593–610.

- Jarvis, P. G. and Mcnaughton, K. G. (1986). Stomatal control of transpiration : scaling up from leaf to region. *Advances in Ecological Research*, 15.
- Javaux, M. and Carminati, A. (2020). Soil hydraulics rather than xylem embolism generally limits transpiration under drought conditions. In *AGU Fall Meeting*, San Fransisco ,USA.
- Javaux, M. and Carminati, A. (2021). Soil hydraulics affect the degree of isohydricity. *Plant Physiology*.
- Judd, L. A., Jackson, B. E., Fonteno, W. C., and Domec, J.-C. (2016). Measuring root hydraulic parameters of container-grown herbaceous and woody plants using the hydraulic conductance flow meter. *HortScience*, 51 :192–196.
- Klein, T. (2014). The variability of stomatal sensitivity to leaf water potential across tree species indicates a continuum between isohydric and anisohydric behaviours. *Functional Ecology*, 28(6) :1313–1320.
- Knipfer, T., Bambach, N., Hernandez, M. I., Bartlett, M. K., Sinclair, G., Duong, F., Kluepfel, D. A., and McElrone, A. J. (2020). Predicting stomatal closure and turgor loss in woody plants using predawn and midday water potential. *Plant Physiology*, 184(2) :881–894.
- Kriedemann, P., Loveys, B., Fuller, G., and Leopold, A. (1972). Absciscic acid and stomatal regulation. *Plant Physiology*, 49 :842–847.
- Körner, C. (2019). No need for pipes when the well is dry - a comment on hydraulic failure in trees. *Tree Physiology*, 39(5) :695–700.
- Lagergren, F. and Lindroth, A. (2002). Transpiration response to soil moisture in pine and spruce trees in Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology*, 112(2) :67–85.
- Lavoie-Lamoureux, A., Sacco, D., Risse, P.-A., and Lovisolo, C. (2017). Factors influencing stomatal conductance in response to water availability in grapevine : a meta-analysis. *Physiologia Plantarum*, 159(4) :468–482.
- Lawson, T. and Morison, J. (2004). Chap. 12 : Stomatal function and physiology. In *The evolution of plant physiology*, pages 217–242. Hemseley edition.
- Martin-StPaul, N., Delzon, S., and Cochard, H. (2017). Plant resistance to drought depends on timely stomatal closure. *Ecology Letters*, 20(11) :1437–1447.
- Martínez-Vilalta, J. and Garcia-Forner, N. (2017). Water potential regulation, stomatal behaviour and hydraulic transport under drought : deconstructing the iso/anisohydric concept. *Plant, Cell & Environment*, 40(6) :962–976.
- Martínez-Vilalta, J., Poyatos, R., Aguadé, D., Retana, J., and Mencuccini, M. (2014). A new look at water transport regulation in plants. *New Phytologist*, 204(1) :105–115.

- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G., and Yezpez, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought : why do some plants survive while others succumb to drought ? *New Phytologist*, 178(4) :719–739.
- Medrano, H., Escalona, J. M., Bota, J., Gulias, J., and Flexas, J. (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought : stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 89(7) :895–905.
- Meinzer, F. C., Woodruff, D. R., Marias, D. E., Smith, D. D., McCulloh, K. A., Howard, A. R., and Magedman, A. L. (2016). Mapping ‘hydroscales’ along the iso- to anisohydric continuum of stomatal regulation of plant water status. *Ecology Letters*, 19(11) :1343–1352.
- METER group (2019). 5TE manual.
- METER group (2020). TEROS 21 GEN 1 manual.
- Nourtier, M., Chanzy, A., Cailleret, M., Yingge, X., Huc, R., and Davi, H. (2014). Transpiration of silver Fir (*Abies alba* mill.) during and after drought in relation to soil properties in a Mediterranean mountain area. *Annals of Forest Science*, 71(6) :683–695.
- Novák, V., Hurtalová, T., and Matejka, F. (2005). Predicting the effects of soil water content and soil water potential on transpiration of maize. *Agricultural Water Management*, 76(3) :211–223.
- Ozier-Lafontaine, H. and Tournebize, R. (1993). Mesure des flux de sève par bilan thermique appliquée à l’estimation de la transpiration d’un arbuste (*Gliricidia sepium*) et d’un peuplement de canne à sucre (*Saccharum officinarum*). *Cahiers Agriculture*, 2 :197–206.
- PMS Instrument (2019). Model 670 pressure chamber instrument manual.
- Rauf, S. (2008). Breeding sunflower (*Helianthus annuus* L.) for drought tolerance. *Communications in Biometry and Crop Science*, 3(1) :29–44.
- Rhizosphere Spatiotemporal Organisation (2019). Instructions for the preparation and execution of the soil column experiments (SCE).
- Ritchie, G. and Hinckley, T. (1975). The pressure chamber as an instrument for ecological research. *Advances in Ecological Research*, 9 :165–254.
- Ritchie, J. T. (1974). Atmospheric and soil water influences on the plant water balance. *Agricultural Meteorology*, 14 :183–198.
- Robert White (2006). Chap. 6 : Hydrology, soil water and temperature. In *Principles and practice of soil science*, pages 103–133. Blackwell Publishing.
- Rodriguez-Dominguez, C. M. and Brodribb, T. J. (2020). Declining root water transport drives stomatal closure in olive under moderate water stress. *New Phytologist*, 225(1) :126–134.

- Rogiers, S. Y., Greer, D. H., Hatfield, J. M., Hutton, R. J., Clarke, S. J., Hutchinson, P. A., and Somers, A. (2012). Stomatal response of an anisohydric grapevine cultivar to evaporative demand, available soil moisture and abscisic acid. *Tree Physiology*, 32(3) :249–261.
- Rosenbaum, U., Huisman, J. A., Vrba, J., Vereecken, H., and Bogaen, H. R. (2011). Correction of temperature and electrical conductivity effects on dielectric permittivity measurements with ECH2O Sensors. *Vadose Zone Journal*, 10(2) :582–593.
- Sadras, V. O., Villalobos, F. J., Fereres, E., and Wolfe, D. W. (1993). Leaf responses to soil water deficits : comparative sensitivity of leaf expansion rate and leaf conductance in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant and Soil*, 153(2) :189–194.
- Schulze, E.-D., Hall, A. E., Lange, O. L., and Walz, H. (1982). A portable steady-state porometer for measuring the carbon dioxide and water vapour exchanges of leaves under natural conditions. *Oecologia*, 53 :141–145.
- Schurr, U., Gollan, T., and Schulze, E.-D. (1992). Stomatal response to drying soil in relation to changes in the xylem sap composition of *Helianthus annuus*. II. Stomatal sensitivity to abscisic acid imported from the xylem sap. *Plant, Cell and Environment*, 15(5) :561–567.
- Scudiero, E., Berti, A., Teatini, P., and Morari, F. (2012). Simultaneous monitoring of soil water content and salinity with a low-cost capacitance-resistance probe. *Sensors*, 12 :17588–17607.
- Sinclair, T. R., Hammond, L. C., and Harrison, J. (1998). Extractable soil water and transpiration rate of soybean on sandy soils. *Agronomy Journal*, 90(3) :363–368.
- Slatyer, R. O. (1960). Absorption of water by plants. *The Botanical Review*, pages 332–392.
- Sperry, J. S. (1995). Chap. 5 : Limitations on stem water transport and their consequences. In *Plant Stems*, pages 105–124. Academic Press edition.
- Sperry, J. S., Hacke, U. G., Oren, R., and Comstock, J. P. (2002). Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply : Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply. *Plant, Cell & Environment*, 25(2) :251–263.
- Sperry, J. S. and Love, D. M. (2015). What plant hydraulics can tell us about responses to climate-change droughts. *New Phytologist*, 207(1) :14–27.
- Sperry, J. S., Wang, Y., Wolfe, B. T., Mackay, D. S., Anderegg, W. R. L., McDowell, N. G., and Pockman, W. T. (2016). Pragmatic hydraulic theory predicts stomatal responses to climatic water deficits. *New Phytologist*, 212(3) :577–589.
- Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I. M., and Murphy, A. (2015a). Chap. 3 : Water and plant cells. In *Plant physiology and development*, pages 83–98. Sinauer edition.
- Taiz, L., Zeiger, E., Moller, I. M., and Murphy, A. (2015b). Chap. 4 : Water balance of plants. In *Plant physiology and development*, pages 99–118. Sinauer edition.

