ECOLE DOCTORALE DES SCIENCES DE LA VIE ET DE LA SANTE

Dossier de demande N°

d'Habilitation à Diriger des Recherches

En Ecophysiologie Végétale

Présenté le 14 juin 2013
par

Frédéric C. DO

Sur le thème des

Réponses écophysiologiques *in situ* des plantes aux fortes contraintes hydriques : Applicabilité, intérêt et limites de l'approche hydraulique plante-entière

Devant la commission d'examen :
MM.
T. Améglio, Rapporteur
J.L. Regnard, Rapporteur
T. Simonneau, Rapporteur
A. Granier, Examinateur
J.L. Julien, Examinateur

Institut de Recherche pour le Développement (IRD)
Unité Mixte de Recherche IRD-INRA-CIRAD-SupAgroM
« Ecologie fonctionnelle et géochimie des sols et des agro-écosystèmes »
(Eco&Sols)

Sommaire

I. CURRICULUM VITAE 1
ETAT CIVIL
DIPLOMES ET TITRES UNIVERSITAIRES
CARRIERE
II. Titres, travaux et liste des publications 3
MEMOIRES DES DIPLOMES 3
MEMOIRES ENCADRES OU CO-ENCADRES
ACTIONS ACADEMIQUES 4
PARTICIPATIONS A DES CONTRATS DE RECHERCHE 5
LISTE DES PUBLICATIONS 7
III. Présentation synthétique des travaux de recherche et des activités de co-encadrement.
RESUME
INTRODUCTION : 15
METHODE DE MESURE DES FLUX DE SEVE PAR DISSIPATION THERMIQUE : 19
REPONSES DU MIL A UN DEFICIT HYDRIQUE DE FIN DE CYCLE : 25
ADAPTATIONS D'*ACACIA RADDIANA* AUX FORTES VARIATIONS INTERANNUELLES DE CONTRAINTE HYDRIQUE : 29
PLANTATION D'HEVEA MATURES EN ZONE TROPICALE SECHE SOUS-OPTIMALE: 34
CONCLUSION 41
PERSPECTIVES 43
PERSPECTIVES A COURT TERME 48
PROJET "CROISSANCE ET HYDRAULIQUE CHEZ L'HEVEA" 49
REFERENCES 54

I. Curriculum Vitae

Etat civil

Nom :	Do
Prénom :	Frédéric Claude
Date et lieu de naissance :	9 juin 1963 à Antananarivo (Madagascar)
Nationalité :	Française
Situation familiale :	Marié, 2 enfants.
Domicile :	128 rue Font del Mazet, 34830 Clapiers ☎ : 06 82 51 79 65
Adresse professionnelle	UMR Eco&Sols Campus SupAgro-INRA Bat 12, 2 place Viala 34030 Montpellier Cedex 5 ☎ : 04 99 61 30 93 🖹 : 04 99 61 21 19 E-Mail : frederic.do@ird.fr

Diplômes et titres universitaires

1994 Doctorat en Sciences Naturelles spécialité « Biologie et Physiologie Végétales » de l'Université Paris 7

1987 DEA de Sciences Agronomiques option Sciences du sol – ENSAM / Université Montpellier 2

1986 Diplôme d'Ingénieur des Travaux Agricoles, option agronomie générale, ENITA de Bordeaux.

1981 Baccalauréat série C, Lycée Paul Valéry, Sète

Carrière

1987-1988. Avignon. Stagiaire de fin d'études à la station INRA de Science du sol sur «Disponibilité en eau du sol et flux de sève chez le pommier sous irrigation localisée » (encadrement B. Cabibel.& L. Bruckler).

1988-1989. **Niamey** (Niger). Volontaire du Service National (IRD) sur le projet de coopération « Irrigation de sécurité du Mil » (Université de Niamey-CEA-IRD) à l'Institut des Radio-Isotopes de l'Université de Niamey (responsable IRD : M. Sicot, M Eldin ; CEA : P. Marini).

