

# Réponse de jeunes pêchers cultivés en pots à différents régimes d'alimentation hydrique. I : Conséquences sur la transpiration, la résistance stomatique, le potentiel hydrique foliaire, la photosynthèse et les variations micromorphométriques des tiges

SH Li 1\*, JG Huguet 1, PG Schoch 1, C Bussi 2

avec la collaboration de P Orlando et JC L'Hôtel

<sup>1</sup> INRA, Centre de recherche agronomique d'Avignon, 84140 Montfavet  
<sup>2</sup> INRA - SRIV, Domaine de Gotheron, 26320 St-Marcel-les-Valence, France

(Reçu le 23 janvier 1989; accepté le 30 janvier 1990)

**Résumé** — Le comportement de certains processus physiologiques est étudié sur de jeunes pêchers (*Prunus persica* (L) Batsch), en pots sous serre, soumis à des régimes différents d'alimentation hydrique :

— un arrosage conduit en fonction de l'amplitude maximum de contraction diurne de la tige (micromorphométrie);  
— un arrosage quotidien compensant la transpiration;

— une alimentation en eau réduite : traitement arrosé seulement lorsque les arbres manifestent une fermeture stomatique (lot «sec»). La transpiration des arbres et la photosynthèse nette des feuilles sont fortement liées aux conditions d'alimentation hydrique : une réduction de la transpiration se met en place dès que le milieu se dessèche; la photosynthèse nette des arbres en pilotage micromorphométrique se maintient au même niveau que celle des arbres soumis au traitement «arrosage quotidien»; on observe même une tendance à paraître plus forte en condition de rayonnement solaire faible ou moyennement fort. Il n'y a pas de différence significative pour le potentiel hydrique et la résistance stomatique entre les arbres du traitement «arrosage quotidien» et ceux du pilotage micromorphométrique. Une limitation de la photosynthèse apparaît en condition de rayonnement fort sur les arbres du lot «sec» par rapport à celle des arbres arrosés tous les jours; le potentiel hydrique des arbres du traitement «sec» est plus bas et la résistance stomatique plus élevée. Par ailleurs, les évolutions, du potentiel hydrique foliaire, de la résistance stomatique et de l'amplitude maximum de contraction diurne de la tige sont examinées en fonction de l'état hydrique du milieu. Les liaisons entre ces différents paramètres physiologiques sont analysées.

***Prunus persica* (L) Batsch / micromorphométrie / restriction hydrique / potentiel hydrique foliaire / résistance stomatique / transpiration / photosynthèse**

**Summary** — Response of young peach trees in pots subjected to different levels of water alimentation. I: Effects on transpiration, stomatal resistance, photosynthesis, leaf water potential and micromorphometric variations of stem diameter. Three irrigation schedules were tested on young peach trees *Prunus persica* (L) Batsch grown in pots (fig 1) under greenhouse conditions:

— "micromorphometric irrigation", watering the trees according to maximum amplitude of daily stem contractions (fig 5),

— "daily irrigation", maintaining the trees in constantly humid substrata and irrigating in compensation for transpiration loss,

— "dry", watering the trees only when they closed their stomata. Both tree transpiration and leaf photosynthesis depend on the levels of water alimentation: transpiration reduction (fig 2) takes place as soon as the substrata dry out and net photosynthesis (table I) appears to be improved in the trees irrigated by the micromorphometric method under the conditions of low and medium light intensity, but limited in the trees subjected to "dry" treatment with a strong light intensity as compared with that observed in the trees which were irrigated daily. However, there are no significant differences in the water status and the stomatal resistance between the trees subjected to "daily irrigation" treatment and

\* Adresse permanente : Université agricole de Huazhong, Département d'horticulture, Wuhan, République Populaire de Chine

those on the "micromorphometry" schedule (figs 2, 3). The leaf water potential in the trees under the "dry" treatment is lower and their stomatal resistances are higher (figs 2, 3) than in trees on the daily irrigation schedule. Furthermore, the changes in the leaf water potential, the stomatal resistance and the daily maximal stem contraction (figs 6, 7) are examined according to substratum moisture and the relations between these different physiological parameters are studied (table II and fig 8).

***Prunus persica* (L) Batsch / micromorphometry / water stress / leaf water potential / stomatal resistance / transpiration / photosynthesis**

## INTRODUCTION

La recherche des effets qualitatifs et quantitatifs d'une restriction de l'alimentation hydrique est une étape importante pour l'amélioration de la conduite de l'irrigation des cultures. Ainsi, l'étude des comportements physiologiques et agronomiques des plantes soumises dans leur milieu à une contrainte hydrique assez sévère a été l'objet de nombreux travaux (Vaadia *et al*, 1961; Hsiao, 1973; Begg et Turner, 1976). Cependant, dans ce domaine, peu de travaux ont été réalisés sur les arbres fruitiers, en particulier sur le pêcher.

Bien que la réponse au stress hydrique présente des caractères généraux pour toutes les plantes, il est apparu que la sensibilité ou la résistance d'une culture au stress hydrique varie en fonction de l'espèce (Scholander *et al*, 1965; Begg et Turner, 1976), et même en fonction de l'organe et du processus physiologique considéré chez la même plante (Hsiao, 1973; Begg et Turner, 1976; Irving et Drost, 1987; Li *et al*, 1989b). De plus, l'état hydrique de la plante n'est pas forcément lié à celui du sol : la baisse du potentiel hydrique foliaire ne se produit que lorsque la réserve d'eau (facilement utilisable) du sol descend en dessous d'une valeur critique (Fischer et Hagan, 1965; Sucoff, 1972; Proebsting et Middleton, 1980; Li, 1989; Li *et al*, 1989a).

L'effet de divers traitements hydriques est étudié à partir de l'état hydrique de la plante et de certains comportements physiologiques comme la transpiration, la régulation stomatique, la photosynthèse et l'utilisation de la réserve en eau des tissus, en particulier de la tige. D'autre part, nous examinons l'évolution de ces différentes caractéristiques physiologiques en fonction de l'humidité du substrat et analysons leurs corrélations. Ce sera l'objet de ce premier article. Dans un second article, nous présenterons le développement végétatif des arbres et la croissance des fruits.

