

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*)

Harry Ozier-Lafontaine, Régis Tournebize

De nombreuses méthodes, fondées sur la détermination du bilan d'énergie du couvert, permettent d'estimer l'évapotranspiration réelle (ETR) d'une culture. Ces méthodes, qui sont d'un intérêt fondamental pour l'évaluation des besoins en eau des cultures, donnent de bons résultats sur couverts continus et bien couvrants [1-4]. Cependant, leur application se heurte à différents problèmes, liés principalement à la difficulté d'acquisition des paramètres (dispositif et nombre), à la superficie minimale nécessaire pour éviter les problèmes d'advection, à la divergence induite par la topographie de la parcelle [5], aux erreurs d'estimation lors de stress hydriques importants [6], aux difficultés d'application aux couverts forestiers [7] et, enfin, à la difficulté de distinguer l'évaporation du sol (Es) de la transpiration des plantes (Tr) [8].

La proportion des deux termes, Es et Tr, peut varier fortement sur des laps de temps courts. De plus, lorsque l'indice foliaire d'une culture est faible, la part de l'évaporation du sol peut être très importante quand la surface de celui-ci est humide. Par ailleurs, la couverture totale du sol n'étant pas réalisée durant une partie importante du cycle de nombreuses cultures, l'estimation des pertes en eau respectives du sol et des plantes est absolument nécessaire pour comprendre le comportement hydrique des

espèces et pour évaluer les besoins en irrigation. C'est également le cas des cultures discontinues et des cultures en rang. Ainsi, depuis quelques années, on constate une tendance nette visant à l'approche séparée des deux composantes de l'évapotranspiration. Dans ce cadre, les méthodes thermiques de mesure du flux de sève, en tant que techniques permettant l'estimation de la transpiration, présentent un réel intérêt, leur principe reposant sur l'interaction entre la circulation de l'eau et la diffusion de la chaleur dans un organe végétal.

Actuellement, compte tenu des possibilités d'automatisation des mesures, deux méthodes connaissent un développement important : la méthode du fluxmètre radial [7] et la méthode du bilan de chaleur des tiges (tableau 1) [9-11]. La première, s'appliquant en principe aux gros arbres, nécessite au préalable une estimation de la section conductrice de ceux-ci. La seconde, dont il sera question dans cet article, est adaptée aux organes de faible diamètre, mais impose la mesure d'un plus grand nombre de paramètres.

Son utilisation fréquente sur un large spectre d'espèces végétales a justifié de nombreuses améliorations méthodologiques dans le cadre de sa vulgarisation, en particulier dans la prise en compte des flux latéraux [12] et du coefficient de stockage de la tige [11]. En ce qui concerne sa mise en œuvre pratique [13], il existe actuellement des kits (*Dynamax Inc.*, Houston, USA) comprenant capteurs et programmes de traitement des données.

Cependant, de nombreux progrès res-

tent encore à réaliser, en particulier dans la maîtrise des divergences systématiques survenant en période de flux faibles, ainsi que dans la connaissance des conséquences du vieillissement du matériel, et des réactions des organes instrumentés sur la fiabilité des mesures. Par ailleurs, le problème de l'extrapolation de mesures individuelles de plantes à la transpiration d'un peuplement n'est pas complètement résolu, notamment dans la définition de la stratégie d'échantillonnage à adopter en fonction des espèces et du type de peuplement.

Ces deux aspects ont été abordés dans le cadre d'expérimentations menées en zone tropicale (Guadeloupe, 16° de latitude N, 61° de longitude O), sur une espèce ligneuse arbustive, *Gliricidia sepium*, et une graminée pérenne, *Saccharum officinarum*. Dans cet article, nous discutons, d'une part, des contraintes méthodologiques posées par la mise en œuvre de mesures de flux à partir d'observations réalisées sur *G. sepium* en pot et, d'autre part, des possibilités de passage de la transpiration de la plante à celle du couvert pour une culture de canne à sucre.

Principe de la mesure du flux de sève par la méthode du bilan de chaleur

Cette méthode, développée par Saku-

H. Ozier-Lafontaine, R. Tournebize : INRA Antilles-Guyane, Station agropédoclimatique, BP 1232, 97185 Pointe-à-Pitre Cedex, Guadeloupe, France.

ratani [9], permet de calculer le débit de sève à partir de l'évaluation du bilan de chaleur d'un segment de tige. Pour la réalisation des mesures, deux types de capteurs ont été utilisés : des capteurs de conception artisanale, mis au point par notre équipe à l'INRA selon la méthode proposée par Valancogne et Granier [11] pour l'étude des

flux sur *G. sepium*, et des capteurs Dynamax, trouvés dans le commerce, pour la canne à sucre.

Ces capteurs permettent la quantification du flux de sève à partir des segments de tige (figure 1). En soumettant cette portion de tige à un chauffage constant, la quantité de chaleur fournie (P_{in}) est dissipée par conduction au niveau des surfaces externes de ce volume (V) et par transfert convectif associé au débit de sève. Les pertes par conduction se font, selon l'axe du bois, respectivement vers l'amont et vers l'aval (Q_u et Q_d) et de façon radiale vers l'air environnant (Q_r). Les pertes par convection sont engendrées par le transport passif de l'eau du xylème (Q_f). Sous réserve qu'il n'y ait pas d'évaporation ou de condensation d'eau, et que les variations de température du segment de tige soient connues (Q_s), le principe de conservation de l'énergie permet d'exprimer le bilan énergétique du volume V par l'équation (voir liste des symboles en annexe) :

$$P_{in} = Q_r + Q_u + Q_d + Q_f + Q_s \quad (1)$$

Les pertes par conduction axiale sont calculées en appliquant la loi de conduction de la chaleur (loi de Fourier, tableau 1). Le flux de chaleur latéral Q_r est donné par la relation :

$$Q_r = K_{sh} \cdot dT_{lat} \quad (2)$$

où K_{sh} est le coefficient de conduction du fluxmètre qui dépend du matériau utilisé, de la forme et de la dimension du fluxmètre, et dont la détermination se fait dans des conditions de débit de sève nul ; dT_{lat} est la différence de température entre l'intérieur et l'extérieur du fluxmètre. La quantité de chaleur P_{in} étant connue au départ ($P_{in} = U^2 / R$, loi d'Ohm), on peut ainsi calculer les pertes par convection :

$$Q_f = P_{in} - Q_v - Q_r - Q_s \quad (3)$$

Une fois cette équation résolue, on peut calculer l'intensité du flux (F) par unité de temps à partir de l'expression décrite par Sakuratani [9] et Baker et van Bavel [10] :

$$F = Q_f / C_e \cdot dT \text{ (g/s)} \quad (4)$$

où C_e est la chaleur spécifique de l'eau ($J/g/^\circ C$), et dT est la différence de température de la sève entre la base et le sommet de l'élément chauffant. Tous les éléments concernant le développement complet des équations et les systèmes de conversion sont détaillés dans la notice d'utilisation Dynagage [13] et l'article de Valancogne et Granier [11].