- Tardieu, F. and Davies, W. J. (1993). Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. *Plant, Cell and Environment*, 16(4) :341–349.
- Tardieu, F., Draye, X., and Javaux, M. (2017). Root water uptake and ideotypes of the root system : whole-plant controls matter. *Vadose Zone Journal*, 16(9).
- Tardieu, F., Lafarge, T., and Simonneau, T. (1996). Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower : interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell and Environment*, 19(1) :75–84.
- Tardieu, F. and Simonneau, T. (1998). Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand : modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, 49 :419–432.
- Trifilò, P., Nardini, A., Lo Gullo, M. A., and Salleo, S. (2003). Vein cavitation and stomatal behaviour of sunflower (*helianthus annuus*) leaves under water limitation. *Physiologia Plantarum*, 119(3) :409–417.
- Turner, N. C. (1991). Measurement and influence of environmental and plant factors on stomatal conductance in the field. *Agricultural and Forest Meteorology*, 54(2-4) :137–154.
- Turner, N. C., Schulze, E.-D., and Gollan, T. (1984). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. *Oecologia*, 63 :338–342.
- Turner, N. C., Schulze, E.-D., and Gollan, T. (1985). The responses of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content. II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia*, 65 :348–355.
- Tyree, M. T., Patino, S., Bennink, J., and Alexander, J. (1995). Dynamic measurements of root hydraulic conductance using a high-pressure flowmeter in the laboratory and field. *Journal of Experimental Botany*, 46(282) :83–94.
- Tyree, M. T. and Sperry, J. S. (1988). Do woody plants operate near the point of catastrophic xylem dysfunction caused by dynamic water stress? *Plant Physiology*, 88(3) :574–580.
- Tyree, M. T., Yang, S., Cruiziat, P., and Sinclair, B. (1994). Novel methods of measuring hydraulic conductivity of tree root systems and interpretation using AMAIZED. *Plant Physiology*, 104 :189–199.
- van den Honert, T. (1948). Water transport in plants as a catenary process. *Discussions of the Faraday Society*, 3 :146–153.
- Vanaja, M., Yadav, S. K., Archana, G., Lakshmi, N. J., Reddy, P. R. R., Vagheera, P., Razak, S. K. A., Maheswari, M., and Venkateswarlu, B. (2011). Response of C4 (maize) and C3 (sunflower) crop plants to drought stress and enhanced carbon dioxide concentration. *Plant soil environment*, 57(5) :207–215.

- Vetterlein, D., Lippold, E., Schreiter, S., Phalempin, M., Fahrenkamp, T., Hochholdinger, F., Marcon, C., Tarkka, M., Oburger, E., Ahmed, M., Javaux, M., and Schlüter, S. (2021). Experimental platforms for the investigation of spatiotemporal patterns in the rhizosphere—Laboratory and field scale. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 184(1) :35–50.
- Vos, J. and Oyarzun, P. J. (1987). Photosynthesis and stomatal conductance of potato leaves - effects of leaf age, irradiance, and leaf water potential. *Photosynthesis Research*, 11 :253–264.
- Wang, Y., Sperry, J. S., Anderegg, W. R. L., Venturas, M. D., and Trugman, A. T. (2020). A theoretical and empirical assessment of stomatal optimization modeling. *New Phytologist*, 227(2) :311–325.
- Wetzel, P. and Chang, J.-T. (1987). Concerning the relationship between evapotranspiration and soil moisture. *Journal of climate and applied meteorology*, 26 :18–27.
- Zhang, J. and Davies, W. J. (1989). Sequential response of whole plant water relations to prolonged soil drying and the involvement of xylem sap ABA in the regulation of stomatal behaviour of sunflower plants. *New Phytologist*, 113 :167–174.

Annexes

I Fertilisation des deux substrats

TABLEAU A.1 – Fertilisation des deux substrats utilisés dans l'expérience (Vetterlein et al., 2021). Le but est que dans les deux substrats, les plantes aient accès à la même quantité de nutriments.

Substrate	Nutrient	Application rate (mg nutrient kg ⁻¹)	Type
Loam	N	50	NH ₄ NO ₃
	P	40	CaHPO ₄
	K	50	K ₂ SO ₄
	Mg	25	MgCl ₂ × 6 H ₂ O
Sand	N	100	NH ₄ NO ₃
	P	80	CaHPO ₄
	K	100	K ₂ SO ₄
	Mg	50	MgCl ₂ × 6 H ₂ O
	Ca	100	CaSO ₄ × 2 H ₂ O
	Mn	3.25	MnSO ₄ × H ₂ O
	Zn	0.79	Zn(NO ₃) ₂ × 4 H ₂ O
	Cu	0.5	CuSO ₄ × 5 H ₂ O
	B	0.17	H ₃ BO ₃
	Fe	3.25	Fe-EDTA

II Caractéristiques des deux substrats

TABLEAU A.2 – Caractéristiques principales des deux substrats (Vetterlein et al., 2021).

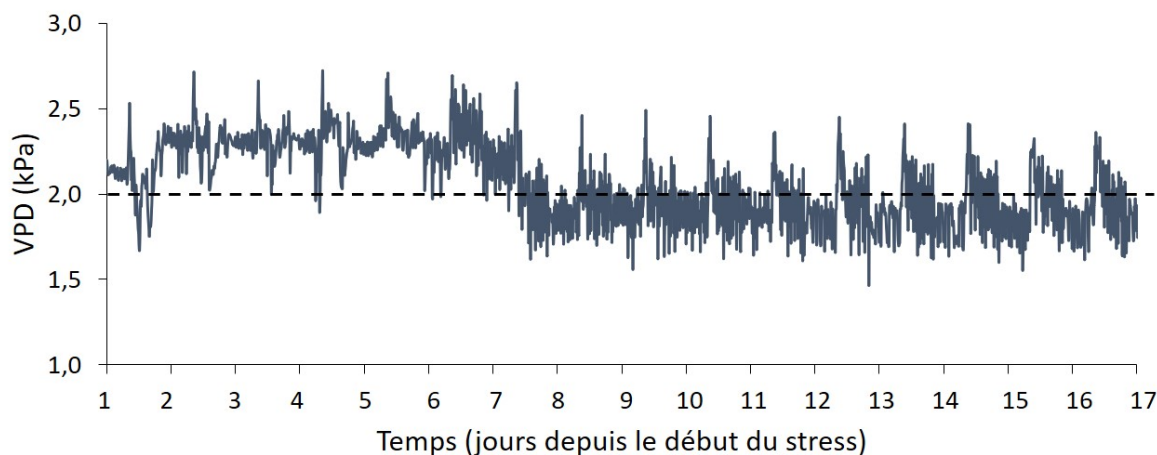
	Limon	Sable
Densité apparente (g/cm ³)	1,26	1,47
pH (CaCl ₂)	6,21	6,25
Carbonates (g/kg)	<1	<1
Sable (%)	33,2	88,6
Limon (%)	47,7	8,1
Argile (%)	19,1	3,3
CEC (mmol _c /kg)	76,1	13,0
C _{org} (%)	0,84	0,14
N _{tot}	0,084	0,014
P disponible pour les plantes (mg/kg)	33,41	5,67
K disponible pour les plantes (mg/kg)	26,67	5,44
Fe _o (g/kg)	1,32	0,22