## MATÉRIELS ET MÉTHODES

### *Matériel végétal et dispositif de culture*

La croissance des pêches évolue selon 3 phases bien distinctes : phase initiale de multiplication cellulaire, phase de latence pendant le durcissement du noyau, croissance finale par grandissement cellulaire. Les effets d'une restriction hydrique sur la croissance des fruits ne sont pas les mêmes suivant qu'elle s'applique pendant l'une ou l'autre de ces phases (Li *et al*, 1989b). Par ailleurs, les allures de la croissance varient selon qu'il s'agit de cultivar à maturité précoce ou tardive (Lilleland, 1932). Ainsi, cette étude a été réalisée sur de jeunes pêchers *Prunus persica* (L) Batsch de 2 cultivars, Alexandra (maturité précoce) et Fantasia (tardive). Les arbres, greffés sur GF 305 en automne 1986, ont été arrachés de la pépinière le 18 décembre 1987 après satisfaction de leurs besoins en froid. Par la suite, les jeunes scions ont été rabattus à une hauteur d'environ 50 cm au-dessus du point de greffe, et les rameaux ont été éclaircis (5 ou 6 rameaux conservés par arbre). Après avoir constitué un lot d'arbres homogènes pour le poids frais, la longueur des pousses et le diamètre du tronc, 15 arbres (6 du cultivar Alexandra et 9 de Fantasia) ont été plantés dans des pots de 80 l remplis de 6,5 kg de vermiculite (environ 60 l). Puis, ces jeunes pêchers ont été mis en serre à la distance d'1 m entre les pots et 1,5 m entre les lignes (fig 1).

Avant de différencier les traitements, les arbres ont été traités de façon homogène pendant 70 j. Durant cette phase d'installation, la vermiculite a été mainte-



Fig 1. Jeunes pêchers en pots.

nue à sa capacité de rétention en eau (environ 50% d'eau en volume) et la température minimale de l'air à 10 °C. Les fruits ont été éclaircis à la fin du mois de février (environ 10 fruits conservés par arbre). Au cours de cette période, les arbres ont aussi reçu 2 l de solution nutritive (standard) tous les 15 j.

### **Contrôle de la disponibilité hydrique**

Trois traitements sont différenciés à partir du 1<sup>er</sup> mars 1988, 35 j après la pleine floraison et arrêtés le 26 avril :

#### **Un traitement basé sur la micromorphométrie, «M»**

La conduite d'irrigation de ce traitement s'appuie sur le principe proposé par Huguet (1985). L'irrigation est provoquée lorsque l'amplitude de la contraction de la tige dépasse une valeur seuil (valeur moyenne, sur les tiges choisies pour le pilotage, des amplitudes de contraction diurne au moment de l'annulation de leur croissance secondaire au cours d'un épisode de dessèchement du substrat). Dans notre cas, cette valeur seuil (pour des tiges d'environ 30 mm de diamètre) a été expérimentalement déterminée (150  $\mu\text{m}$ ) en début de la phase expérimentale. Pour ce traitement l'irrigation est déclenchée chaque fois que cette valeur seuil est atteinte pour 2 arbres sur 3 (7 irrigations entre le 1<sup>er</sup> mars et le 25 avril).

Chaque arrosage apporte, progressivement, une quantité d'eau suffisante pour ramener le substrat à la capacité de rétention, le déficit cumulé par rapport à cette dernière étant connu car suivi par pesées quotidiennes.

#### **Un traitement par arrosage quotidien, «H» (humide)**

La disponibilité hydrique est maintenue, en permanence, au plus haut niveau par compensation quotidienne de la transpiration de la veille dont la mesure est décrite plus loin.

#### **Un traitement dit «sec», «S»**

Pendant ce traitement la réhydratation du substrat jusqu'à la capacité de rétention n'est effectuée que lorsque la moyenne de la résistance stomatique, à midi, des arbres est supérieure à 6 s.  $\text{cm}^{-1}$  (pour les mesures de la résistance stomatique, voir le paragraphe suivant). Cette valeur de la résistance stomatique indique que la dessiccation du substrat a provoqué une fermeture stomatique (2 irrigations entre le 1<sup>er</sup> mars et le 25 avril).

Le dispositif expérimental est constitué de 5 blocs, dont 3 sont du cultivar Fantasia. Les traitements sont appliqués aléatoirement dans chacun des blocs.

A la différence de la période d'installation des arbres, la température de la serre est maintenue entre 15 et 35 °C pendant la phase expérimentale.

### **Mesures biologiques**

Au cours de l'expérimentation, nous avons suivi la transpiration réelle des arbres. Pour éviter l'évaporation du substrat, tous les pots sont couverts par une feuille de plastique noir. La transpiration journalière des arbres selon les divers traitements est contrôlée par pesées des pots tous les jours entre 6 et 7 h du matin (heure solaire). Les pesées sont effectuées avec une balance électronique (portée 60 kg, précision 5 g) placée sur la fourche d'un chariot élévateur. Afin d'estimer l'effet du traitement hydrique sur l'évolution de la transpiration pendant la journée, la perte de poids (10 à 50 g) de 1 arbre de chaque traitement est enregistrée toutes les 10 min. Pour que l'on puisse comparer l'intensité de la transpiration d'un jour à l'autre, par traitement et entre les traitements, la quantité d'eau transpirée par chaque arbre est transformée en kg par  $\text{m}^2$  de surface de feuilles et par jour ou en g par  $\text{m}^2$  de surface de feuilles et par heure. La surface totale de feuilles d'un arbre est estimée en fonction du nombre de feuilles, contrôlé toutes les semaines et de la surface moyenne d'une feuille obtenue à la fin de l'expérience à l'aide d'un planimètre (Licor L.3000).

Le potentiel hydrique de feuille est mesuré avant le lever du soleil et à midi par une chambre à pression (Scholander *et al*, 1965). Cinq feuilles adultes (1 par arbre) sont utilisées pour chaque estimation. Afin de réduire l'influence de la transpiration durant la manipulation, les feuilles sont enveloppées dans des petites poches de cellophane juste avant d'être coupées (Turner, 1981).