Matériel et méthodes

Les modalités de conduite des expéri-

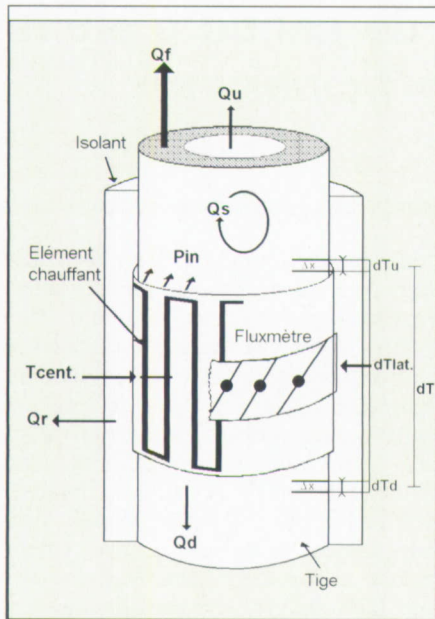


Figure 1. Schéma de capteur mesurant le flux de sève brute à partir du bilan de chaleur complet.

Figure 1. Diagram of apparatus for measuring sap flow, based on the complete heat-balance method.

Tableau 1

Équations nécessaires au calcul du flux de sève selon la méthode du bilan de chaleur, complète ou partielle

Méthode	Équation principale	Équations secondaires	Exemples d'espèces déjà testées
Bilan de chaleur Complète	$F = \frac{(P_{in} - Q_v - Q_r - Q_s)}{C_e \cdot dT} \quad (1)$	$P_{in} = U^2/R \quad (1.1)$	Pommier [11]
		$Q_v = Q_d - Q_u \quad (1.2)$	
		$Q_d = -K_{st} \cdot A \cdot dT_d / \Delta x$ $Q_u = K_{st} \cdot A \cdot dT_u / \Delta x$	Noyer [22]
		$Q_r = K_{sh} \cdot dT_{lat} \quad (1.3)$ $K_{sh} = (P_{in} - Q_v - Q_s) / dT_{lat}$ <p>quand $F = 0$</p> $Q_s = C_b \cdot V \cdot dT_{cent} / dt \quad (1.4)$	
Partielle	$F = \frac{(P_{in} - Q_v - Q_r)}{C_e \cdot dT} \quad (2)$	mêmes équations de base	Canne à sucre [20] Soja [9] Tournesol [23]

Equations used to calculate by the sap flow method, complete or partial heat-balance

mentations menées sur *G. sepium* et sur canne à sucre sont résumées dans le *tableau 2*.

Étude de la transpiration de *G. sepium* en pot

Cette étude a porté sur des boutures de *G. sepium* âgées de 1 an (diamètre = 3 cm et surface foliaire = 1 500 cm²), disposées dans des pots de 6 litres, à raison d'une plante par pot. La transpiration (Tr) était mesurée toutes les demi-heures par pesée du pot (dont on a pris soin de couvrir le sol pour éviter l'évaporation), à l'aide d'une balance électronique de précision 1 g, reliée à un micro-ordinateur (*tableau 2*), selon l'équation :

$$Tr = \Delta M / \Delta t \quad (5)$$

où ΔM est la variation de poids du pot sur l'intervalle de temps Δt .

Parallèlement, les flux de sève étaient enregistrés au moyen d'un capteur disposé sur la tige, conçu selon les critères de la méthode complète (*tableau 1*, *figure 1*), l'ensemble étant piloté par

une centrale d'acquisition Campbell CR21X (Campbell Scientific Inc., Sheshed, Grande-Bretagne), effectuant des scrutations toutes les 10 secondes et une moyenne toutes les demi-heures.

Une attention particulière doit être accordée au choix de la portion d'organe à instrumenter ; celle-ci doit être propre, régulière, et les mesures nécessaires au calcul du volume doivent être précises. L'homogénéité des matériaux constituant le fluxmètre et l'isolant doit également faire l'objet d'une vérification. Il faut respecter à la fois une isolation thermique, car tout apport de chaleur non pris en compte (exposition au rayonnement solaire direct par exemple) peut modifier le bilan et entraîner une sous-estimation de la transpiration [14], et une isolation vis-à-vis des phénomènes d'infiltration d'eau et de condensation.

Pendant l'acquisition des données, il faut veiller régulièrement au bon fonctionnement du capteur et vérifier :

- la constance du volume de tige instrumenté (augmentation de volume due à la croissance) et éliminer les raci-

nes adventives pouvant se développer du fait du confinement ; l'utilisation d'antigerms est, dans ce cas, préconisée ;

- l'intégrité des circuits internes qui peuvent être corrodés par la sève de certaines espèces comme nous avons pu l'observer sur *G. sepium* ;

- l'état de l'isolant dont les propriétés se détériorent avec l'humidité.

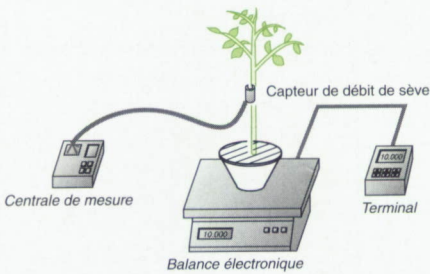

Dans le cadre de nos expérimentations, le coefficient de conductivité du manchon isolant (Ksh) nécessaire au calcul du flux latéral (Qr) a été estimé (équation 1.3, *tableau 1*) en période de flux nul, c'est-à-dire la nuit, en faisant la moyenne des valeurs comprises entre 23 h et 4 h.

Mesure des flux de sève sur une culture de canne à sucre

Le suivi a été réalisé sur une culture de canne à sucre plantée en vertisols profonds, en Grande-Terre de Guadeloupe. A ce stade, le peuplement était âgé de 8 mois, et bien couvrant (indice foliaire estimé à 4 selon la méthode de Shih et Gascho [15]). Dans ces conditions, la contribution évaporative du sol peut être considérée comme négligeable [16], en particulier dans les vertisols où le développement rapide d'un *self-mulching* limite l'évaporation aux seules couches superficielles [17]. Trois tiges de canne dont une de 2,15 cm de diamètre et les deux autres de 3,05 cm, ont été garnies de capteurs Dynagage. Elles représentent les valeurs moyennes des diamètres des tiges échantillonnées sur la parcelle. Des mesures horaires de flux de sève, de rayonnement et des précipitations ont été réalisées sur une période continue, du 14-02-91 au 6-04-91, et enregistrées sur une centrale d'acquisition CR21X. Une mesure synthétique de la transpiration a été calculée en pondérant les mesures horaires effectuées sur les trois cannes par un coefficient qui tient compte de leur représentativité. L'extrapolation de la mesure des flux horaires à l'évaluation de la transpiration du peuplement a été obtenue en multipliant les cumuls journaliers (g/jour) par la densité du peuplement estimée à 63 750 tiges/ha sur cette parcelle. On obtient ainsi des transpirations exprimées en mm/jour, permettant de se rapporter aux unités

Tableau 2

Résumé des objectifs et conditions expérimentales des essais réalisés sur *G. sepium* et canne à sucre

Objectifs		Conditions expérimentales
Glicicidia sepium	<p>Estimation de la transpiration d'une plante</p> <p>→ Comparaison des flux de sève mesurés par bilan de chaleur à la transpiration évaluée par pesée</p>	 <p>— Expérimentation sous serre du 23/08/91 au 27/08/91</p>
Canne à sucre	<p>Passage de la transpiration de la plante à celle du peuplement</p> <p>→ Comparaison des flux de sève mesurés par bilan de chaleur à l'ETR simulée par un bilan hydrique</p>	 <p>— Canne à sucre en année de plantation — Vertisols profonds de Grande-Terre — Densité : 63750 plantes/ha — Suivi du 14/02/91 au 06/04/91</p>

Aims and experimental conditions of *G. sepium* and sugarcane trials

d'évapotranspiration utilisées (ETP et ETR). Les enregistrements journaliers de flux ont été ensuite confrontés à différents termes d'un bilan hydrique simulé [18, 19], d'équation :

$$R_i = [R_{i-1} + P_{i-1} + I_{i-1}] - [ETR_{i-1} + D_{i-1} + r_{i-1}] \quad (6)$$

préalablement ajusté sur les données d'un bilan hydrique mesuré *in situ* par prélèvements gravimétriques ([20], voir liste des symboles en annexe).