III Composition de la solution nutritive de Hoagland

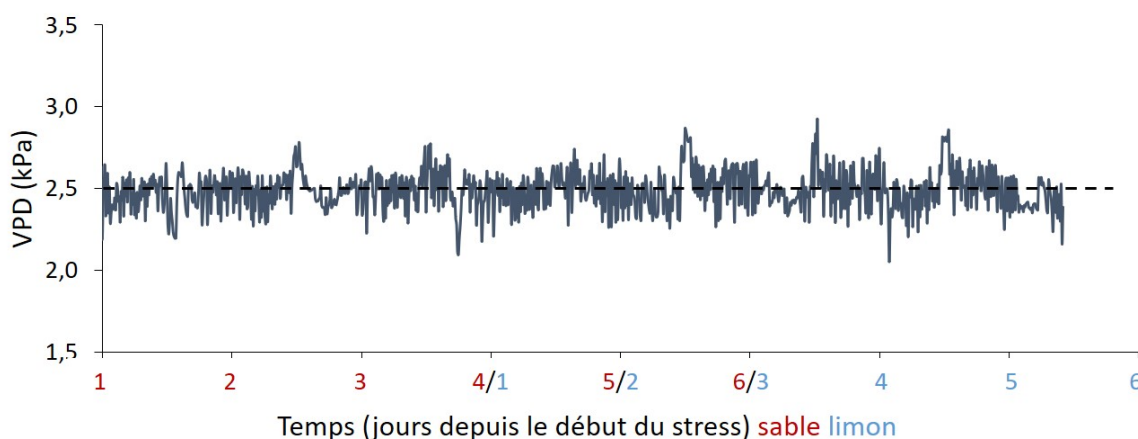
TABLEAU A.3 – Composition de la solution nutritive de Hoagland utilisée (concentrations réduites de moitié par rapport aux concentrations habituelles). Le pH a été ajusté à une valeur de 5 au moyen d'HCl.

Composants	Concentration des composants	ml de composant dans 1L
KNO ₃ 2M	202 g/L	2.5
Ca(NO ₃) ₂ · 4 H ₂ O 2M	236 g/0.5L	2.5
MgSO ₄ · 7 H ₂ O 2M	493 g/L	1
NH ₄ NO ₃ 1M	80 g/L	1
<u>Mineurs :</u> H ₃ BO ₃ MnCl ₂ · 4 H ₂ O ZnSO ₄ · 7 H ₂ O CuSO ₄ H ₃ MoO ₄ · H ₂ O ou Na ₂ MoO ₄ · 2 H ₂ O	2.86 g/L 1.81 g/L 0.22 g/L 0.051 g/L 0.09 g/L 0.12 g/L	1
KH ₂ PO ₄ 1M	136 g/L	0.5
Fer (chélate 138)	15 g/L	3

IV Évolution du déficit de pression de vapeur durant le stress



(a) 1ère expérience, VPD moyen de 2 kPa



(b) 2ème expérience, VPD moyen de 2,5 kPa

FIGURE A.1 – Évolution du déficit de pression de vapeur (VPD) au cours du stress pour les deux expériences.

V Utilisation de psychromètres pour mesurer le potentiel hydrique d'une plante

Les psychromètres sont de petits instruments pouvant être attachés sur des plantes qui permettent de mesurer l'évolution du potentiel hydrique de celles-ci. Une douzaine de psychromètres PSY1 de la firme *ICT International* étaient disponibles pour ce mémoire. Les psychromètres (fig. A.2) possèdent une petite chambre contenant trois thermocouples. Ils peuvent être attachés aux feuilles ou aux tiges des plantes. Pour réaliser la mesure, une impulsion est lancée dans les thermocouples, ce qui induit une dépression au niveau d'une sonde mouillée (*psychrometric wet bulb depression*). Cette dépression est corrigée à l'aide d'une calibration réalisée auparavant et donne le potentiel hydrique de la feuille ou de la tige en MPa. Une calibration doit être réalisée pour chaque instrument avant usage au moyen de solutions de NaCl de concentrations connues. Pour connecter le psychromètre à une plante, il faut d'abord mettre à nu le xylème de cette plante, y apposer l'instrument puis sceller les deux ensemble. L'instrument est connecté à une batterie qui enregistre également les mesures. Celles-ci peuvent être réalisées à un pas de temps choisi (le pas de temps optimal étant de 30 minutes). Pour envoyer le programme de prise de mesure ou récolter les données, il faut se connecter aux psychromètres au moyen d'un émetteur connecté à un ordinateur doté du programme associé (Downey et Dixon, 2017).



FIGURE A.2 – Chambre des psychromètres PSY1 et positionnement sur une plante lors de la prise de mesure.

Huit psychromètres ont été utilisés lors de la première expérience et placés sur une feuille de chaque plante au début du stress. Des problèmes de connexion aux appareils ont eu lieu et seulement trois appareils des huit ont su enregistrer des données de potentiel. Sur ces trois appareils, seulement deux ont donné des valeurs plausibles. De ces deux appareils, un était placé sur une plante poussant dans du limon et l'autre sur une plante poussant dans du sable. Ces deux appareils ont donné des valeurs jugées plausibles pendant quatre jours et n'ont ensuite plus fonctionné. Ceci est dû au fait qu'après quatre jours, les plantes faisaient mourir la feuille sur laquelle l'instrument était placé. La figure A.3 reprend la comparaison des mesures des deux psychromètres ayant bien fonctionné durant quatre jours avec celles de la pompe à pression. Le psychromètre placé sur une plante dans le sable donne des valeurs proches de la pompe Sholander et semble avoir bien fonctionné. Le psychromètre placé sur une plante dans le limon enregistre cependant des potentiels foliaires bien inférieurs à ceux mesurés avec la pompe à pression. Les mesures de cette dernière étant plausibles il semblerait que les valeurs

enregistrées par le psychromètre ne soient pas cohérentes. Une oscillation jour/nuit, avec un potentiel diminuant durant la journée est visible pour le psychromètre placé sur la plante dans le sable mais pas pour l'autre ce qui réduit à nouveau sa cohérence. En conclusion de la première expérience, un seul psychromètre a fonctionné correctement et ce durant quatre jours uniquement.

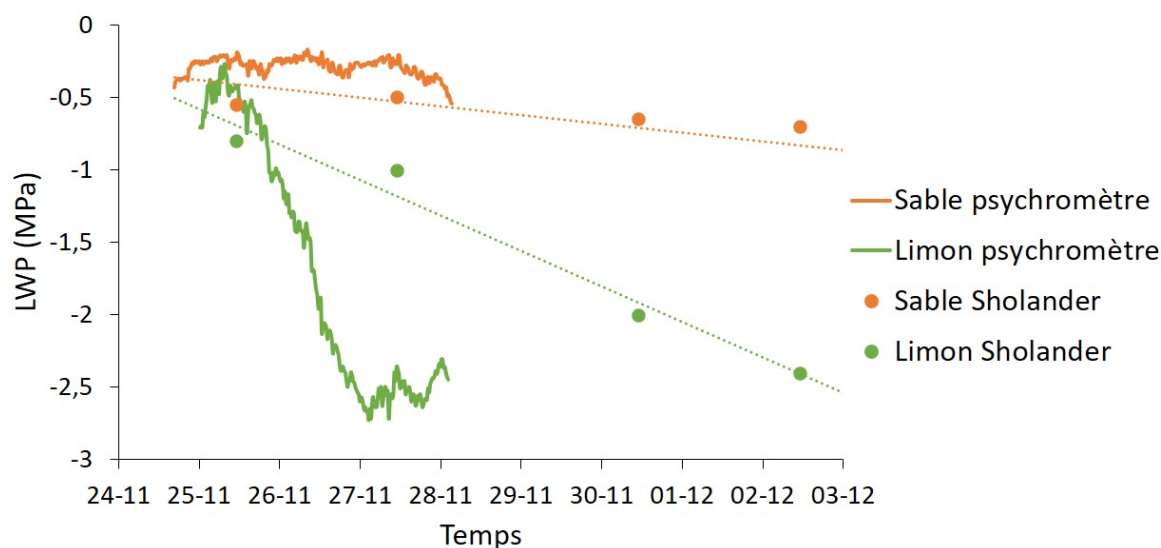


FIGURE A.3 – Comparaison des mesures réalisées par les deux psychromètres (positionnés sur des feuilles) ayant fonctionné avec les mesures réalisées par la bombe à pression durant la première expérience. Les mesures sont comparées par type de substrat. Une régression linéaire a été réalisée entre les mesures ponctuelles de bombe à pression afin de faciliter la comparaison.