La résistance stomatique est mesurée à l'aide d'un poromètre à diffusion (Delta-T Device, modèle MK 2) sur la surface inférieure de feuilles repérées en début d'expérience (2 feuilles par arbre). Les mesures sont effectuées entre 12 heures et 13 heures, moment où les feuilles sont exposées au soleil.

La photosynthèse nette est estimée en fonction des mesures sur 5 feuilles par traitement à l'aide de l'appareil Licor (modèle L.6000). Les mesures effectuées le matin utilisent des feuilles adultes situées au sud-est, et celles l'après midi sont situées au sud-ouest. L'appareil Licor permet également de mesurer la lumière visible (400–700 nm, PAR) en même temps que la mesure de la photosynthèse.

Les microvariations de diamètre du «tronc» sont suivies sur tous les arbres de la variété Fantasia. Les mesures sont réalisées à l'aide d'un micromorphomètre (Système Pépista, INRA-LAMA, modèle 1986) disposant de capteurs de déplacement linéaire à induction différentielle (Huguet, 1985) montés dans des porte-capteurs décrits par Li *et al* (1989a).

### Calcul de l'humidité relative du substrat

La capacité de rétention de la vermiculite «neuve» a été mesurée en début d'expérience et la perte de poids par transpiration est mesurée chaque jour. Le rapport de l'humidité calculée à partir du déficit de poids, sur l'humidité à la capacité de rétention donne l'humidité relative du substrat. Toutefois, à cause du dessèchement, le volume du substrat se tasse graduellement et la capacité de rétention en eau est réduite après chaque cycle de sécheresse, en particulier, dans le cas du traitement «S». On tient compte de ce phénomène en «actualisant» la valeur de la capacité de rétention. A cet effet, chaque nouvelle valeur est déterminée par pesée des pots après écoulement de l'eau de drainage qui suit l'irrigation.

## RÉSULTATS

### Potentiel hydrique des feuilles (fig 2b et 2c)

Durant la période d'expérimentation, l'état hydrique des arbres du traitement «M» ne diffère pas de celui des arbres de «H». Les potentiels hydriques des feuilles sont similaires pour les arbres de ces 2 traitements et leurs variations d'un jour à l'autre restent très faibles : le potentiel de base avant lever du soleil est entre  $-0,35$  et  $-0,50$  MPa, et à midi entre  $-1,2$  et  $-1,5$  MPa. Par contre, l'état hydrique des arbres du traitement

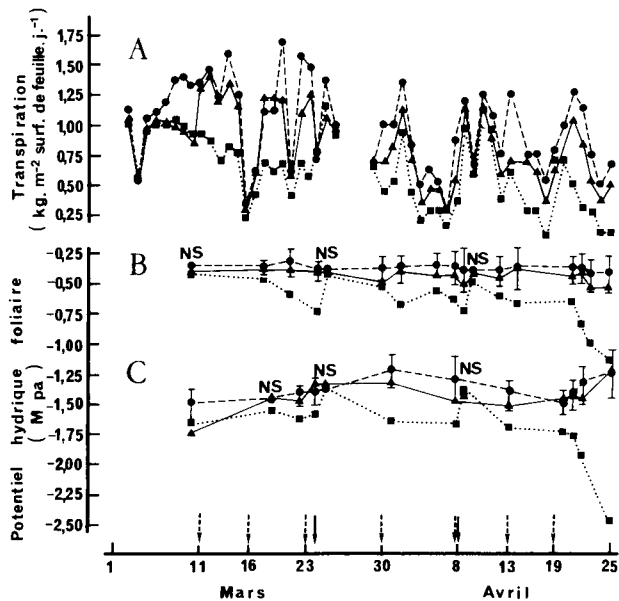


Fig 2. (A) Transpiration journalière, (B) Potentiel hydrique foliaire de base avant lever du soleil et (C) Potentiel hydrique foliaire minimum à midi de jeunes pêchers cultivés en pots en fonction du régime d'alimentation hydrique : traitement «M» ▲—▲, «H» ●—● et «S» ■.....■. Les barres verticales représentent la ppds à 5 p. cent. Les flèches à la base de la figure indiquent l'arrosage pour le traitement «M» —> et pour le «S» —>.

«S» se différencie la plupart du temps de celui des 2 autres traitements. Après quelques jours de dessèchement du substrat, le potentiel hydrique des feuilles de ce traitement devient significativement plus bas que le potentiel du traitement «H». A la fin de chaque cycle de sécheresse, le potentiel foliaire descend, avant le lever du soleil entre  $-0,7$  et  $-1,2$  MPa et à midi entre  $-1,7$  et  $-2,5$  MPa. Après arrosage, l'effet du stress est pratiquement annulé pour les potentiels foliaires mais il apparaît ensuite, un décrochement rapide par rapport aux valeurs des traitements irrigués (en particulier à midi) et cela d'autant plus que la durée du stress est importante.

### Résistance stomatique et transpiration

La résistance stomatique mesurée, à midi, sur les arbres du traitement «H» est très faible quelles que soient les conditions climatiques comme le montre la figure 3. Elle se situe entre  $1,5$  et  $2,5$   $s.cm^{-1}$ . En ce qui concerne les arbres du traitement «M», leur résistance tend à rester du même ordre que celle des arbres du traitement «H» sauf pendant 1 ou 2 j à la fin de chaque période sans arrosage. Pour ces derniers j, elle est significativement plus importante que celle des arbres de «H», ce qui dénote une légère régulation des stomates. Pour le traitement «S», cette régulation se met en place dès le 4<sup>e</sup> ou 5<sup>e</sup> j de chaque cycle de sécheresse, les valeurs de la résistance stomatique augmentent fortement et atteignent 7 et même 12  $s.cm^{-1}$  à la