1989-1993. **Niamey** (Niger). Assistant technique contractuel du Ministère des Affaires Etrangères : en poste à l'Institut des Radio-Isotopes de l'Université de Niamey. Chargé des expérimentations agronomiques sur les programmes Jojoba, Niébé et Mil. (Direction : P. Marini, collaborateurs S. D. Ousmane (IRI), M. Sicot (IRD),T. Winkel (IRD) et volontaires CEA (L. Cournac et al..). Projet européen sur la résistance à la sécheresse du Mil (1989-1992) coordination Pr. J.B. Viera da Silva (Paris 7) et Pr. Ph. Louguet (Paris 12).

1993-1994. **Montpellier**. Doctorant au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive du CNRS à Montpellier : rédaction de thèse (accueil A. Berger), soutenance, et concours de chargé de recherche à l'IRD.

1995-1996. **Dakar** (Sénégal). Chargé de recherche IRD au Laboratoire d'Ecologie Végétale de Dakar Hann (Direction M. Grouzis). Projet européen « Réhabilitation des terres dégradées » UR Zones Arides. Programme « Acacia » de recherches sur « l'Ecophysiologie hydrique d'*Acacia* raddiana » en coopération avec le Département de Biologie Végétale de l'Université de Dakar.

1997-2000. Dakar (Sénégal). Responsable du Laboratoire d'Ecologie Végétale. Projet européen « Minimizing competition in dryland agroforestry ». Trois doctorants en co-encadrement avec le Département de Biologie Végétale de l'Université de Dakar

2001-2004. **Montpellier**. Affectation à la base arrière de la nouvelle unité de recherche IRD « Climat et Fonctionnement des Agro-écosystèmes » (direction JP. Lhomme) au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive du CNRS. Synthèse du programme "Acacia", sur les estimations de transpiration par une mesure des flux de sève et l'influence des variations interannuelles de contrainte hydrique.

2005-2006. **Bangkok** (Thaïlande). Accueilli au Land Development Department. Programmes de coopération sur i) « Contrainte hydrique et nécrose de l'écorce de l'hévéa » soutenu par l'Institut Français du Caoutchouc (IFC) et les sociétés Michelin et Socfinco. ii). « Soil and water use improvements in Northeast Thailand », Franco-Thai (MAE)

2007-.2009. **Khon Kaen** (Thaïlande). Accueilli à Khon Kaen University (KKU). Programme « Contraintes et relations hydriques de l'Hévéa »
- activités de recherche et d'encadrement (deux doctorants Thaïs).
- montage et coordination du programme Franco-Thai (MAE) « Rubber tree water relations ».

2010-2012. **Montpellier**. Affectation à l'UMR « Ecologie fonctionnelle et géochimie des sols et des agroécosystèmes » (IRD-INRA-CIRAD-SupAgro).
- activité de recherche et d'encadrement de doctorants du programme Hévéa
- capitalisation des résultats sous forme de publications internationales.
- préparation du dossier d'HDR.

II. Titres, travaux et liste des publications

Mémoires des diplômes

MD3. Do F., 1994. Réponses écophysiologiques de cultivars de mil (*Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.) à une sécheresse de fin de cycle en zone sahélienne : Conséquences sur la stabilité du rendement. Thèse de Doctorat de l'Université Paris VII, 282 p.

MD2. Do F., 1987. Caractérisation spatiale de l'extraction racinaire par la mesure des flux de sève brute en conditions initiales d'humectation homogène du sol. Mémoire de DEA ENSAM - USTL Montpellier - INRA Montfavet. 41p.

MD1. Do F., 1986. Estimation des flux racinaires et du comportement hydrique de pommiers sous irrigation localisée en sol fissuré. Mémoire de fin d'études ENITA Bordeaux - INRA Montfavet. 50p.

Mémoires encadrés ou co-encadrés

Thèses de Doctorat d'Université

ED.5. **Junjittakarn** Junya 2011. Micro-change of trunk girth in mature *Hevea brasiliensis* under soil and atmospheric droughts: indicator of tree water stress**.** Khon Kaen University PhD thesis. Faculty of Agriculture, Khon Kaen, Thailand, 131 p. Encadrant principal en co-encadrement avec Pr. V. Limpinuntana et Hervé Cochard.