Suite à l'échec de ces instruments, un essai a été réalisé avant le lancement de la seconde expérience. Étant donné que dans les mesures précédentes les plantes laissaient mourir la feuille sur laquelle la mesure était réalisée, l'essai a cette fois-ci été réalisé sur les tiges des plantes. Ceci nécessitait d'utiliser des plantes avec une tige plus épaisse et donc plus âgées. L'objectif est d'observer des valeurs plausibles, perdurant le plus longtemps possible et montrant une oscillation jour/nuit. Le test a été réalisé sur trois plantes (deux âgées de 34 jours et une de 25 jours) ayant un diamètre de tige d'environ 5 mm. Une fois les psychromètres placés sur les tiges de celles-ci, elles n'ont plus été arrosées afin de simuler un stress hydrique semblable aux expériences. Sur les psychromètres placés sur ces trois plantes : un n'a rien enregistré, un a enregistré des valeurs non cohérentes et un a enregistré des valeurs plausibles. Ce dernier psychromètre a enregistré des valeurs plausibles durant deux jours uniquement (fig. A.4). L'apparition de valeurs non plausibles après cela doit sans doute être due au fait que l'appareil n'était plus bien scellé à la plante. Une oscillation jour/nuit n'est pas visible mais ceci pourrait être dû au fait que le stress hydrique semble très intense au vu des valeurs de potentiel de -3,5 MPa atteintes rapidement.

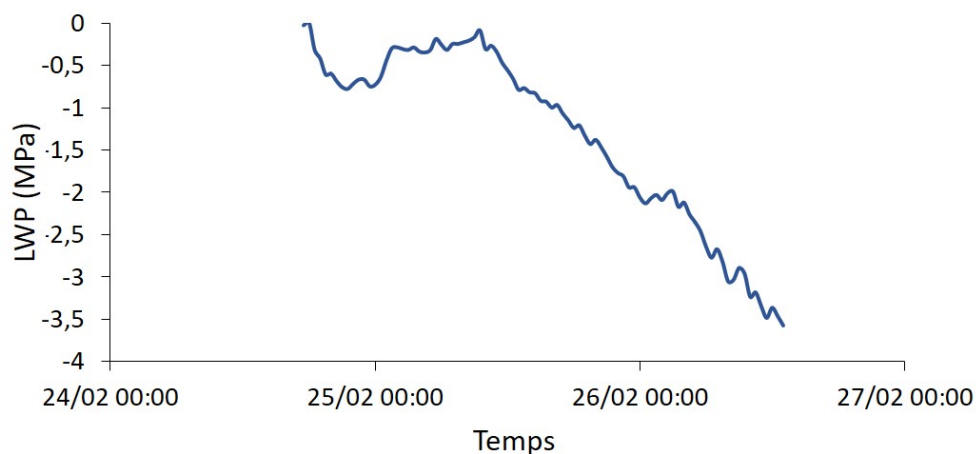


FIGURE A.4 – Évolution du potentiel hydrique de la tige d'une plante au cours d'un stress hydrique mesuré à l'aide d'un psychromètre. Seule mesure ayant fonctionné et ce pendant deux jours.

L'utilisation des psychromètres n'a donc pas été fructueuse dans ce mémoire, avec uniquement un psychromètre fournissant des données plausibles sur huit lors de la première expérience et un sur trois lors de l'essai. Une première raison de cet échec est que le tournesol ne semble pas propice au positionnement d'un instrument sur une de ses feuilles car il la laisse mourir après quelques jours. Concernant la tige, une raison possible des échecs est la petite taille de celle-ci (environ 5 mm de diamètre quand le manuel préconise des diamètres d'1 cm). Cependant il est probable qu'une partie des problèmes survenus auraient pu être résolue sans trop de difficultés à l'aide d'un suivi plus adéquat. En effet, il serait préconisé de vérifier et améliorer la connexion des appareils prenant les mesures car plusieurs fois cette connexion n'a pas été réalisée et aucune mesure n'a été enregistrée. De la même façon la connexion entre l'instrument et la tige ou la feuille doit être suivie régulièrement afin de garantir que cela reste scellé.

VI Régression entre le potentiel foliaire et le potentiel du sol avant le lever du jour