Résultats et discussion

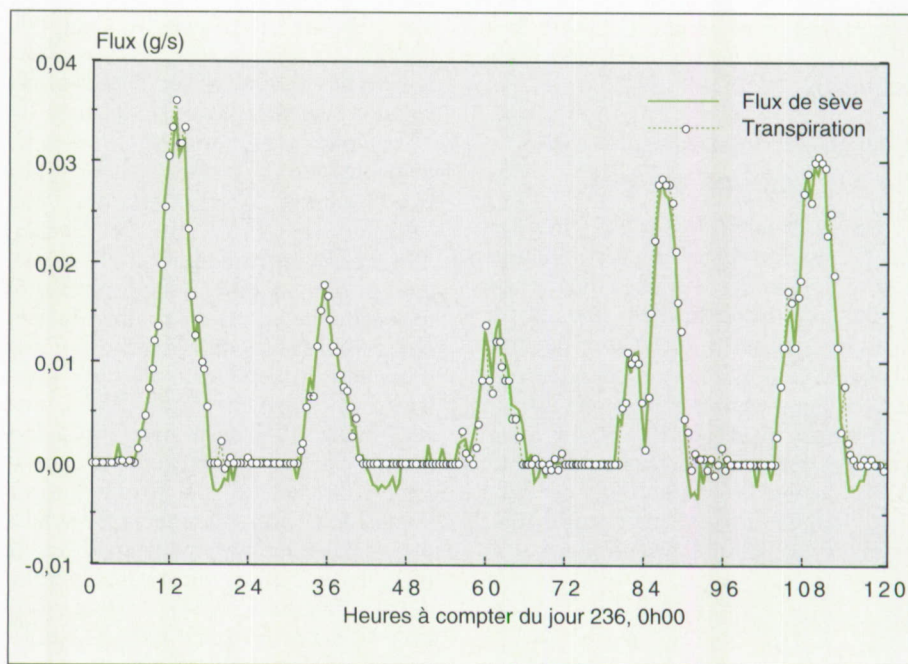
Validation de la méthode sur *G. sepium* en pot

• Transpiration évaluée par la méthode complète

Une excellente relation a été trouvée entre les flux estimés par la méthode complète et la transpiration réelle (figures 2a et 2b). Cependant, des divergences apparaissent en début et en fin de nuit, caractérisées par l'enregistrement de flux aberrants. Durant ces phases, la quantité d'énergie mobilisée par les flux de sève brute est faible ou nulle, et la différence de température (dT) l'est également. Par rapport à l'équation (1), on arrive parfois au cas limite d'un rapport de 0/0. Pour tenter d'y remédier, il est recommandé d'effectuer le montage des thermocouples en respectant une légère dissymétrie, c'est-à-dire en installant les thermocouples situés à l'aval de l'élément chauffant plus près de celui-ci. Ce montage permet de travailler en période de flux faible avec un dT non nul. Ceci pourrait faire l'objet d'une amélioration pour les capteurs commercialisés par Dynamax qui, pour l'instant, comportent des algorithmes de correction destinés à filtrer les données durant les phases de flux faible et élevé [13].

• Influence des facteurs Q_s et K_{sh} sur la précision des mesures

Concernant le terme de stockage (Q_s), le laps de temps et la précision souhaités en déterminent l'importance qui est proportionnelle au volume de l'organe instrumenté. Cependant, même sur des tiges de petit diamètre



▲ (a)

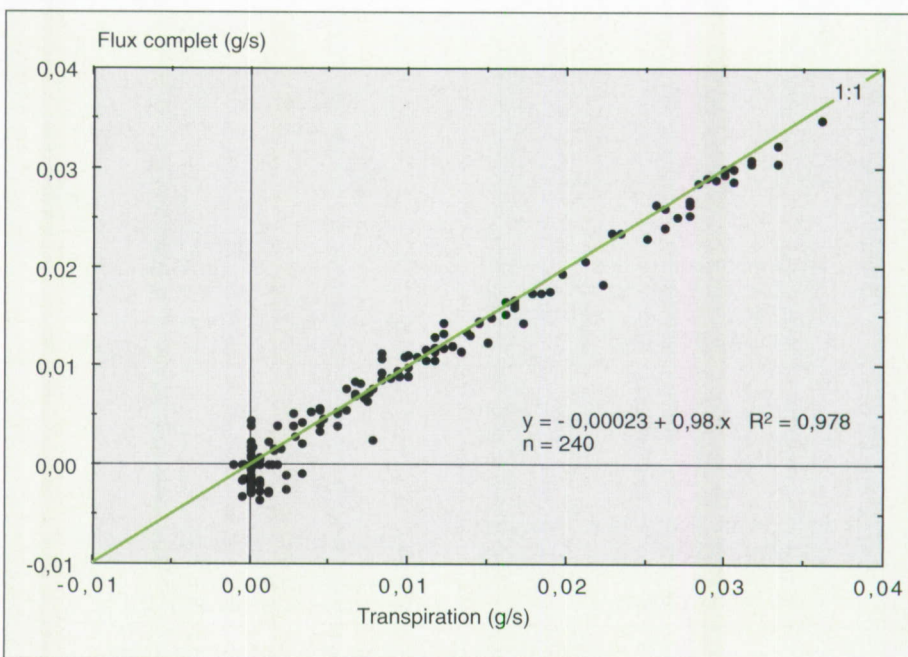
Figure 2. Calibrage des mesures de flux de sève par comparaison à la transpiration mesurée par pesée pour un plant de *Gliricidia sepium*.

(a) Évolution au cours de cinq jours consécutifs du flux de sève calculé (—) et de la transpiration mesurée (---)
(b) Relation entre le flux de sève calculé et la transpiration mesurée en une demi-heure

Figure 2. Calibration of sap flow measurement vs. transpiration as determined by weighting a *Gliricidia sepium* plant.

(a) Diurnal variations of sap flow (—) and transpiration rate (---)
(b) Relation between half-hour measurements of sap flow and transpiration.