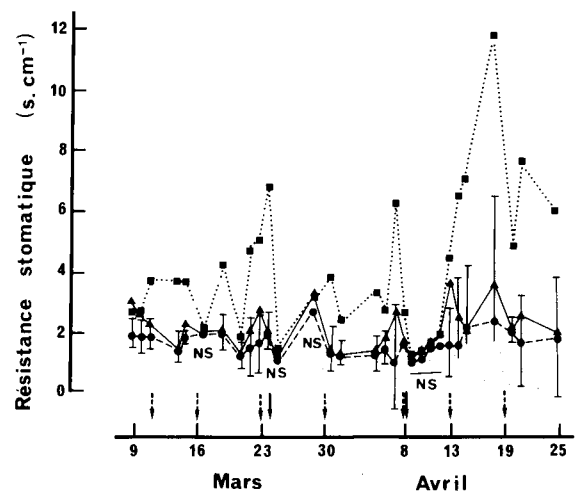


Fig 3. Résistance stomatique à midi de jeunes pêchers cultivés en pots en fonction du régime d'alimentation hydrique : traitement «M» ▲—▲, «H» ●—● et «S» ■.....■. Les barres verticales représentent la ppds à 5 p. cent. Les flèches à la base de la figure indiquent l'arrosage pour le traitement «M» —> et pour le «S» —>.

fin du cycle de sécheresse. La résistance stomatique des arbres en stress hydrique dépend cependant des conditions climatiques : les jours à temps couvert, une chute importante de la résistance est observée, c'est le cas, par exemple, du 17 et du 21 mars pour le traitement «S».

A la différence de la résistance stomatique et du potentiel hydrique, la transpiration varie fortement d'un jour à l'autre (fig 2a). Bien que l'humidité du substrat soit extrêmement stable pour le lot «H», l'intensité de la transpiration journalière peut fluctuer de 0,3 kg/m<sup>2</sup>, le 6 avril à 1,76 le 20 mars. Cette variation importante est liée à l'hétérogénéité des conditions climatiques. Toutefois, l'intensité de la transpiration des arbres est aussi extrêmement sensible à l'état hydrique du substrat suivant les différents traitements. Nous montrons, à titre d'exemple, dans la figure 4, les transpirations du 7 et du 8 avril, journées qui se situent juste avant et après un arrosage pour les traitements «M» et «S». La transpiration des arbres «H» a une allure classique : une perte d'eau très faible pendant la nuit (de l'ordre de 3 g.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>), une augmentation de la transpiration très rapide dès que le soleil se lève, le maximum atteignant environ 160 g.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup>, cela durant quelques h au cours de la journée, avec quelques fluctuations liées à la nébulosité, puis une diminution forte à partir de 15 ou 16 h. Pour les lots «M» et «S», la régulation des stomates est évidente le 7 avril (fig 4a) par rapport au traitement «H», la transpiration est fortement limitée entre 9 h et 16 h. Le pic de transpiration est tout à fait supprimé, et le maximum est seulement d'environ 50 g.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> pour les arbres de «S» et de 110 g.h<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> pour «M».

### Photosynthèse

Le tableau I montre l'effet des divers régimes d'alimentation hydrique sur la photosynthèse nette. Nous pouvons noter les points suivants :

— la photosynthèse nette des arbres «H» se situe entre 0,24 et 0,91 mg CO<sub>2</sub>.s<sup>-1</sup>.m<sup>-2</sup> de surface foliaire, suivant l'intensité de la lumière.

— une photosynthèse supérieure (des différences significatives apparaissent le 5 avril à midi, le 25 mars et le 14 avril à 8h) à celle du traitement «H» est mesurée chez le traitement «M» dans les cas d'intensités lumineuses faibles et moyennes. Lorsque l'intensité du rayonnement est élevée, «M» et «H» ont des photosynthèses équivalentes sauf le 13 avril à midi. Pour cette dernière date, la photosynthèse nette du traitement «M» est significativement inférieure.

— une réduction apparente de la photosynthèse nette peut s'observer sur les arbres du traitement «S», en particulier dans les conditions de rayonnement solaire élevé vers la fin du cycle de dessèchement (24 mars); mais également après la re-irrigation (13 et 14 avril à midi; matin du 15 avril). Un phénomène de compensation (efficacité plus élevée que pour «H») se met cependant en place après le retour à l'arrosage lorsque l'intensité de lumière n'est pas trop forte (mesures du 25 mars, du 13 et du 14 avril à 8 h du matin).

### Microvariations du diamètre du tronc

A titre d'exemple, la figure 5 montre les microvariations du diamètre du tronc pour les traitements «M» et «S» (1 seul arbre de chaque traitement pour ne pas surcharger la figure, alors qu'il y avait 3 répétitions). En ce qui concerne les variations micrométriques du traitement «H» (non représentées), quelques différences se manifestent par rapport à celles du traitement «M» : contractions moins fortes certains jours et variation des contractions moins importante d'un jour à l'autre.

Considérons la contraction diurne maximale et l'évolution nette (variation de diamètre au pas de 24 h), 3 possibilités d'évolution peuvent être observées :

### Croissance régulière de la tige

La contraction maximale de la journée augmente graduellement. C'est le cas du 12 au 15

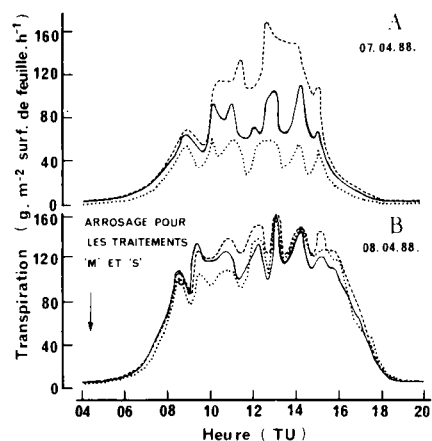


Fig 4. Evolution diurne de la transpiration de divers traitements d'alimentation hydrique (traitement «M» ———, «H» - - - - et «S» ..... ) relative au jour avant (A) ou après le retour à l'arrosage pour les traitements «S» et «M» (B), exemple du 7 et du 8 avril.