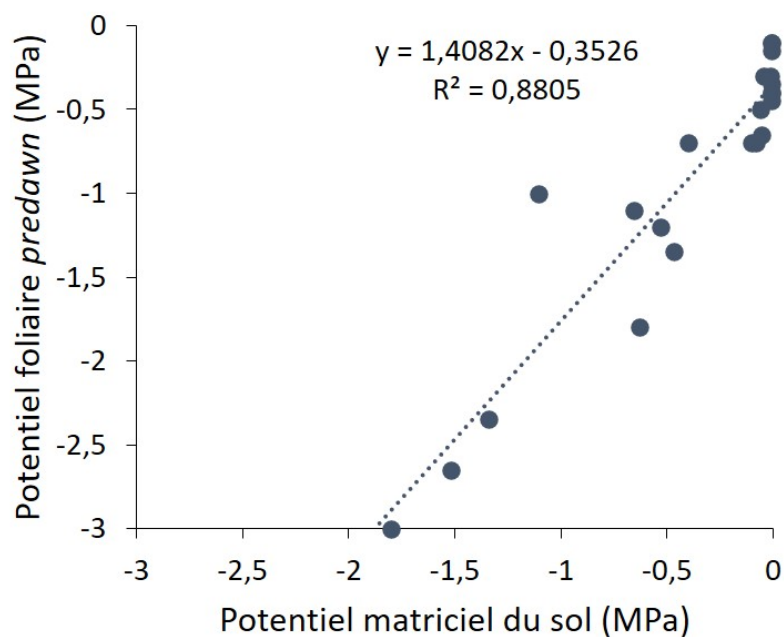
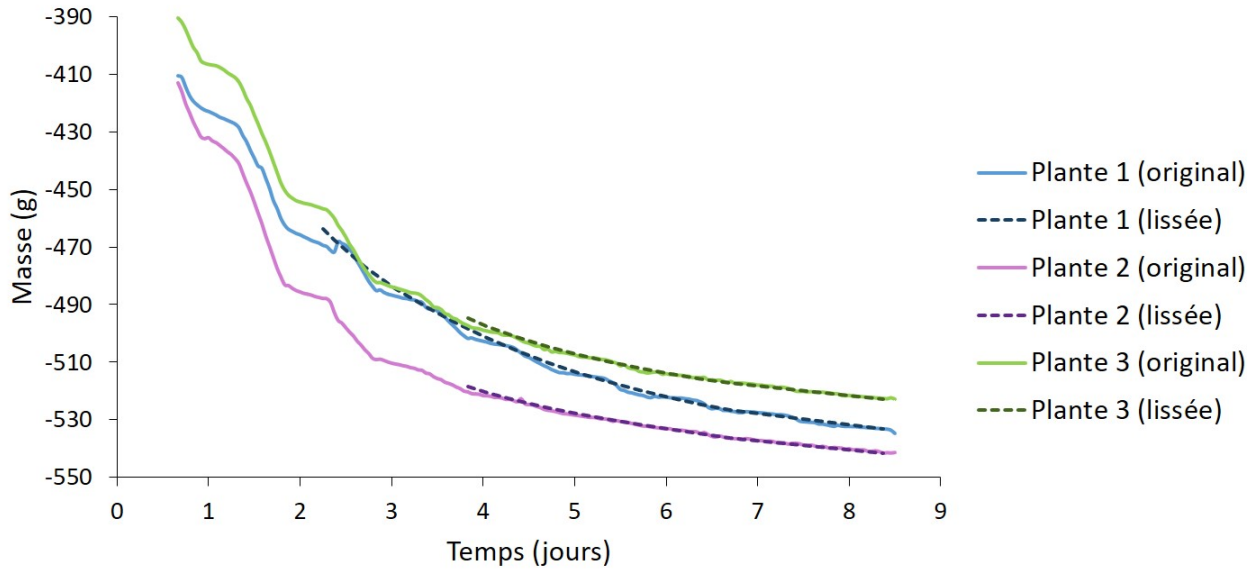
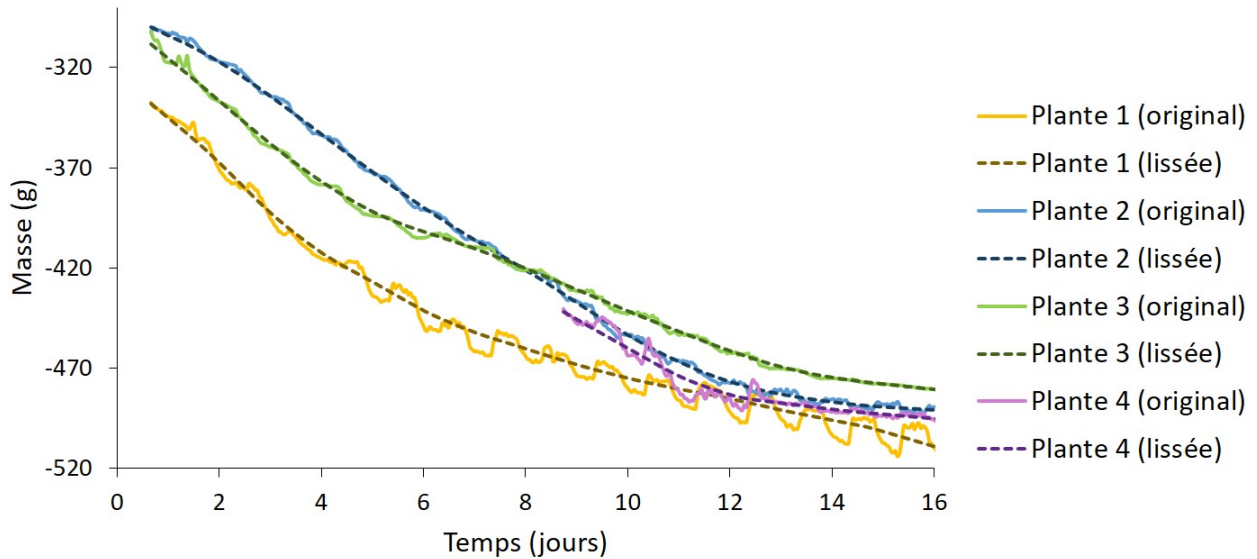


FIGURE A.5 – Régression entre le potentiel foliaire mesuré avant le lever du jour avec une bombe Sholander et le potentiel hydrique du sol mesuré avec les sondes Teros pour la deuxième expérience. Cette régression permet d'évaluer le potentiel foliaire *predawn* de la première expérience qui n'a pas été mesuré avec la bombe Sholander à partir des mesures des sondes Teros au même moment. Cette régression est nécessaire car il y a un décalage entre ces deux mesures.

VII Amélioration des mesures de transpiration : lissage des masses enregistrées par les balances de la première expérience



(a) Substrat limoneux



(b) Substrat sableux

FIGURE A.6 – Évolution des masses enregistrées par les balances et utilisées pour le calcul de la transpiration lors de la première expérience ("original"). L'évolution n'étant pas strictement décroissante, les mesures ont été lissées au moyen de la fonction *loess* dans *Rstudio* ("lissée"). Pour le sable seulement les mesures lissées sont gardées tandis que pour le limon elles sont utilisées seulement à partir du quatrième jour environ.

VIII Régression entre les mesures de conductance stomatique du poromètre et déduites de la transpiration normalisée