▼ (b)



(≤ 3 cm), l'influence de Q_s est loin d'être négligeable sur la précision de l'estimation de la transpiration. On remarque en effet (figure 3), que la proportion d'énergie stockée ($Q_s > 0$) ou déstockée ($Q_s < 0$) à l'échelle de la demi-heure peut atteindre 20 % de

l'énergie évacuée par la sève brute. Au pas de temps journalier, la non-prise en compte du terme Q_s permet malgré tout une estimation correcte de la transpiration car les erreurs se compensent et l'écart entre la transpiration journalière estimée de façon complète

ou partielle n'excède pas 10 %. La prise en compte du bilan complet est toutefois nécessaire pour des durées inférieures à l'heure. On observerait, sinon, une sous-estimation de la transpiration en début de matinée, associée à un phénomène de déstockage de

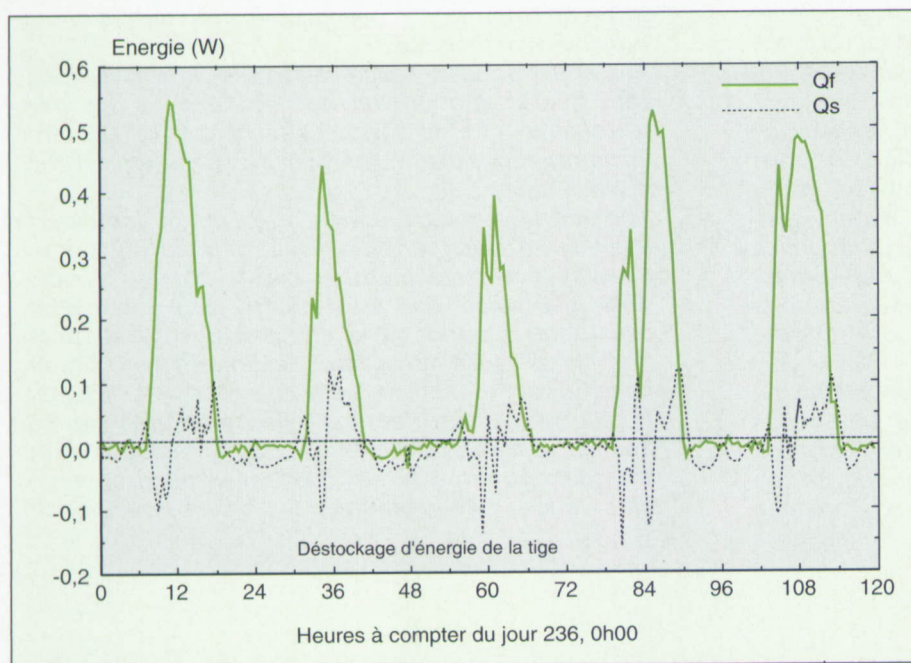


Figure 3. Évolution sur cinq jours consécutifs de la quantité d'énergie Q_f associée au flux de sève (—) et Q_s liée au stockage/déstockage d'énergie de la tige (....).

Figure 3. Diurnal variations of energy used by sap flow Q_f (—), and by the stocked/destocked energy Q_s of the stem (....).

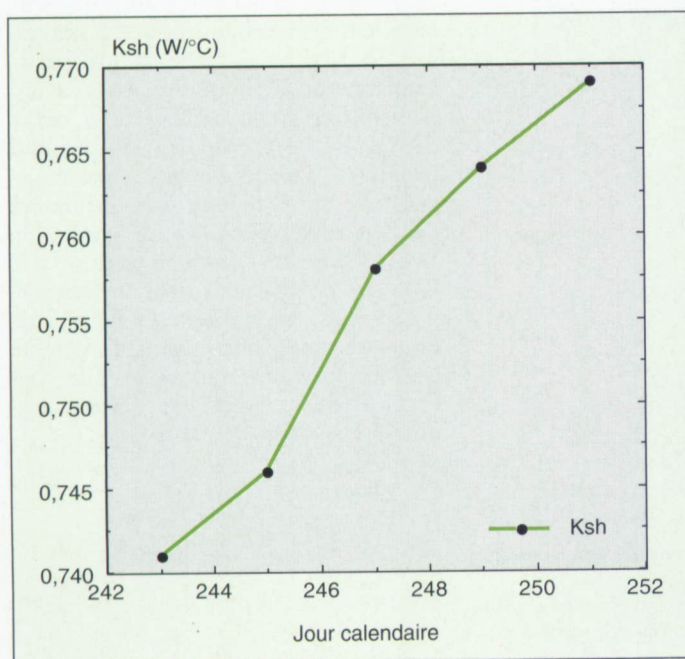


Figure 4. Évolution du coefficient de conductivité du manchon (K_{sh}) calculé pour un arbuste de 3 cm de diamètre.

Figure 4. Increase in sheath conductance coefficient (K_{sh}) calculated for a 3 cm diameter shrub.

Liste des symboles et abréviations utilisés

- A : aire moyenne de la tige (cm^2).
- Cb : capacité calorifique du bois ($\text{J}/\text{cm}^3/^\circ\text{C}$).
- Ce : capacité calorifique de l'eau ($\text{J}/\text{g}/^\circ\text{C}$).
- dT : différence de température entre la base et le sommet de la partie chauffée ($^\circ\text{C}$).
- dTcent : variation de température interne ($^\circ\text{C}$).
- dTd : différence de température entre les thermocouples en aval ($^\circ\text{C}$).
- dTu : différence de température entre les thermocouples en amont ($^\circ\text{C}$).
- dt : différence de temps (s).
- Δx : distance entre deux thermocouples (cm).
- D_i : drainage par percolation profonde au jour i (mm).
- ETM : évapotranspiration maximale (mm/jour).
- ETP : évapotranspiration potentielle (mm/jour).
- ETR : évapotranspiration réelle (mm/jour).
- Es : évaporation du sol (mm/jour).
- F : flux de sève (g/s).
- I_i : irrigation au jour i (mm).
- Ksh : conductivité du manchon isolant ($\text{W}/^\circ\text{C}$).
- Kst : conductivité de la tige ($\text{W}/\text{cm}/^\circ\text{C}$).
- P_i : précipitations au jour i (mm).
- Pin : puissance fournie (W).
- Qr : puissance dissipée latéralement (W).
- Q_s : puissance stockée dans la tige (W).
- Qv : puissance dissipée en amont et en aval (W).
- r_i : ruissellement superficiel au jour i (mm).
- R : résistance de l'élément chauffant (Ω).
- R_i : état de remplissage de la réserve au jour i (mm).
- RU : réserve utile en eau du sol (mm).
- Sa : section de la tige conductrice (cm^2).
- Tr : transpiration des plantes (g/h ou mm/jour).
- U : tension d'alimentation (V).
- V : volume considéré pour le calcul du bilan de chaleur (cm^3).
- \varnothing : diamètre de la tige (cm).

Summary

Sap flow measurements for estimating the transpiration of an isolated *Gliricidia sepium* and a *Saccharum officinarum* canopy

H. Ozier-Lafontaine, R. Tournebize

Sap flow measurements based on the heat-balance method were performed in a tropical area (Guadeloupe, French West Indies) on isolated leguminous shrub (*Gliricidia sepium*) and on perennial graminaceous canopy (*Saccharum officinarum*).

The principle of sap flow measurement is based on the interaction between water circulation and heat diffusion. When heat energy is supplied continuously to a stem segment in which water flows under steady conditions, the heat energy supplied (P_{in}) should be equal to the loss due to upstream, downstream (Q_v), and radial stream (Q_r) conduction, to the rate of heat storage (Q_s), and to convective mass flow (Q_f).

The efficiency of the method has been tested on *Gliricidia*. The water flow rate evaluated by this method was compared with the transpiration loss of water determined directly by weighting potted *Gliricidia* plants. Comparison shows the relation between the two techniques to be satisfactory.

On time-scales of an hour or less, Q_s was shown to be an important parameter, mainly during short transpiration periods.

The sheath conductance term (K_{sh}) is also discussed. It was shown that its drift, due to the loss of quality of the foam, should be taken into account, especially at the beginning and end of the diurnal phase.