**Tableau I.** Influence du régime d'alimentation hydrique sur l'assimilation de CO<sub>2</sub> de jeunes pêcheurs cultivés en pots.

Date	Heure (TU)	Intensité moyenne de la lumière ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )	Photosynthèse nette ( $\text{mg CO}_2.\text{s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ )		
			H	M	S
<b>A</b>					
24.03.	8 h 10-20	770	0,75a <sup>y</sup> (0,97*)	0,71a (0,92)	0,37b (0,48)
24.03.	11 h 30-50	986	0,84a (0,85)	0,84a (0,85)	0,39b (0,40)
05.04.	8 h-8 h 20	214	0,36 (1,68)	0,46 (2,15)	0,37 (1,73)
05.04.	11 h 40-12 h	336	0,36b (1,07)	0,51a (1,52)	0,52a (1,54)
06.04.	8 h 30-50	140	0,24 (1,71)	0,23 (1,64)	0,24 (1,71)
07.04.	7 h 30-50	163	0,3 (1,84)	0,41 (2,51)	0,27 (1,66)
07.04.	11 h 40-12 h	519	0,52 (1,00)	0,49 (0,94)	0,47 (0,90)
moyenne			1,30	1,50	1,20
<b>B</b>					
25.03.	8 h-8 h 20	456	0,46b (1,00)	0,73a (1,60)	0,63a (1,38)
25.03.	11 h 30-50	469	0,40 (0,85)	0,54 (1,15)	0,50 (1,07)
08.04.	11 h 40-12 h	1108	0,78 (0,70)	0,74 (0,67)	0,71 (0,64)
12.04.	7 h 30-50	397	0,34 (0,86)	0,41 (1,03)	0,27 (0,68)
13.04.	8 h-8 h 20	825	0,46b (0,56)	0,55ab (0,67)	0,76a (0,92)
13.04.	12 h-12 h 40	1237	0,91a (0,74)	0,50b (0,40)	0,59b (0,48)
14.04.	8 h-8 h 20	812	0,47b (0,59)	0,64a (0,79)	0,65a (0,80)
14.04.	11 h 30-50	1170	0,78a (0,67)	0,63a (0,54)	0,37b (0,32)
15.04.	8 h 30-50	729	0,79a (1,08)	0,67ab (0,92)	0,54b (0,74)
moyenne			0,78	0,86	0,78

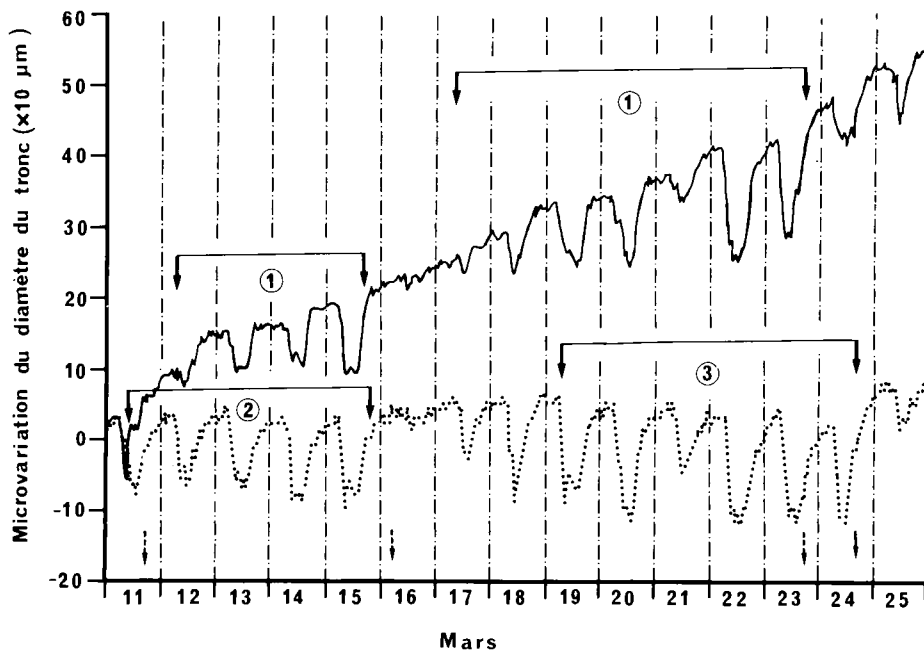
<sup>z</sup> Deux apports d'eau pour le traitement «S» ont lieu à la fin de l'après-midi du 24 mars et à 4 heures du matin le 8 avril.

<sup>y</sup> Les valeurs non suivies d'une même lettre sont significativement différentes au seuil de 5 p.cent (test de ppds).

A : Avant le retour de l'arrosage du traitement «S»

B : Après le retour de l'arrosage du traitement «S»

\* : ( $\text{mg CO}_2.\text{s}^{-1}.\text{m}^{-2}$ )/( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) \* 1000



**Fig 5.** Microvariations du diamètre du tronc de pêcheurs, enregistrées par le micromorphomètre «Pepista» du 11 au 25 mars, relative au traitement «M» ———, et «S» ..... Les flèches à la base de la figure indiquent l'arrosage pour le traitement «M» --> et pour le «S» —>.

et du 17 au 23 mars pour le traitement «M», la plante fonctionne correctement mais la disponibilité hydrique du substrat est en baisse.

### Croissance de la tige faible ou nulle

La contraction demeure constamment élevée (du 11 au 15 mars dans le cas du traitement «S»), le manque d'eau pénalise le fonctionnement de la plante.

### Décroissance de la tige

Elle s'accompagne d'une contraction forte (du 19 au 24 mars pour «S»), le manque d'eau persistant, conduit à une déshydratation chronique.

Les contractions diurnes sont régulièrement plus fortes pour le traitement «S» que pour le traitement «M» exceptés les jours, très couverts (16 mars) ou ceux précédant l'irrigation du traitement «M» (15, 22 et 23 mars), moment où, justement, l'amplitude des contractions doit être révélatrice du manque d'eau.