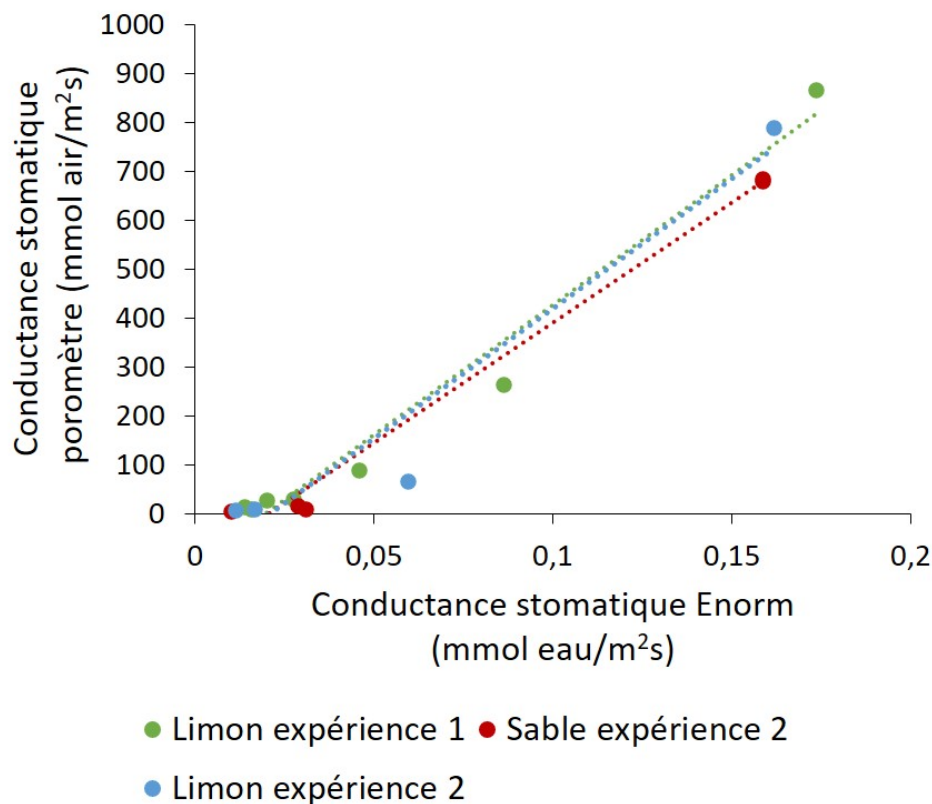
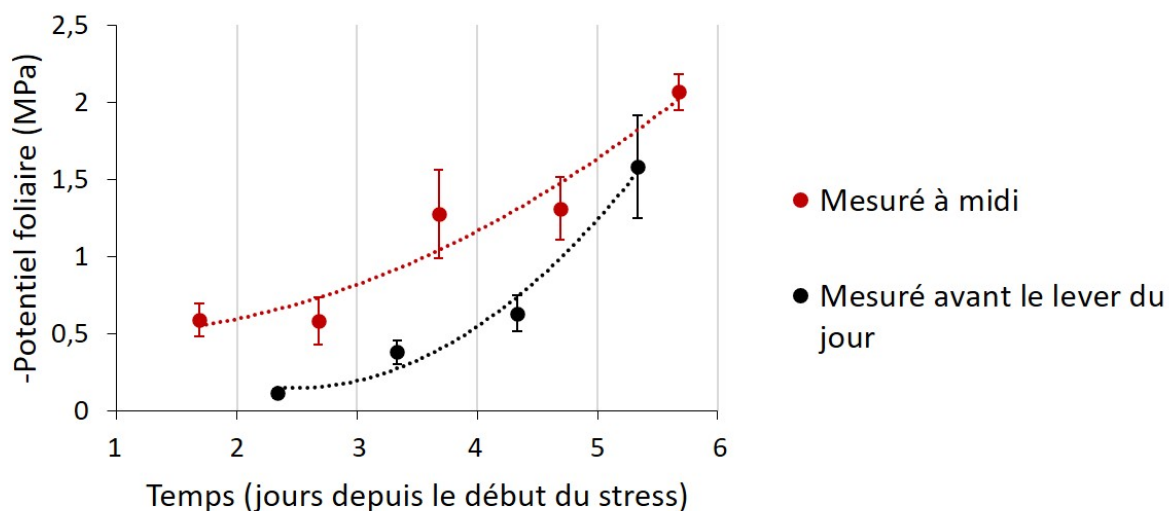
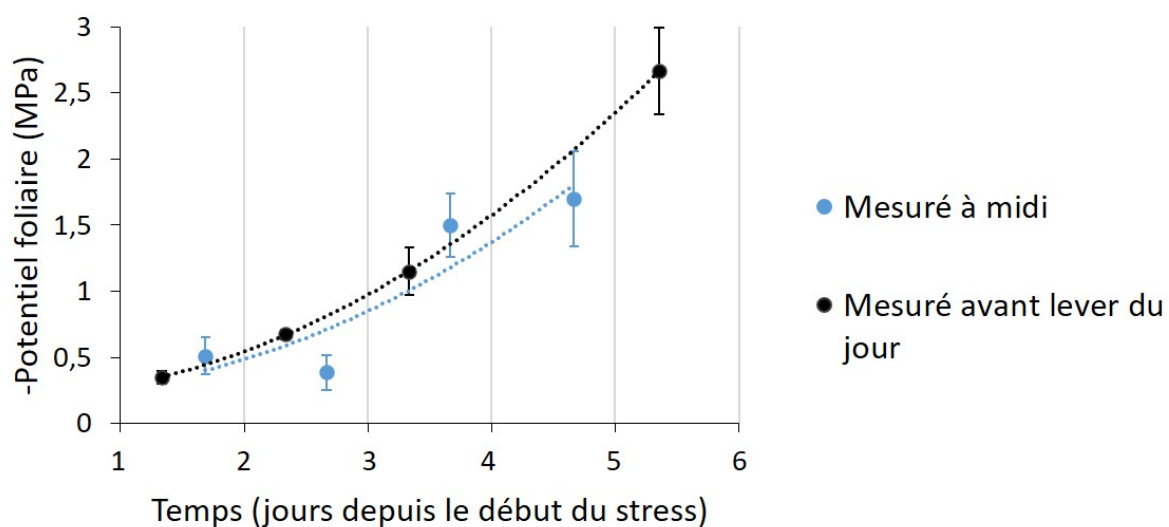


FIGURE A.7 – Régression réalisée entre les mesures de conductance stomatique réalisées avec le poromètre et celles déduites de la transpiration normalisée (E_{norm}). Cette régression a été réalisée pour le limon de la première expérience et pour les deux substrats de la seconde et est semblable dans les trois cas. Elle est utilisée pour remettre à niveau les valeurs de conductance stomatique déduite de la transpiration normalisée des plantes en sable de la première expérience.

IX Évolution du potentiel foliaire au cours du stress, mesuré à midi et avant le lever du jour



(a) Sable



(b) Limon

FIGURE A.8 – Évolution du potentiel foliaire au cours du stress pour les deux substrats, mesuré à midi et avant le lever du jour. Environ trois répliquats ont été réalisés avant le lever du jour et cinq à midi. Une régression polynomiale a été ajustée aux données.

X Résultat des ANOVA réalisées sur la transpiration et la conductance stomatique

TABLEAU A.4 – p-valeur retournée par les ANOVA réalisées afin d'identifier une éventuelle signifiante statistique de l'impact du type de sol ou du déficit en pression de vapeur sur la transpiration ou la conductance stomatique. L'impact du sol ou du VPD est significatif quand les p-valeur sont inférieures à 0,05 (indiquées par une *).

	Sol	VPD	Sol (expérience 1)	Sol (expérience 2)	VPD (sable)	VPD (limon)
Transpiration - Potentiel du sol (heure)	0,8816	2,7e-110*	7,4e-26*	1,7e-14*	7,5e-131*	2,1e-14*
Conductance stomatique - Potentiel du sol (heure)	0,0255*	0,0404*	0,0612	1,6e-08*	8,6e-12*	0,0272*

XI Évolution de la conductance de la plante en relation avec la tension du sol et la conductance stomatique

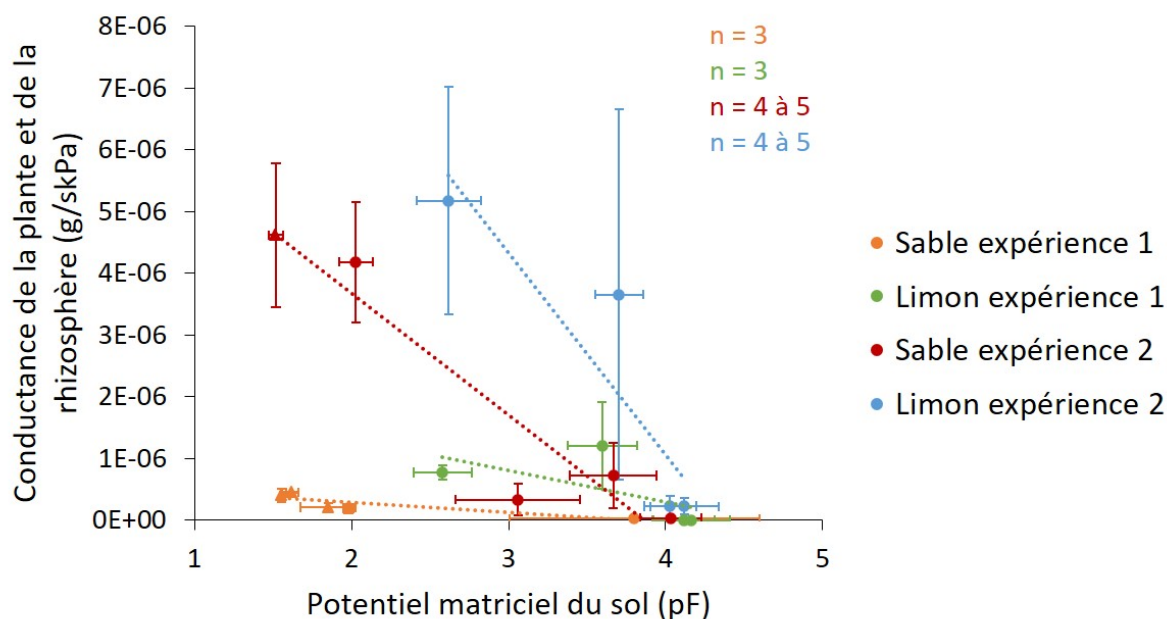


FIGURE A.9 – Évolution de la conductance totale de la plante et de la rhizosphère (calculée selon l'équation 2.2) en fonction du potentiel matriciel du sol pour les deux sols des deux expériences.