The sap flow measurement of a limited sample of stems in a sugarcane field was carried out continuously over two months. Daily variation of sap flow was small, and was directly connected with soil water content. The comparison of sap flow and evapotranspiration rates, estimated by a water balance model, shows the value of this technique. Results show that the heat-balance method can be applied in a non-destructive way to measure plant transpiration rates and evaluate physiological behaviour under either laboratory or field conditions.

Cahiers Agricultures 1993 ; 2 : 197-206.

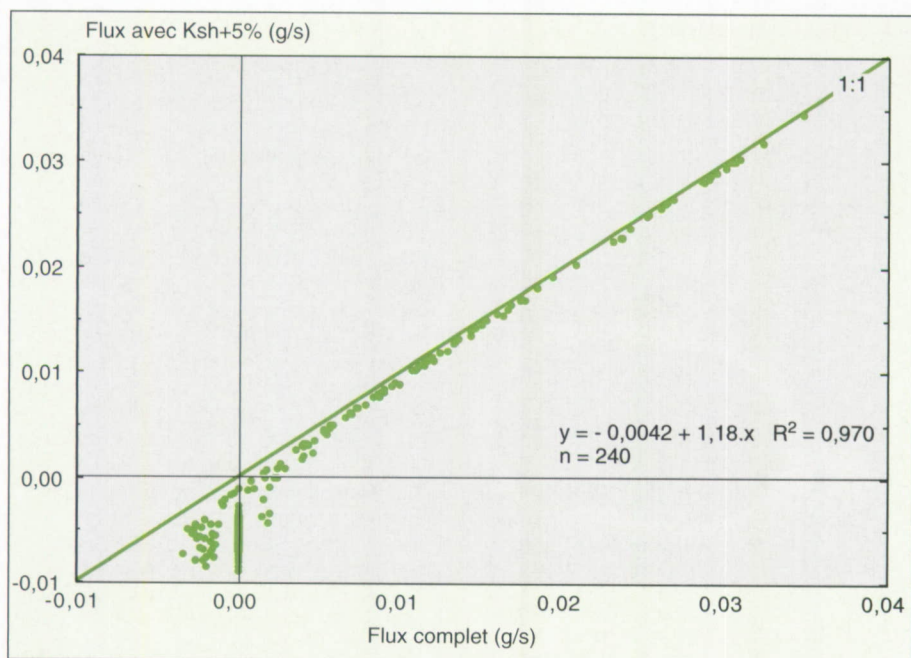
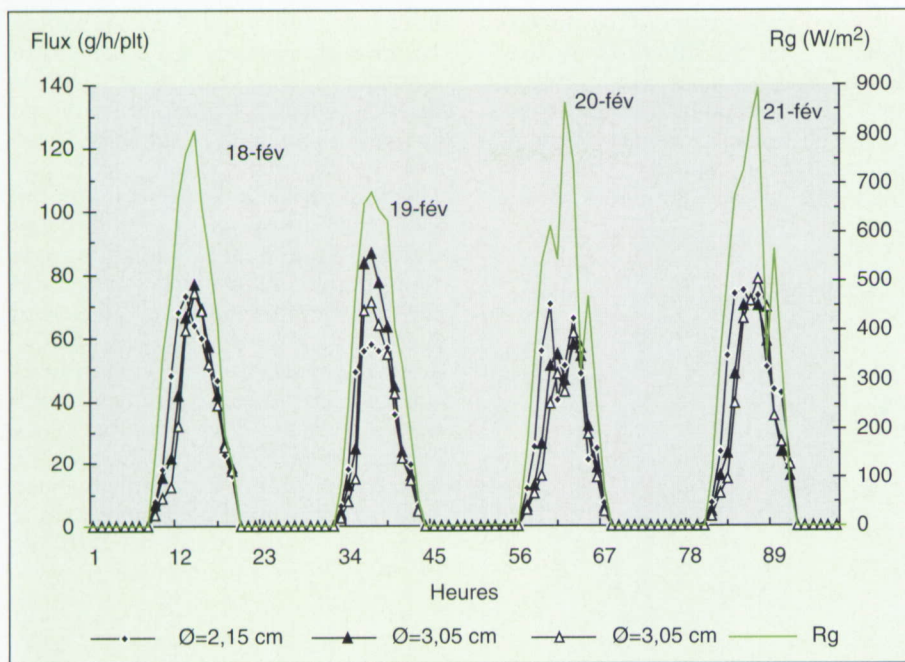


Figure 5. Illustration de la divergence induite sur le calcul du flux complet par une surestimation de 5 % du coefficient de conductivité du manchon (K_{sh}).

Figure 5. Illustration of the bias induced by 5 % overestimation of the sheath conductance coefficient (K_{sh}) on the total calculated flow.

l'énergie accumulée dans la tige. Le phénomène inverse se produit en fin de journée.

Le coefficient de conductivité du manchon isolant (K_{sh}) doit faire l'objet de réévaluations hebdomadaires, notamment à cause de la perte de qualité de l'isolant due à l'humidité. Nous avons observé une augmentation de la valeur de K_{sh} de l'ordre de 0,35 % par jour (figure 4). Lorsqu'elle n'est pas corrigée, elle entraîne une sous-estimation de la transpiration à long terme. La figure 5 illustre l'erreur introduite par la dérive de la valeur du K_{sh} lorsqu'il n'est pas réévalué. Cette sous-estimation est d'autant plus importante que les flux sont faibles et que, par conséquent, le terme Q_r devient prépondérant dans l'équation (1).

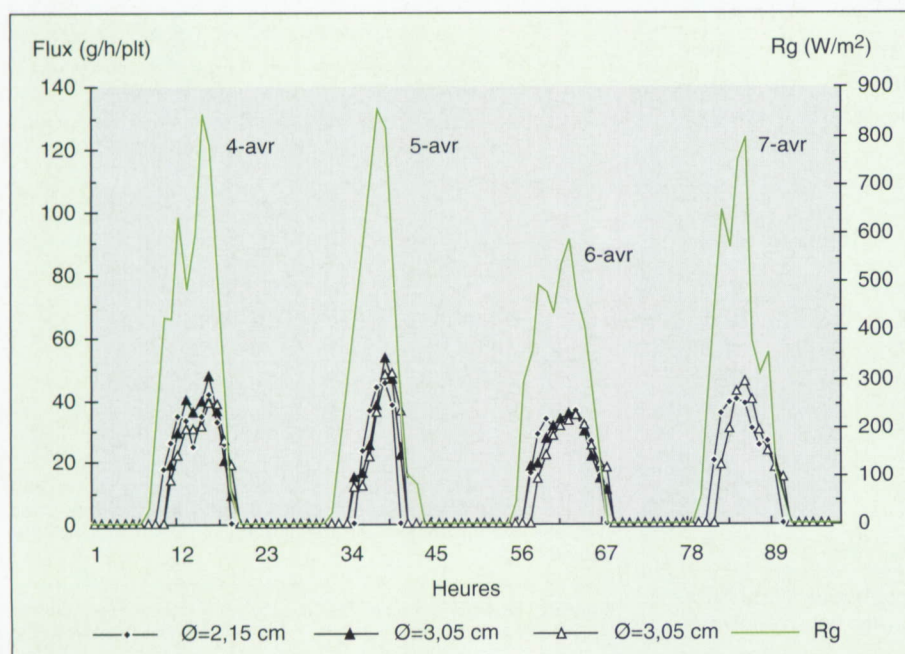


▲ (a)

Figure 6. Variations horaires sur quatre jours consécutifs de la transpiration de la canne à sucre (Tr) mesurée par bilan thermique sur des tiges de 2.15 et 3.05 cm de classe de diamètre, et du rayonnement global (R_g) : (a) lors d'une période humide (10 % de la RU utilisée), et (b) lors d'une période sèche (60 % de la RU utilisée).