## DISCUSSION

### *Comportement physiologique du pêcher en fonction du régime d'alimentation hydrique*

La vermiculite utilisée dans cet essai est un substrat artificiel. La grande porosité de ce substrat et sa teneur en air satisfaisante dès le stade de ressuyage (Monnier, 1975) permettent d'éviter les problèmes d'asphyxie. De ce fait, les arbres du traitement «H» se développent dans un milieu à plus grande disponibilité hydrique que celle du traitement «M» pour lequel les irrigations interviennent sur un substrat à environ 50% de sa capacité de rétention. En revanche, les arbres du traitement «S» sont cultivés dans un milieu à contrainte hydrique suffisamment sévère, en fin de cycle de dessèchement, pour provoquer la fermeture des stomates (fig 4a).

Des différences significatives des potentiels hydriques (de base et minimum) de feuilles et de la résistance stomatique distinguent principalement le traitement «S» des deux autres (figs 2b, 2c et 3) qui restent souvent indiscernables, exception faite des 48 h précédant l'irrigation du traitement «M» dont la résistance stomatique s'écarte significativement de celle de «H», tout en restant cependant très inférieure à celle de

«S». L'irrigation du traitement «M» intervient donc à l'amorce d'une régulation stomatique alors que le potentiel hydrique des feuilles semble encore insensible au phénomène.

En ce qui concerne la photosynthèse, les comportements des différents régimes hydriques se distinguent nettement. Par rapport au traitement «H», une assimilation de CO<sub>2</sub> plus élevée est souvent observée dans le cas du traitement «M», elle est plus élevée ou plus faible dans le cas du traitement «S» (tableau I). Une analyse de l'efficacité de la lumière pour la photosynthèse nette des feuilles en fonction du niveau d'alimentation hydrique montre que, par rapport au traitement «H», la photosynthèse est améliorée dans le cas d'un rayonnement faible et moyennement fort et reste identique pour un rayonnement fort lorsque les arbres sont arrosés par pilotage micromorphométrique. Mais pour le traitement «S», la photosynthèse est fortement diminuée, particulièrement en fin de cycle de dessèchement, sauf en cas de rayonnement très faible.

L'efficacité de la lumière pour la photosynthèse (*EF*) de ces 3 traitements peut s'illustrer par la comparaison des fonctions d'ajustements :

«M»:  $EF = 3,999 E^{-0,576}$  ( $r^2 = 0,788$ ,  $P < 0,001$ );

«H»:  $EF = 2,104 E^{-0,49}$  ( $r^2 = 0,849$ ,  $P < 0,001$ );

«S»:  $EF = 2,884 E^{-0,545}$  ( $r^2 = 0,772$ ,  $P < 0,001$ ).

*EF* exprimée en mg (CO<sub>2</sub>)/(100 μmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>)

*E* = densité de flux photonique (PAR)

Ces résultats peuvent suggérer qu'une certaine intensité de restriction hydrique appliquée à la culture stimulerait son assimilation de CO<sub>2</sub> lorsque le rayonnement solaire se trouve faible ou moyennement fort. L'effet d'une sécheresse, en voie d'installation, se traduirait donc par un report relatif d'une partie de l'activité photosynthétique vers les moments où la transpiration est moins intense. Ceci explique peut-être l'amélioration de la photosynthèse de jeunes pommiers au début d'une période de sécheresse imposée ou après le retour à l'arrosage par rapport aux pommiers arrosés tous les jours (Schneider et Childers, 1941).

Certains arrière-effets du stress hydrique sur la transpiration et la photosynthèse, repérés sur d'autres espèces (Begg et Turner, 1976) semblent également observés sur les jeunes pêchers du traitement «S» mais d'une façon peu nette. Sur la transpiration, ils durent seulement quelques heures (fig 4b) et ne jouent sur l'assi-

milation de CO<sub>2</sub> que dans le cas d'un rayonnement solaire fort (tableau I).

( $r^2 = 0,55$ ,  $P < 0,001$ ;  $RS$  en  $s.cm^{-1}$  et  $HS$  en rapport à la capacité de rétention).

### **Résistance stomatique, transpiration et contraction de tige en fonction de l'état hydrique des arbres**

Les variations de la résistance stomatique, de la transpiration et de la contraction de tige sont significativement liées à l'état hydrique des arbres comme le montre le tableau II. La résistance stomatique et l'amplitude maximale de la contraction de tige sont en corrélation positive linéaire avec la valeur absolue du potentiel hydrique de base des feuilles. Entre la transpiration et la valeur absolue du potentiel hydrique de base des feuilles, les points peuvent s'ajuster suivant une fonction hyperbolique : la transpiration ne diminue rapidement avec l'augmentation de la valeur absolue du potentiel hydrique que pour les valeurs peu élevées de ce dernier. En effet, à partir d'un certain seuil, la fermeture stomatique fixe la transpiration à des valeurs faibles peu susceptibles d'évolution.

### **Régulation stomatique en fonction de l'humidité du substrat**

La résistance stomatique ne dépasse nettement  $3s.cm^{-1}$  qu'à partir d'une humidité du substrat inférieure à environ 60% (fig 6). Une corrélation réciproque de la résistance stomatique ( $RS$ ) avec l'humidité du substrat ( $HS$ ) s'établit de la façon suivante :

$$RS = 1 / (0,0265 + 0,613 HS)$$

### **Contraction de diamètre de la tige et bilan hydrique des arbres**

Les microvariations nycthémérales de la dimension des organes, tiges et fruits par exemple, sont, en partie, la conséquence des changements dans l'hydratation des tissus (Chaney et Kozlowski, 1971; Hinckley et Bruckerhoff, 1975). En général, la quantité d'eau absorbée par les racines, pendant la phase de demande climatique croissante d'une journée, est inférieure au flux de transpiration, même pour des plantes bien alimentées en eau; il y a donc déshydratation relative de certains tissus qui s'accompagne d'une contraction de la dimension des organes concernés (Koslowski, 1982). Ces contractions s'amplifient lorsque le stress hydrique appliqué à la plante est plus sévère (Holmes et Shim, 1968; Huguet, 1985; Garnier et Berger, 1986). L'amplitude de contraction du diamètre de la tige peut donc servir à estimer l'équilibre instantané entre l'absorption et la transpiration de la plante.