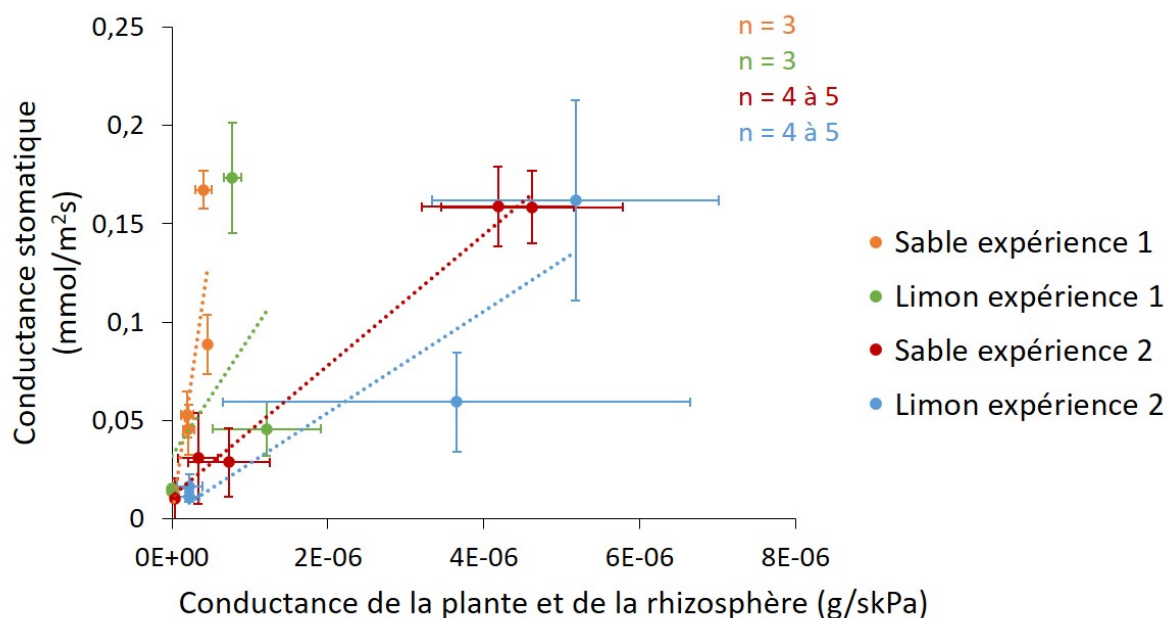


FIGURE A.10 – Évolution de la conductance stomatique en fonction de la conductance totale de la plante et de la rhizosphère (éq. 2.2) pour les deux sols des deux expériences.

XII Évolution de la conductivité et du potentiel du sol en fonction de la teneur en eau extractible

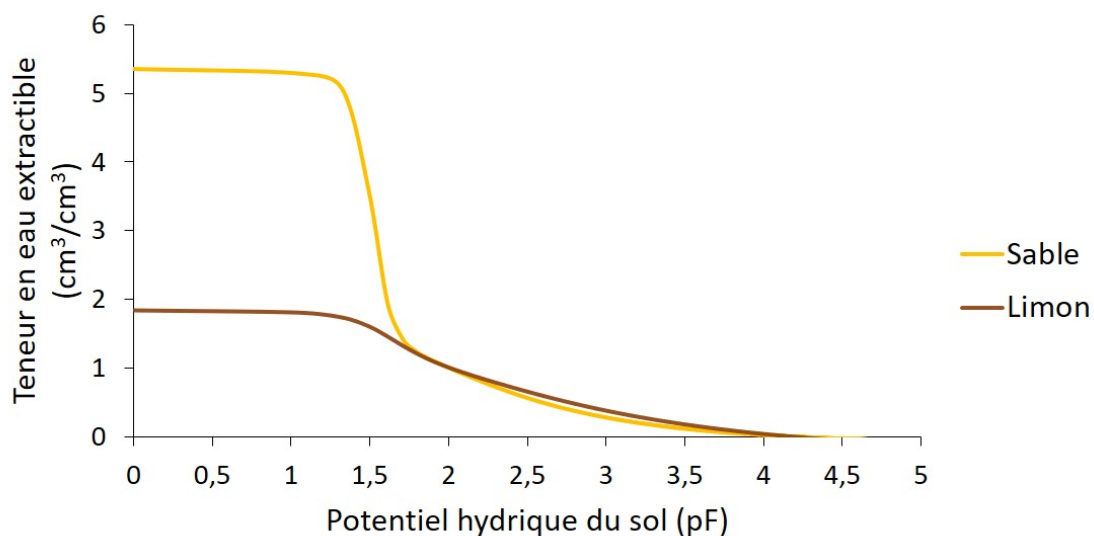


FIGURE A.11 – Courbe théorique d'évolution de la teneur en eau extractible (éq. 4.3) en fonction du potentiel hydrique du sol, soit une courbe de rétention normalisée.

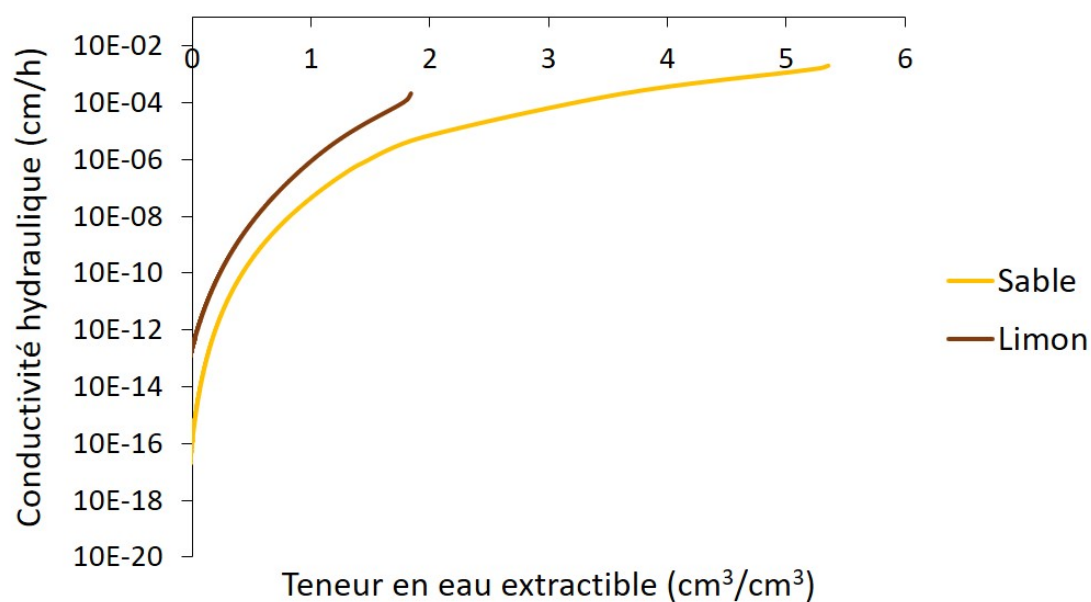


FIGURE A.12 – Courbe théorique d'évolution de la conductivité hydraulique du sol en fonction de la teneur en eau extractible (éq. 4.3).