Figure 6. Diurnal variation of sugarcane transpiration estimated by the heat-balance method on 2.15 and 3.05 cm diameter stems, and global radiation (R_g) : (a) during a wet period (10 % of used RU), and (b) during a dry period (60 % of RU used).

▼ (b)



Évaluation de la transpiration d'une culture de canne à sucre par bilan de chaleur

• Réponses individuelles des tiges aux durées horaires et journalières

Les variations horaires des flux et du rayonnement global ont été appréhendées pour deux niveaux de remplissage de la réserve du sol simulée par bilan hydrique (10 % RU utilisée et 60 % RU utilisée).

A l'échelle intra-journalière (figure 6), il ressort que les variations horaires des flux restent globalement commandées par celles du rayonnement, mais que leurs amplitudes dépendent de l'état de dessèchement du sol. On peut ainsi noter une forte diminution entre les flux mesurés en conditions hydriques satisfaisantes (10 % RU utilisée) et les flux mesurés en période plus sèche (60 % RU utilisée) : la valeur maximale de la transpiration est en effet réduite de moitié. Cependant, par rapport à des fluctuations parfois importantes, observées sur des réponses horaires — en particulier pour des valeurs élevées d'humidité du sol — l'évolution journalière des transpirations mesurées au niveau des trois tiges (figure 7) montre une faible dispersion des valeurs entre les tiges (variations de 1 à 5 % du coefficient de variation). Pour le laps de temps horaire (figure 6), les réponses individuelles présentent une plus grande variabilité, ce qui exigerait un échantillonnage plus important pour aborder, à cette échelle, la notion de confort hydrique pour une touffe de canne.

En revanche, à l'échelle journalière, la bonne concordance des réponses observées dans notre cas de figure laisse penser que le petit échantillon étudié ne constitue pas un obstacle à l'approche de la transpiration du couvert.

• Validation de la méthode à l'échelle du couvert

Les mesures de transpiration (Tr) évaluées par bilan de chaleur ont été confrontées à l'ETR simulée par un bilan hydrique (ETRs). Dans ce cas précis, nous rappelons que l'ETRs est une bonne estimation de la transpiration, compte tenu de la contribution négligeable de l'évaporation du sol à ce

stade de développement du couvert. Pour un laps de temps journalier (figure 8), on obtient une bonne relation entre Tr et ETRs ($r^2 = 0,795$, significatif pour $p < 0,001$). Les divergences les plus importantes apparaissent en fin du cycle de mesures, lors

de l'installation progressive d'un stress hydrique : les transpirations mesurées (Tr) diminuent alors plus fortement que l'ETRs. Le cumul des valeurs journalières au niveau saisonnier donne des résultats très voisins (136,5 et 138,5 mm d'eau évaporés sur les

8 semaines d'étude), ce que l'on retrouve globalement à l'échelle hebdomadaire (tableau 3), sauf pour la dernière semaine. Le rapport moyen de Tr à l'ETP est de 0,54 sur les 52 journées de mesures.

Malgré la faiblesse de l'échantillon, on peut donc arriver, dans certaines conditions, à une bonne estimation de la transpiration du couvert à partir des mesures de flux de sève, au regard d'estimations plus classiques (ETRs). Les divergences constatées, particulièrement en conditions hydriques limitatives, peuvent être liées au sous-échantillonnage des tiges, mais aussi à « l'inertie » propre au calcul du bilan hydrique, tout particulièrement dans la traduction des réactions physiologiques des plantes en condition de stress.

Conclusion

Les résultats rapportés ici illustrent l'intérêt de la méthode du bilan de chaleur appliquée à la mesure des flux de sève chez une espèce arbustive (*G. sepium*) et une graminée pérenne (canne à sucre).

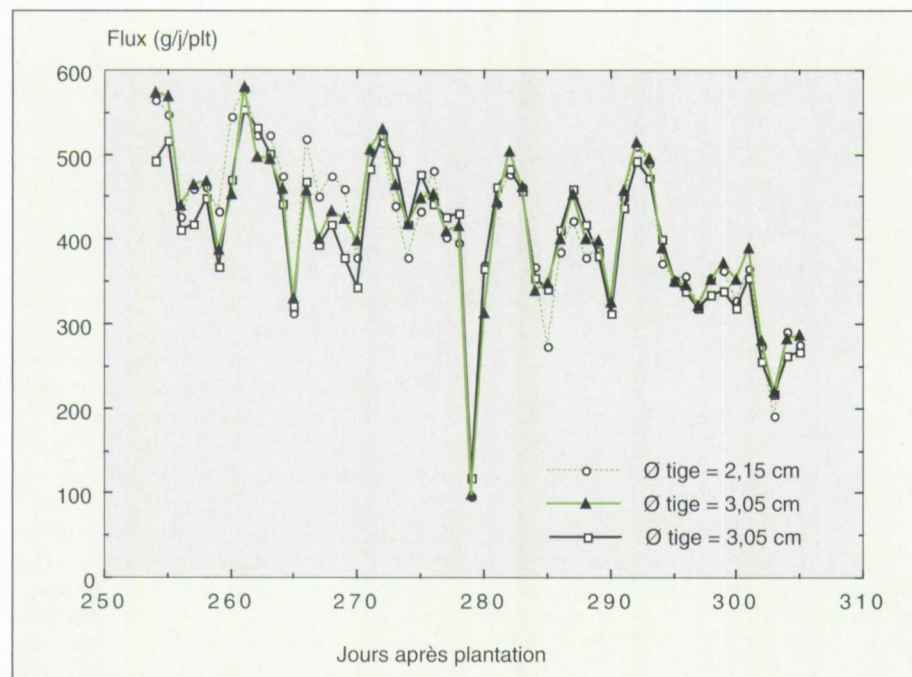


Figure 7. Comparaison des variations journalières des transpirations mesurées par bilan thermique chez trois tiges de canne à sucre.

Figure 7. Comparison of diurnal course of transpiration estimated by the heat-balance method on three sugarcane stems.

Tableau 3

Valeurs hebdomadaires de la transpiration de la canne à sucre évaluée par bilan thermique (Tr), de l'évapotranspiration réelle simulée (ETRs), et de l'évapotranspiration potentielle (ETP)

Périodes	Nbre de jours	Tr (mm)	ETRs (mm)	ETP (mm)	Pluie (mm)
14-02 au 17-02	4	12,6	12,0	20,0	0,0
18-02 au 24-02	7	21,5	19,7	32,4	22,1
25-02 au 3-03	7	18,6	18,0	29,9	4,8
4-03 au 10-03	7	20,5	22,0	35,9	5,0
11-03 au 17-03	7	17,1	16,1	32,2	20,6
18-03 au 24-03	7	17,3	18,2	36,6	17,8
24-03 au 31-03	7	17,4	18,0	36,0	4,0
1-04 au 6-04	6	11,6	14,6	29,3	15,3
Cumul	52	136,5	138,5	252,2	89,6

Weekly data of heat-balance sugarcane transpiration (Tr), simulated actual evapotranspiration (ETRs), and potential evapotranspiration (ETP)