ED.4. **Isarangkool Na Ayutthaya** Supat 2010. Change of whole tree transpiration of mature *Hevea brasiliensis* under soil and atmospheric droughts: analyze in intermittent and seasonal droughts under the framework of the hydraulic limitation hypothesis. PhD twin thesis between Khon Kaen University (Thailand) – Blaise Pascal University, Clermont-Ferrand, France, 142 p. Encadrant principal en co-encadrement avec le Pr. Krirk Pannengpetch (KKU) et Hervé Cochard (INRA).

ED.3. **Diouf** Mayécor 2003. Caractéristiques fondamentales de la feuillaison d'une espèce ligneuse sahélienne : *Acacia tortilis* (Forsk) Hayne. Variations selon les microsites topographiques au Ferlo (Nord-Sénégal). Thèse de Doctorat de troisième cycle de Biologie Végétale option Ecologie Végétale, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cheikh Anta Diop, DAKAR, 103 p. Co-encadrement avec le Pr. Elie Akpo.

ED.2. **Goudiaby** V.C.A. 2003. Impact d'un déficit pluviométrique sur la feuillaison d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne *subsp. raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* dans le Nord-Ferlo au Sénégal. Thèse de Doctorat de troisième cycle de Biologie Végétale option Ecologie Végétale, Université Cheikh Anta Diop de DAKAR, 82 p. (encadrant principal)

ED.1. **Diagne** A.L., 2000. Impact d'un déficit pluviométrique sur le fonctionnement hydrique foliaire de *Acacia tortilis* en zone semi-aride (Ferlo-Nord, Sénégal). Thèse de Doctorat de troisième cycle en Science de l'Environnement. Institut des Sciences de l'Environnement, Université Cheikh Anta Diop de DAKAR, 110 p. (encadrant principal)

Master- DEA

EM4. Logbo Jhonn. 2001. Caractéristiques du système racinaire de jeunes plants *d'Acacia tortilis* et de *Balanites aegyptiaca* en conditions naturelles au Ferlo (Nord Sénégal). Mémoire de Diplôme d'Etude Approfondie de Biologie Végétale, Faculté des Sciences et Techniques, Université Cheikh Anta Diop, DAKAR, 47 p. Co-encadrement avec le Pr. E. Akpo

EM3. Diouf M., 2000 – Dynamique des écosystèmes sahéliens : Effets des microsites topographiques sur la diversité de la végétation ligneuse au Ferlo (Nord-Sénégal). Mémoire de DEA en Biologie Végétale de l'Université Cheikh Anta Diop de DAKAR, 44p. Co-encadrement avec Pr. E. Akpo

EM2. Goudiaby V.C.A., 1998. Phénologie d'*Acacia tortilis* (Forsk.) Hayne *ssp. raddiana* (Savi) Brenan dans le Nord-Ferlo au Sénégal. Mémoire de DEA en Biologie Végétale de l'Université Cheikh Anta Diop de DAKAR, 59 p. Encadrant principal.

EM1. Diagne A.L., 1997. Applicabilité de la mesure des flux de sève brute (méthode de Granier) à l'estimation de la consommation en eau de l'*Acacia tortilis* dans le Ferlo-Nord. Mémoire de DEA en Sciences de l'Environnement. Institut des Sciences de l'Environnement, Université Cheikh Anta Diop de DAKAR, 42 p. Encadrant principal.

Actions académiques

Jury de thèse **:**

- Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 2010 (S. Isarangkool na Ayyuthaya)
- Université Kasetsart, Thaïlande, 2008 (B. Kositsup)
- Université Cheikh Anta Diop, Sénégal, 2003 (VCA. Goudiaby)
- Université Cheikh Anta Diop, Sénégal, 2000 (A.L. Diagne)

Jury de Master :

- Master 2 en Ecologie et Biodiversité de l'Université Montpellier II, parcours Biodiversité Végétale Tropicale, 2012 (Beranger Awessou), rapporteur
- Master 2 en Sciences et Technologies de l'Université Montpellier II, parcours Fonctionnement des écosystèmes naturels et cultivés, 2010 (Sidonie ARTRU), rapporteur.
- Master 2 en Ingénierie de l'eau et de l'environnement, Université Montpellier II, 2010 (Magali Servière), rapporteur
- DEA de Science de l'Environnement de l'Université Cheick Anta Diop, 1997 (A.L. Diagne)
- DEA de Biologie Végétale de l'Université Cheick Anta Diop, 2000 (Mayécor Diouf)
- DEA de Biologie Végétale de l'Université Cheick Anta Diop, 1998 (VCA. Goudiaby)