Dans l'interprétation des amplitudes diurnes de contraction il faut bien garder à l'esprit qu'elles sont le reflet matériel d'un équilibre dynamique entre les entrées et les sorties d'eau de la plante, régulées par ses mécanismes d'adaptation. Les variations de cet équilibre sont très rapides : des organes (tiges ou fruits) en pleine cinétique de contraction sont capables de passer en phase de récupération après quelques dizaines de min, à la suite d'un passage nuageux. De plus par temps clair et ensoleillé la contraction des tiges est un phénomène inévitable,

**Tableau II.** Résistance stomatique à midi, transpiration journalière et amplitude maximale de la contraction de la tige de pêcher en pot en fonction de l'état hydrique des arbres, représenté par le potentiel hydrique de base des feuilles. Le nombre total d'observations pour tous les processus physiologiques est égal à 42.

<i>Processus physiologique</i> <sup>z</sup>	<i>Corrélation</i> <sup>x</sup>	<i>Équation</i>	<i>% de variance couverte</i>
RS	linéaire	$RS = -1,34 - 8,21PBF$	57,04
TR	inverse	$TR = 1/(-0,612 - 4,63PBF)$	54,73
CMT	linéaire	$CMT = -15,7 - 262,86PBF$	50,82

<sup>z</sup> Résistance stomatique ( $RS$ ) exprimée en  $s.cm^{-1}$ , transpiration ( $TR$ ) en  $kg$  par  $m^2$  surface de feuille par jour, amplitude maximum de la contraction de la tige ( $CMT$ ) en micromètres et potentiel hydrique de feuille ( $PBF$ ) en  $MPa$ .

<sup>x</sup> Résultats analysés avec plusieurs modèles; la corrélation présentée ici est choisie à partir du niveau de signification.



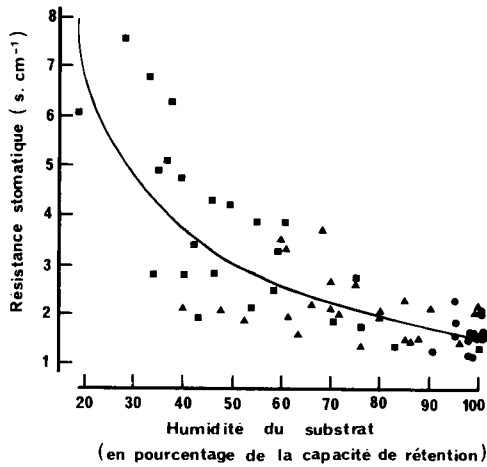


Fig 6. Variations de la résistance stomatique à midi de pêchers cultivés en pots en fonction de l'humidité du substrat. Chaque point représente une moyenne de 10 mesures (2 par arbre) obtenues respectivement sur les arbres du traitement «M» ▲, du traitement «H» ● et du traitement «S» ■. La corrélation s'établit :  $y = 1/(0,026 + 0,613 x)$  ( $r^2 = 0,55$ ;  $P < 0,001$ ). Le nombre total d'observations est égal à 87.

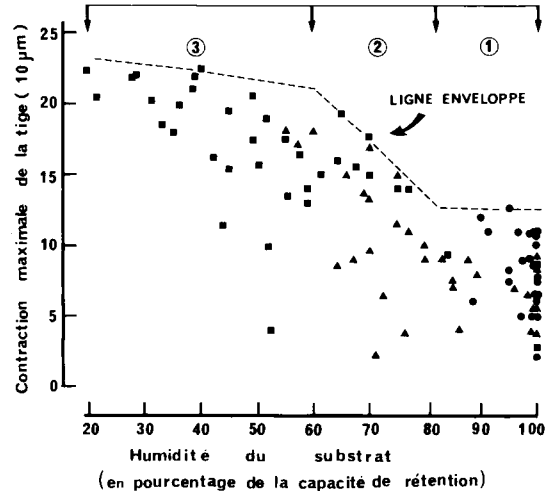


Fig 7. Amplitude maximale journalière de la contraction de la tige de pêchers cultivés en pots en fonction de l'humidité du substrat. Chaque point représente une moyenne de 3 mesures au cours d'une même journée sur les arbres du traitement «M» ▲, «H» ● et «S» ■.

même si la disponibilité de l'eau est maximale (traitement «H», fig 7).

Il faut surtout porter attention, pour chaque traitement, aux valeurs maximales des contractions correspondant aux jours de fortes demandes climatiques. La dispersion selon l'axe des ordonnées est la conséquence de la variabilité climatique. Cette dispersion est la plus forte lorsque le substrat est aux environs de 60% de sa capacité de rétention, ce phénomène pourrait être révélateur du caractère critique de ce seuil d'humidité pour les arbres de cette expérience.

La variation de l'amplitude maximale de contraction de la tige en fonction de l'humidité du substrat (fig 7) fait apparaître 3 étapes dans la réponse de la contraction de la tige à l'état hydrique du milieu :

— en condition de milieu assez humide (au-dessus de 80% de la capacité de rétention), les contractions maximales journalières de la tige sont relativement faibles ( $< 125 \mu\text{m}$ ) et semblent indépendantes de l'état hydrique du substrat (zone 1). Ce phénomène indique que le déficit entre l'absorption et la transpiration est faible au cours de la journée, ce qui limite la contribution des réserves en eau des tissus de la tige. Tous les traitements sont présents dans cette zone, à l'occasion de leurs irrigations.

— Puis, ces contractions sont nettement accentuées suivant la progression du dessèchement du substrat (zone 2). Ceci traduit une utilisation de plus en plus importante de la réserve en eau des différents tissus pendant la journée afin de

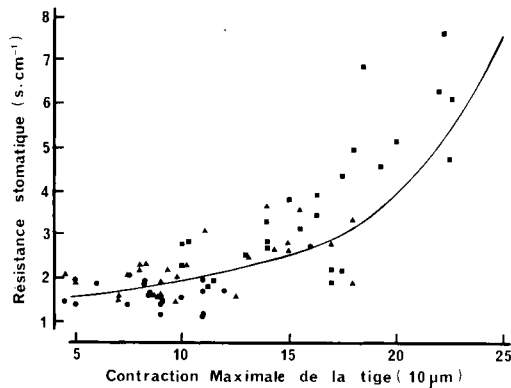
soutenir la transpiration. Ce phénomène révèle que l'absorption de l'eau par les racines commence à être ralentie par l'assèchement du substrat.