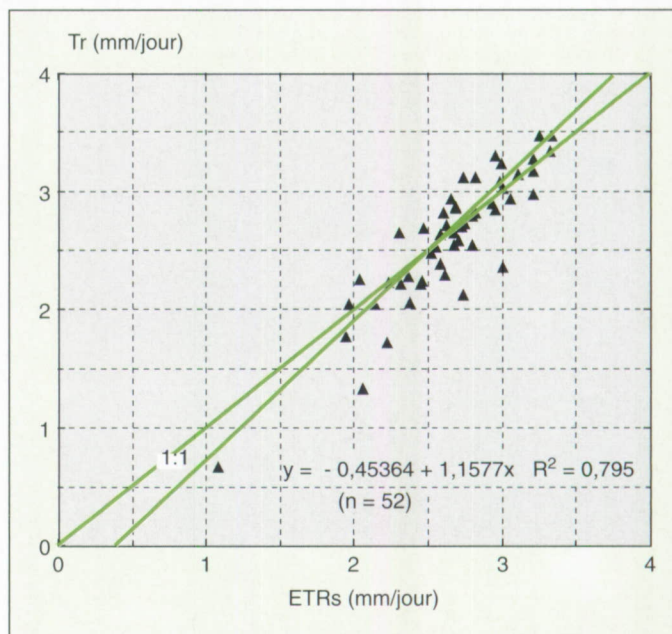


Figure 8. Relation obtenue entre la transpiration d'une culture de canne à sucre estimée par bilan thermique des tiges (Tr), et l'évapotranspiration réelle simulée par un bilan hydrique (ETRs).

Figure 8. Relation between the heat-balance transpiration method (Tr) vs. actual evapotranspiration as simulated by water balance (ETRs) of a sugarcane canopy.

Chez *G. sepium*, la nécessité de prendre en compte le terme stockage (Qs) lorsqu'on travaille sur des laps de temps courts (inférieurs à l'heure) a été démontrée, même lorsqu'il s'agit d'organes de petits diamètres.

Lorsqu'on effectue des mesures en continu sur des périodes longues, il devient nécessaire de tenir compte, d'une part, des réactions des plantes à l'appareil (nécroses, apparition de racines, phénomènes d'étranglement, réaction des tissus à l'augmentation de température...) et, d'autre part, de la modification des caractéristiques des matériaux, notamment pour le calcul du Ksh. Avec les progrès concernant la miniaturisation et la performance des matériaux constituant les capteurs, on peut envisager une utilisation accrue de cette technique aussi bien dans le domaine de la gestion de l'irrigation que dans celui de l'étude de la physiologie et de l'amélioration des plantes. A l'encontre de nombreuses méthodes, la technique du bilan de chaleur permet une lecture précise et non destructive du flux de transpiration de plantes *in situ*.

Pour ce qui est de la spatialisation des mesures, nous avons montré qu'à partir d'un échantillon restreint de tiges de canne à sucre, il était possible d'estimer correctement la transpiration du peuplement, et ce, pour différentes durées (horaire, hebdomadaire et mensuelle). Une des applications immédiates de cette technique serait l'amélioration du calcul de l'ETR dans les modèles de simulation du bilan hydrique à partir de la distinction des termes Tr et Es.

De même, dans le cas des couverts irréguliers, le couplage de cette technique avec la méthode du bilan d'énergie ouvre des perspectives intéressantes, en permettant le calcul indirect de la conductance stomatique à des laps de temps fins (inférieurs à l'heure), par inversion de la formule de Penman [21].

Ainsi, à côté des différentes méthodes classiquement utilisées pour le contrôle de l'état hydrique des plantes cultivées, la technique du bilan de chaleur s'avère, lorsqu'elle est bien maîtrisée, d'un intérêt majeur, en raison de sa grande plasticité d'utilisation à différentes échelles de temps et d'espace. Bien qu'elle ait été essentiellement mise en œuvre sur des organes de fai-

ble diamètre, son extension à de plus gros diamètres (15 à 20 cm) est envisageable, à condition de bien appréhender la variabilité latérale des flux en insérant, par exemple, plusieurs thermocouples dans les quatre axes, et sous réserve de disposer d'une puissance électrique suffisante. Les espèces à écorce desquamée et/ou isolante (par exemple le chêne liège) sont pour l'instant exclues.

Enfin, le point faible de la méthode reste de ne pouvoir être adaptée aux stades jeunes d'espèces dont les tiges ne sont pas encore apparentes. C'est le cas de la canne à sucre, où il faut attendre la cannaison pour appareiller les tiges, alors que la phase critique vis-à-vis des besoins en eau (tallage) est terminée ■

Remerciements

Nous tenons à remercier N. van Oort pour sa contribution.

Références

1. Penman HL. Natural evaporation from open water, bare soil, and grass. *Proc Roy Soc London* 1948 ; 193 : 120-46.
2. Perrier A. Étude physique de l'évapotranspiration dans les conditions naturelles. III — Évapotranspiration réelle et potentielle de couverts végétaux. *Ann Agron* 1975 ; 26 : 229-43.
3. Brutsaert WH. Evaporation into the atmosphere. Theory, history, and applications. Dordrecht : Holland, Boston : USA, London : England ; D. Reidel Publishing Company 1982 : 299.
4. Monteith JL, Unsworth MH. Principles of environmental physics. London/New York/Melbourne/Auckland : Edward Arnold Ed. A division of Hodder & Stoughton 1990 : 291 p.
5. Monteith JL. Evaporation from land surfaces : progress in analysis and prediction since 1948. In : *Advances in evapotranspiration. Proc Natl Conf on advances in evapotranspiration*. Chicago, 16-17 déc. 1985. St Joseph : ASAE, MI, 1985 : 250-8.
6. Pieri P, Fuchs M. Comparison of Bowen ratio and aerodynamic estimates of evapotranspiration. *Agric and For Meteorol* 1990 ; 49 : 243-56.
7. Granier A. Une nouvelle méthode pour la mesure du flux de sève brute dans le tronc des arbres. *Ann Sci For* 1985 ; 42 : 193-200.

8. Ritchie JT, Johnson BS. Soils and plant factors affecting evaporation. In : Steward BA, Nielsen DR, eds. *Irrigation of agricultural crop. Agronomy* 1990 ; 30 : 363-90.

9. Sakuratani T. A heat balance method for measuring water flow in the stem of intact plant. *J Agr Met* 1981 ; 37 : 9-17.

10. Baker JM, van Bavel CHM. Measurement of mass flow in the stem of herbaceous plant. *Plant Cell and Environment* 1987 ; 10 : 777-82.

11. Valancogne C, Granier A. Intérêt des méthodes thermiques de mesure du flux de sève pour l'étude du bilan hydrique des savanes. Niamey Symposium, 18-22 février 1991. *Soil water balance in the Soudano-Sahelian Zone*. AHS Publication 1991 : 3-14.

12. Van Bavel CHM. Radial and vertical heat conduction in stem and trunk flow gauges. *Hort Science* 1991 ; 26 : 73.

13. Van Bavel MG, van Bavel CHM. *Dynagage™ Installation and Operation Manual — Dynamax Inc.* 1990 : 80 p.

14. Cabibel B, Do F. Mesures thermiques des flux de sève dans les troncs et les racines et fonctionnement hydrique des arbres. I. Analyse théorique des erreurs sur la mesure des flux et validation des mesures en présence de gradients thermiques extérieurs. *Agronomie* 1991 ; 11 : 669-78.