Comités de thèse

- Jessada Sopharat (Thaïlande) : Doctorat SupAgro Montpellier en Biologie Intégrative des Plantes (2010-2013), titre provisoire « Modélisation du bilan hydrique d'une plantation d'Hévéa : application à l'analyse de l'effet des stress hydriques » (Directeur : Ph. Thaler)
- Bil Issoufou (Niger) : Doctorat en co-tutelle Université de Niamey - Université Montpellier II (2010-2013), titre provisoire « Stratégie d'adaptation au stress hydrique de *Guiera senegalensis* et impact de la coupe annuelle » (Directeur : J. Seghieri).

Actions institutionnelles

- Membre élu à la Commission Scientifique Sectorielle n°3 de l'IRD « Sciences des systèmes écologiques » : évaluation des activités scientifiques, recrutements, accueils,…

Relecture scientifique

- Tree Physiology, Functional Plant Biology, Annals of Forest Science, Forest Ecology and Management, Environmental and Experimental Botany, Journal of Forest Research.

Participations à des contrats de recherche

Programmes européens

- Minimizing Competition in dryland agroforestry (1999-2002). Contrat INCO-DC : ERBIC18CT980322, coordinateur D. Deans (CEH Edimburgh).
- Réhabilitation des terres dégradées au nord et au sud du Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement de formations pluri-strates » (1994-1997). Contrat CEE : TS3*CT92-0047, coordinateur M. Grouzis (IRD).
- Resistance et adaptation des plantes à la sécheresse (1989-1992) : Contrat CEE TS2A-0101-M(CD), coordinateur Pr. J.B. Viera da Silva (Paris 7)

Programmes de coopération internationale :

- Franco-Thai Programme Hubert Curien 2009-2010 : 'Rubber tree water relations'. Partenaire français : IRD, CIRAD (F. Gay), INRA-UBP (H. Cochard) ; Partenaire Thai : Kasetsart University, Khon Kaen University and Prince of Songkla University. Coordinateur français Frédéric Do (IRD).
- Franco-Thai (MAE) 2005-2008: Improving soil and water management in the undulating ecosystem of Northeast Thailand. Partenaires Français: IRD, INRA, Paris XI, SupAgro Montpellier ; partenaires Thais : Khon kaen University, .Mahasarakham University, Ubon Rajathanee University. Coordinateur français Roland Poss (IRD).
- Thailand Cooperation Agency (TICA) 2004-2007: Improving the management of salt-affected soils in rainfed areas in Northeast Thailand. Partenaires français : IRD, Paris XI ; Partenaire thai: Land Development Department. Coordinateur (C. Hammecker, IRD)

Programmes Nationaux :

- SAFSE : Recherche de compromis entre production et services écosystémiques fournis par les systèmes agroforestiers (2013-2016). Action Thématique CIRAD-IRD, coordinateurs J-M Harmand CIRAD-UMR Eco&Sols et J. Seghieri IRD-UMR Hydro Sciences Montpellier.
- Rôle de l'enracinement de l'hévéa sur son alimentation en eau et incidence sur la production (2008-2011). Convention de recherche IRD/CIRAD/ IFC/ Michelin/ Sociétés de plantation (SIPH, SOCFINCO). Coordinateur H. Robain (IRD).
- Etude et contrôle de la nécrose de l'écorce de l'hévéa (2005-2007). Convention de recherche IRD / Institut Français du Caoutchouc (IFC) / Michelin / Sociétés de plantation (SIPH, SOCFINCO). Coordinateur D. Nandris (IRD)

Liste des publications

Revues indexées dans le "Web of Knowledge"

(Sont précisés entre parenthèses : l' « impact factor » (IF) 2011 par rapport à l'IF moyen de la discipline et le classement relatif au nombre de revues dans la discipline. Les co-auteurs soulignés sont les doctorants ou volontaires internationaux encadrés)