— Quand l'humidité du substrat devient inférieure à environ 60%, la contraction maximale de la tige continue d'augmenter (zone 3), mais avec une pente plus faible que dans la zone 2. Ce phénomène peut suggérer que l'utilisation de la réserve en eau est limitée par l'épuisement de sa disponibilité qui présente nécessairement une limite morpho-physiologique.

L'évolution de la résistance stomatique ne dépasse  $3 \text{ s.cm}^{-1}$  qu'à partir d'une humidité relative du substrat inférieure à 60% (fig 6) soit pour une moyenne d'amplitude maximum de contraction de la tige supérieure à  $170 \mu\text{m}$  (fig 8). Ces observations suggèrent que les plantes du traitement «S», pour sauvegarder leur équilibre hydrique utilisent, au maximum, leur réserve, mais provoquent ensuite une fermeture stomatique pour diminuer leur transpiration.

### CONCLUSION

Les réponses physiologiques du pêcher à 3 régimes contrastés d'alimentation hydrique, confirment que la méthode micromorphométrique autorise une perception continue et pertinente des variations de l'état hydrique d'une plante et offre donc l'opportunité d'un pilotage de l'irrigation ajusté à la situation éco-physiologique de la cul-



**Fig 8.** Variations de la résistance stomatique à midi de pêchers cultivés en pots en fonction de l'amplitude maximum de la contraction de la tige. La corrélation s'établit avec des résultats obtenus respectivement sur les arbres du traitement «M» ▲, «H» ● et «S» ■ :  $y = 1/(0,77 - 0,0025 x)$  ( $r^2 = 0,493$ ,  $P < 0,001$ ). Le nombre total d'observations est égal à 76.

ture. En effet la valeur moyenne des amplitudes de contraction diurne au moment de l'annulation de la croissance secondaire des tiges constitue bien un repère objectif du passage de la plante à un état d'insuffisance hydrique où les mécanismes d'adaptation et de résistance à la sécheresse sont mis en œuvre. De plus, cet essai permet de vérifier qu'une disponibilité hydrique maximale et permanente, dans le substrat, ne représente pas nécessairement la condition optimale vis-à-vis du fonctionnement photosynthétique.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions A Vigouroux pour la mise à notre disposition de matériel, B Brunel et L Brun pour leur collaboration efficace à la réalisation des essais.

Ce travail a été mené dans le cadre du contrat «Pilotage de l'irrigation en verger», passé avec l'ONIFLHOR : Office national interprofessionnel des fruits, légumes et horticulture.

## RÉFÉRENCES

Begg JE, Turner NC (1976) Crop water deficits. *Adv Agron* 28, 161-217

Chaney WR, Kozlowski TT (1971) Water transport in relation to expansion and contraction of leaves and fruits of Calamondin orange. *J Hortic Sci* 46, 71-81

Fischer RA, Hagan RM (1965) Plant water relations, irrigation management and crop yield. *Exp Agric* 1, 161-177

Garnier E, Berger A (1986) Effect of water stress on stem diameter changes of peach trees growing in the field. *J Appl Ecol* 23, 193-209

Hinckley TM, Bruckerhoff DN (1975) The effects of drought on water relations and stem shrinkage of *Quercus alba*. *Can J Bot* 53, 62-72

Holmes JW, Shim SY (1968) Diurnal changes in stem diameter of canary island pine trees (*Pinus canariensis* C Smith) caused by soil water stress and varying microclimate. *J Exp Bot* 59, 219-232

Hsiao TC (1973) Plant responses to water stress. *Annu Rev Plant Physiol* 24, 519-570

Huguet JG (1985) Appréciation de l'état hydrique d'une plante à partir des variations micrométriques de la dimension des fruits ou des tiges au cours de la journée. *Agronomie* 5, 733-741

Irving DE, Drost JH (1987) Effect of water deficit on vegetative growth, fruit growth and fruit quality in Cox's Orange Pippin apple. *J Hortic Sci* 62, 427-432

Koslowski TT (1982) Water supply and tree growth. I. Water deficits. *For Abstr* 43, 57-95

Li SH (1989) Alimentation en eau du pêcher *Prunus persica* (L) Batsch : physiologie, croissance et développement, conséquence sur la production et la qualité des fruits. Thèse, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 165 pp

Li SH, Huguet JG, Bussi CI (1989a) Irrigation scheduling in a mature peach orchard using tensiometers and dendrometers. *Irrigation and drainage systems* 3, 1-12

Li SH, Huguet JG, Schoch PG (1989b) Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development. *J Hortic Sci* 64, 541-552

Lilleland O (1932) Growth study of peach fruit. *Proc Am Soc Hortic Sci* 29, 8-12

Monnier G (1975) *Caractérisation physique et mécanique des substrats artificiels de culture*. Compte rendu de la station de science du sol de l'INRA Avignon, N° 73

Proebsting EL, Middleton JE (1980) The behaviour of peach and pear trees under extreme drought stress. *J Am Soc Hortic Sci* 105, 380-385

Schneider GM, Childers NF (1941) Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration, and transpiration of apple leaves. *Plant Physiol* 16, 565-583

Scholander PF, Hammel HT, Bradstreet ED, Hemmingsen EA (1965) Sap pressure in vascular plants. *Science* 148, 339-346

Suuff E (1972) Water potential in red pine: soil moisture, evapotranspiration, crown position. *Ecology* 53, 681-686

Turner N (1981) Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant Soil* 58, 339-366

Vaadia Y, Raney FC, Hagan RM (1961) Plant water deficits and physiological processes. *Annu Rev Plant Physiol* 12, 265-292