XIII Évolution de la conductance stomatique en fonction de la teneur en eau volumique du sol

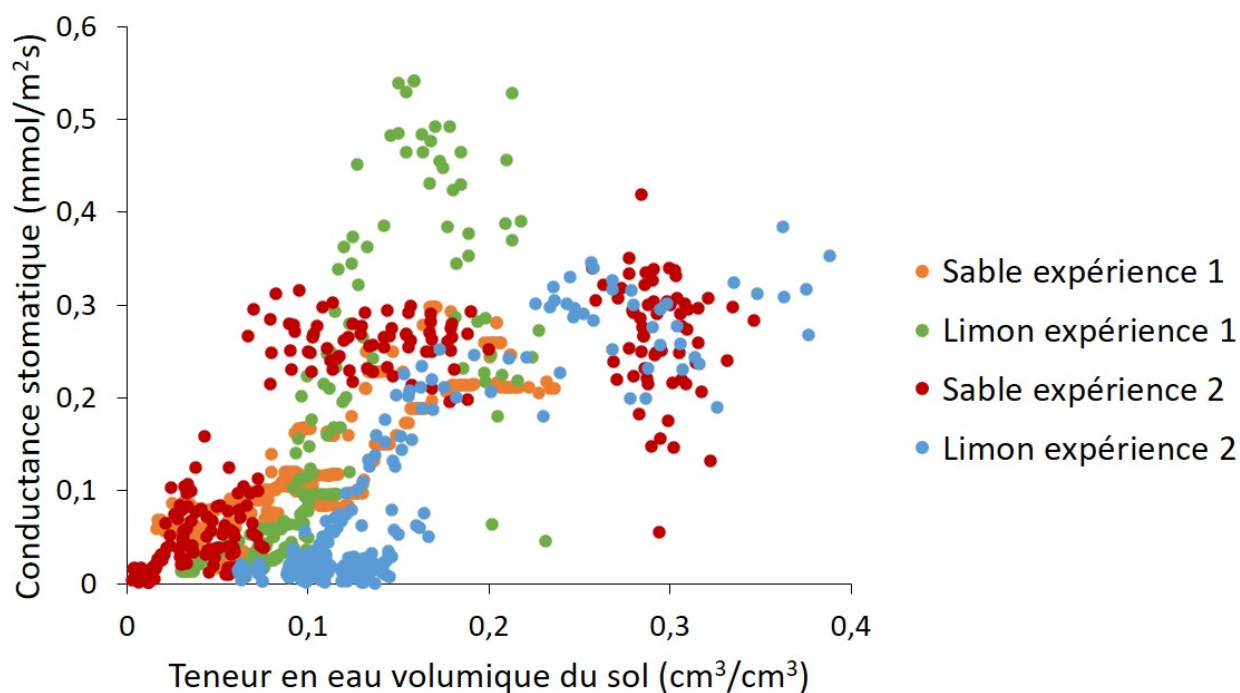


FIGURE A.13 – Évolution de la conductance stomatique horaire (déduite de la transpiration normalisée) en fonction de la teneur en eau volumique du sol (mesurée par les balances).

XIV Rapport entre la surface foliaire et racinaire

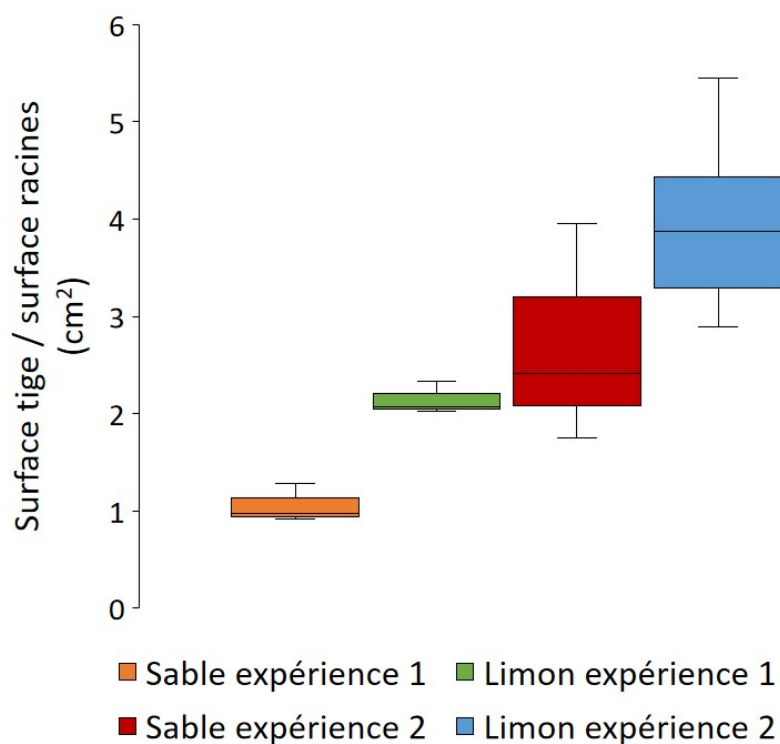


FIGURE A.14 – Rapport entre la surface foliaire et la surface racinaire en fin d'expérience pour les deux sols des deux expériences. Il y a trois réplicats pour chaque sol de la première expérience et sept pour ceux de la deuxième expérience.

XV Paramètres des régressions réalisées sur les données de transpiration (ou conductance stomatique) en fonction du potentiel foliaire

TABLEAU A.5 – Valeurs optimisées des paramètres b et c des équations 4.11 et 4.12 de Anderegg et al. (2017). Les valeurs sont données pour les relations de transpiration en fonction du potentiel foliaire pour le tournesol et pour les relations entre la conductance stomatique et le potentiel foliaire du tournesol et du maïs, données de Cai et al. (ND).

Série		Paramètre b	Paramètre c
Tournesol Transpiration (g/h) en fonction du potentiel foliaire (MPa)	Sable expérience 1	5,69	0,73
	Limon expérience 1	4,09	1,91
	Sable expérience 2	3,20	1,12
	Limon expérience 2	1,08	0,81
Tournesol Conductance stomatique (mmol/m ² s) en fonction du potentiel foliaire (MPa)	Sable expérience 1	5,08	0,66
	Limon expérience 1	20	0,99
	Sable expérience 2	2,90	1,08
	Limon expérience 2	1,09	0,80
Maïs (Cai et al., ND) Conductance stomatique (10 ⁻⁷ g/scm ²) en fonction du potentiel foliaire (MPa)	Sable VPD 1,8 kPa	1,2	1,95
	Limon VPD 1,8 kPa	0,9	3,0
	Sable VPD 2,8 kPa	3	1,4
	Limon VPD 2,8 kPa	2,2	1,9

Étude de l'impact des propriétés hydrauliques du sol sur la régulation de la transpiration du tournesol (*Helianthus annuus*) en conditions contrôlées

Par Maud Henrion

Le changement climatique va amener des sécheresses plus fortes et plus fréquentes. Il est donc nécessaire d'étudier la réaction des plantes à ces sécheresses, tant pour prédire l'impact de celles-ci sur les cultures que pour améliorer les modèles du changement climatique. Cette réaction dépend de la régulation de la transpiration effectuée au niveau des stomates. Cependant aucun modèle de régulation stomatique ne fait actuellement l'unanimité.

Dans ce mémoire, l'impact plus spécifique des propriétés hydrauliques du sol sur la régulation stomatique est étudié. Pour ce faire, deux expériences de stress hydrique d'intensité différente ont été réalisées en conditions contrôlées sur des tournesols. Ceux-ci ont poussé dans deux sols aux propriétés hydrauliques distinctes : un sable et un limon.

Il a été montré que le type de sol avait un impact sur la régulation stomatique en situation de sécheresse. En effet, les plantes ayant poussé dans du sable ont montré une diminution de transpiration plus rapide que les plantes dans le limon suite à la diminution des potentiels hydriques des sols et des plantes. L'environnement doit donc être pris en compte dans les modèles de régulation stomatique. Il a aussi été montré que les résultats obtenus n'étaient pas en accord avec la classification en plantes isohydriques et anisohydriques. En effet, le tournesol n'a pas montré un comportement typiquement anisohydrique comme attendu. De plus, les propriétés du sol semblent aussi avoir un impact sur cette classification. Celle-ci devrait donc être améliorée, notamment en tenant compte de l'environnement, et utilisée avec vigilance afin de mieux rendre compte de la réalité.