A.15. Clermont-Dauphin C., N. Suvannang, C. Hammecker, V. Cheylan, P. Pongwichian, **F. C. Do**. 2013. Unexpected absence of control of rubber tree growth by soil water shortage in dry subhumid climate. ***Agronomy and Sustainable Development.*** DOI: 10.1007/s13593-012-0129-2. (**IF 3.33**/1.00, Agronomy 4/79)

A.14. Junjittakarn J., V. Limpinuntana, K. Pannengpetch, S. Isarangkool Na Ayutthaya, A. Rocheteau, H. Cochard and **F.C. Do**. 2012. Short term effects of latex tapping on micro-changes of trunk girth in *Hevea brasiliensis*. ***Australian Journal of Crop Science*** 6(1): 65-72. (**IF 1.63**/1.00, Agronomy 22/79)

A.13. Boithias L., **F.C. Do**, S. Isarangkool Na Ayutthaya, J. Junjittakarn, S. Siltecho and C. Hammecker, 2012. Transpiration, growth and latex production of a *Hevea brasiliensis* stand facing drought: the use of WaNuLCAS model as an exploratory tool. ***Experimental Agriculture*** 48: 49-63. (**IF 1.06**/ 1.00, Agronomy 38/79)

A.12. Junjittakarn J., V. Limpinuntana, **F.C. Do**, K. Pannengpetch, S. Isarangkool Na Ayutthaya, A. Rocheteau and H. Cochard. 2011. Vapour pressure deficit affects diurnal girth fluctuation of rubber trees (*Hevea brasiliensis*) in Northeast Thailand. ***Australian Journal of Crop Science*** 5(12):1622-1630. (**IF 1.63** / 1.00, Agronomy 22/79)

A.11 Isarangkool Na Ayutthaya S., **F.C. Do**, K. Pannengpetch, J. Junjittakarn, J-L Maeght, A. Rocheteau and H Cochard, 2011. Water loss regulation in mature *Hevea brasiliensis*: effects of intermittent drought in the rainy season and hydraulic regulation. ***Tree Physiology*** *31*: 751-762. (**IF 2.88** / 0.87, Forestry 2/59)

A.10 **Do F.C**., S. Isarangkool Na Ayutthaya and A. Rocheteau, 2011. Transient thermal dissipation method of xylem sap flow measurement: implementation with a single probe. ***Tree Physiology*** 31: 369-380. (**IF 2.88** / 0.87, Forestry 2/59)

A.09 **Do F.C.**, A. Pierret, P. Couteron, G. Lesturgez, L. Boithias, S. Isarangkool, J. Junjittakarn, S. Gonkhamdee, JL. Maeght, C. Hartmann and D. Nandris, 2011. Spatial distribution of *Hevea brasiliensis* trunk phloem necrosis within a plot: aggregation but no evidence of constraint on cumulated growth. ***Forest Pathology*** 41: 90-100. (**IF 1.74**/0.87, Forestry 11/59)

A. 08 Isarangkool Na Ayutthaya S., **F.C. Do**, K. Pannengpetch, J. Junjittakarn, J-L Maeght, A. Rocheteau and H Cochard, 2010. Transient thermal dissipation method of xylem sap flow measurement : multi-species calibration and field evaluation. ***Tree Physiology*** 30, 139-148. (**IF 2.88** / 0.87, Forestry 2/59)

A. 07 **Do F.C.,** Rocheteau, A., Diagne, A.L, Goudiaby, V.A., Granier, A., Lhomme, J.P., 2008. Stable annual pattern of water use by *Acacia tortilis* in Sahelian Africa. ***Tree Physiology*** 28, 95-104. (**IF 2.88** / 0.87, Forestry 2/59)

A.06 **Do F.C**., V.A. Goudiaby, O. Gimenez, A.L. Diagne, M. Diouf, A. Rocheteau and L.E. Akpo. 2005. Environnemental influence on canopy phenology in the dry tropics. ***Forest Ecology and Management***. 215:319-328. (**IF 2.49**/0.87, Forestry 4/59)

A.05 **Do F.** and A. Rocheteau, 2002b. Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 2. Advantages and calibration of a non continuous heating system. ***Tree Physiology*** 22, 649-654. (**IF 2.88** / 0.87, Forestry 2/59)