15. Shih SF, Gascho GJ. Relationships among stalk length, leaf area, and dry biomass of sugarcane. *Agron J* 1980 ; 72 : 309-13.

16. Ritchie JT, Jordan WR. Dryland evaporative flux in a sub-humid climate : IV. Relation to plant water status. *Agron J* 1972 ; 64 : 173-6.

17. Bussièrre F. Étude comparée des évaporations de deux sols de Guadeloupe. Rapport de stage de DAA. ENSA Montpellier, 1985 : 19 p.

18. Combres JC. *Besoins en eau et pilotage de l'irrigation de la canne à sucre en Grande-Terre*. Convention régionale 1987-1988. Rapport d'exécution IRFA/CIRAD, 1989 : 75 p.

19. Robin P, Combres JC, Kamieniarz C. Un logiciel d'aide à la décision pour conduire l'irrigation de multiples parcelles de canne à sucre. *Bull Agron Antilles-Guyane* 1989 ; 9 : 34-45.

20. Ozier-Lafontaine H. Disponibilité de l'eau dans un système « sol argileux gonflant — canne à sucre — atmosphère » : application à la recherche d'indicateurs de l'état hydrique. Thèse de l'Institut national agronomique Paris-Grignon, 1992 : 140 p.

21. Carlson TN. Modelling stomatal resistance : an overview of the 1989 workshop at the Pennsylvania State University. *Agric For Meteorol* 1991 ; 54 : 103-6.

22. Améglio T. Relations hydriques chez le jeune noyer de l'échelle de la journée à celle de l'année, en liaison avec quelques aspects de la physiologie de l'arbre. Thèse de l'Université de Clermont II, 1991 : 99 p.

23. Ham JM, Heilman JL. Dynamics of heat balance stem flow gauge during high flow. *Agron J* 1990 ; 82 : 147-52.

Résumé

Une étude de la mesure des flux de sève par la méthode du bilan thermique, effectuée en Guadeloupe, est présentée pour une légumineuse arbustive (*Gliricidia sepium*) et une graminée pérenne (*Saccharum officinarum*) en zone tropicale.

Sur *Gliricidia* en pot, différents tests sont réalisés pour mesurer la fiabilité de la méthode en comparaison avec des mesures de transpiration par pesée. L'importance du terme de stockage (Qs) et celle du coefficient de conductivité du manchon (Ksh) y sont discutées ; les négliger peut introduire une distorsion de l'ordre de 20 % dans l'estimation de la transpiration, notamment en début et en fin de journée. Par ailleurs, la valeur du Ksh est soumise, au cours du temps, à une dérive relative au type d'isolant utilisé pouvant affecter la précision de la mesure ; elle doit par conséquent être périodiquement réestimée. Enfin, nous préconisons une série de précautions à observer en routine lors de la mise en œuvre des mesures, pour minimiser les erreurs.

Le problème du passage de la transpiration de la plante à celle du couvert est ensuite abordé pour une culture de canne à sucre en plein champ. A partir de trois tiges échantillonnées, représentatives des différents diamètres mesurés sur la parcelle, nous montrons que la variabilité des réponses inter-tiges reste faible, en particulier à l'échelle journalière.

La valeur moyenne des flux mesurés sur ces trois tiges, extrapolée à l'échelle du peuplement, est ensuite comparée à un bilan hydrique simulé, basé sur les données d'un bilan hydrique réel. Cette comparaison montre l'intérêt de la méthode appliquée à l'évaluation de la transpiration d'un peuplement, au regard de la précision des estimations obtenues pour des mesures journalières, hebdomadaires et mensuelles.

LE LAIT CONTIENT UNE SUBSTANCE QUI INHIBE LA SÉCRÉTION LACTÉE

Bien que la tétée soit un phénomène discontinu dont la fréquence varie selon les espèces, il est bien connu que la synthèse du lait se fait en continu. La glande mammaire doit en effet produire une telle quantité de protéines, de lactose et de lipides qu'elle ne peut que fonctionner à temps plein pour satisfaire à la demande. Entre les tétées, le lait est stocké dans les alvéoles et les canaux mammaires chez toutes les espèces et en plus dans une citerne chez les ruminants. La glande mammaire doit tout de même s'adapter aux sollicitations du jeune ou de la machine à traire. Une machine aussi puissante que la glande mammaire n'a que relativement peu de possibilité de modifier brutalement son activité, à tel point qu'on a pendant longtemps ignoré l'existence de mécanisme de rétroaction sur la sécrétion du lait. Une étude menée depuis plusieurs années par un groupe britannique a montré que le lait contient une substance qui réduit la sécrétion lactée [1]. Il est bien connu que la machine à traire est moins efficace que le jeune mammifère pour obtenir le lait que synthétise la glande mammaire. Ce phénomène s'explique en partie par la fréquence des traites qui est bien moindre que celles des tétées. Il est également bien établi qu'une vache traite trois fois par jour donne significativement plus de lait que celle qui ne l'est que deux fois. Cette rétroaction apparente ne peut s'expliquer par un simple effet hormonal car il est fréquent de voir chez un même animal (une truie par exemple) une glande mammaire atrophiée parce que non sollicitée par les nouveau-nés. Un arrêt de synthèse de lait advient rapidement dans une glande mammaire lorsque le téton est expérimentalement fermé par une ligature, alors que ses voisines soumises aux mêmes stimulations hormonales continuent à fonctionner normalement. La rétroaction ne vient pas non plus d'un simple phénomène mécanique d'engorgement puisque le remplace-

ment du lait par un liquide neutre n'induit pas un ralentissement de la synthèse du lait. Le lactosérum contient une protéine qui ralentit la synthèse du lait lorsqu'elle est ajoutée à des explants de glande mammaire en culture ou lorsqu'elle est introduite dans la glande mammaire par le téton. L'effet de cette protéine est rapide, réversible et dépendante de la concentration utilisée. Le mécanisme d'action de cette protéine n'est pas connu mais il semble freiner la multiplication des cellules épithéliales mammaires, induire une dégradation intra-cellulaire des protéines du lait et réduire la sensibilité de la cellule mammaire vis-à-vis des hormones lactogènes en abaissant le nombre de leurs récepteurs. Cette observation suggère de repenser la manière dont la traite est pratiquée. Une augmentation de la fréquence des traites paraît en tout point bénéfique. Elle permettrait certainement d'augmenter la productivité des animaux (et donc d'abaisser le prix du lait), elle s'accompagnerait probablement d'une meilleure persistance de la sécrétion lactée, elle pourrait réduire la fréquence des mammites (souvent dues à l'engorgement de la glande) et augmenter le bien-être des animaux. La pratique des trois traites par jour bien que bénéfique ne s'est pas imposée jusqu'à maintenant dans la mesure où le coût de la manutention supplémentaire qu'elle implique n'était pas compensé par le bénéfice de l'augmentation de la production laitière. Ce sont peut-être les robots actuellement à l'étude et capables de traire les vaches automatiquement et aussi fréquemment qu'on le désire qui permettront à la fois d'augmenter la production des animaux et de se rapprocher des conditions physiologiques de l'allaitement.

Louis-Marie Houdebine

[1. Wilde CJ, Addey CVP, Knight CH, Peaker M. Autocrine control in milk production and mammary development. *Proceedings New-Zealand, Soc Anim Prod* 1991 ; 51 : 203-9.]