A.04. **Do F.** and A. Rocheteau, 2002a. Influence of natural temperature gradients on measurements of xylem sap flow with thermal dissipation probes. 1. Fields observations and possible remedies. ***Tree Physiology*** 22, 641-648. (**IF 2.88** / 0.87, Forestry 2/59)

A.03. **Do F.**, Winkel T., Cournac l., Louguet P., 1996. Impact of late-season drought on water relations in a sparse canopy of millet *(Pennisetum glaucum* (L.) R. Br.). ***Fields Crops Research*** , 48 : 103-113. (**IF 2.474**/1.00, Agronomy 10/79)

A.02. Cabibel B. et **Do F.**, 1991b. Mesures thermiques des flux de sève et comportement hydrique des arbres. II. Evolution dans le temps des flux de sève et comportement hydrique des arbres en présence ou non d'une irrigation localisée. ***Agronomie***, 11 : 757-766. (Agron Sustain Dev **IF 3.33**/1.00, Agronomy 4/79)

A.01. Cabibel B. et **Do F.**, 1991a. 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***, 11, 669-678. (Agron Sustain Dev **IF 3.33**/1.00, Agronomy 4/79)

Revues à comité de lecture non indexées dans le WOK

B.12. Diouf M., J. Logbo, **F. Do**, L.E. Akpo, 2012. Variations topographiques de la fructification d'une espèce ligneuse fourragère, *Acacia tortilis* (Forst.) au Ferlo, Nord-Sénégal. International Journal of Biological and Chemical Sciences, 6 (6): 4094-5007.

B.11. Junjittakarn J., V. Limpinuntana, **F.C. Do**, K. Pannengpetch, S. Isarangkool Na Ayutthaya and H. Cochard. 2011. Effect of trunk locations on micro-change of trunk girth in mature rubber trees (*Hevea brasiliensis*). Asian Journal of Plant Sciences 10(2): 140-146.

B.10. Gonkhamdee S., Maeght J.L., **Do F.** and Pierret A. (2010). Growth dynamics of fine *Hevea brasiliensis* roots along a 4.5-m soil profile. *Khon Kaen Agriculture Journal*, 37: 265-276.

B.9. Logbo J., Diouf M., **Do F.**, Akpo L.E., 2006 Caractéristiques Fondamentales du système racinaire de jeunes plants d'*Acacia tortilis* (Forsk Hayne) en conditions naturelles au Ferlo (Nord-Sénégal) *Journal des Sciences et Technologies*, Vol. 4 N°2, pp.1–17.

B.8. Logbo J., Diouf M., **Do F.**, Akpo L.E., 2006 - Architecture racinaire de jeunes plants d'espèces ligneuses sahéliennes au Ferlo (Nord-Sénégal) : *Acacia tortilis* (Forsk) et *Balanites aegyptiaca* (L) Del. *Journal des Sciences et Technologies*, Vol. **6**, N° 2 pp 85-97.

B.7. Diouf M., **F. Do**, L.E. Akpo, V. Goudiaby, A. Rocheteau, 2004. Variations spatiales de la structure spécifique d'un peuplement ligneux en milieu sahélien (Ferlo, Nord – Sénégal). Annales des Botanistes de l'Afrique de l'Ouest (*ABAO), vol. 3: 75-86*.

B.6. Logbo J., Diouf M., **Do F.**, Akpo L.E., 2003. Stratégies d'occupation du sol de jeunes plants d'*Acacia tortilis* (Forsk) et de *Balanites aegyptiaca* (L) Del;, au Ferlo (Nord-Senegal). Annale des Sciences de l'Université de Ouagadougou, série C : 129-147.

B.5. Diouf M., L.E. Akpo, A. Rocheteau, **F. Do**, V. Goudiaby, A.L. Diagne, 2002. Dynamique du peuplement ligneux d'une végétation sahélienne au Nord-Sénégal (Afrique de l'Ouest). Journal des Sciences, IFAN-UCAD, Vol. 2, 1 : 1-9.

B.4 Winkel T. & **Do F.**, 1992. Caractères morphologiques et physiologiques de résistance du mil (*Pennisetum glaucum* L. Br.) à la sécheresse. *Agronomie Tropicale,* 46, 4 : 339-351.

B.3. Santucci P., Thierry J.M., Daouda O. S., **Do F.** & Marini P., 1992. Contribution à l'étude des profils racinaires du mil (*Pennisetum glaucum* L. Br.) et méthode de calcul de la biomasse racinaire sous le poquet. ACCT. *Revue du Réseau pour l'Amélioration de la Productivité Agricole en Milieu Aride*, 4: 25-34.

B.2. Batcho E., Daouda O. S., **Do F.**, Annerose D., Khalfaoui J.L., Fofana A., Laffray D. & Louguet P., 1990. Etude de la croissance racinaire de six cultivars de mil (*Pennisetum americanum L.*). ACCT. *Revue du Réseau pour l'Amélioration de la Productivité Agricole en Milieu Aride*, 2: 51-65.

B.1. **Do F.**, Daouda S. & Marini P., 1989. Etude agrophysiologique des mécanismes de résistance du mil à la sécheresse (cas d'un stress hydrique terminal). ACCT. *Revue du Réseau pour l'Amélioration de la Productivité Agricole en Milieu Aride*, 1: 57-74.

Chapitres d'ouvrage

C4. Seghieri J., **F.C. Do**, A. Fournier and J.L. Devineau, 2012. Phenology of the woody species along the climatic gradient in west tropical Africa . in " Phenology and Climate Change'. Xiaoyang Zhang scientific editor. InTech books edition, ISBN 979-953-51-0336-3: 144-178.

C3. **Do F**. & A. Rocheteau, 2003. Cycle annuel de transpiration d'*Acacia raddiana* par la mesure des flux de sève brute (Nord-Sénégal). In "Un arbre au désert: *Acacia raddiana*", Editeurs scientifiques M. Grouzis et E. Le Floc'h, IRD éditions, Paris, pp. 119-142.

C2. **Do F**., Rocheteau A., Diagne A.L., Grouzis M., 1998. Flux de sève et consommation en eau d'*Acacia tortilis* dans le Nord Ferlo. In « L'Acacia au Sénégal » C. Nef Campa, S. Hamon et C. Grignon éditeurs scientifiques, Collection « Colloques&Séminaires », ORSTOM Editions, Paris, pp. 63-80.

C1. **Do F.** & Winkel T., 1993. Mécanismes morpho-physiologiques de la résistance du mil à la sécheresse. I. Intérêt d'une approche agrophysiologique. II. Résultats expérimentaux. *In* " LE MIL EN AFRIQUE : Diversité Génétique et Agro-Physiologique : potentialités et contraintes pour l'amélioration génétique et l'agriculture". S. Hamon éditeur scientifique, Collection "Colloques& Séminaires", ORSTOM Editions, Paris. pp. 187-204.

Communications à séminaires, colloques

D18 Isarangkool Na Ayutthaya, S., **F.C. Do**, 2012. Daily natural rubber production does not reflect mild tree water stress. In the 2nd Symposium on Horticulture in Europe (SHE), under the aegis of the International Society of Horticultural Science (ISHS) and Agro-Campus Ouest, Angers, 1-5 July, France (Poster ?).

D17 Maeght J-L, S. Gonkhamdee, **F.C. Do** and A. Pierret, 2011. Fine root length and turnover: how much does soil depth matter? At Rhizosphere 3 international conference, September 25-30, Perth, Western Australia (poster).

D16 Boithias L., **F.C. Do**, S. Isarangkool Na Ayutthaya, C. Hammecker, 2009. Simulating tree water use, growth and latex production of Hevea brasiliensis in a drought-prone area of North-East Thailand: performance report of the WaNuLCAS model. In: Proceeding of the Thai-French workshop"Ecological researches on rubber tree and PHC water relations project", Khon Kaen University, May 20-21, Thailand. pp. 22.

D15 Junjittakarn J., **F.C. Do**., S. Isarangkool Na Ayutthaya, S., V. Limpinuntana , J. Maeght, A. Rocheteau, D. Nandris and H. Cochard. 2008. Effect of position and tapping on micro-changes of trunk girth in Hevea brasiliensis. Proceeding of the IRRDB International annual Rubber Conference, Selangor, 13-17 October 2008, Malaysia.

D14 Isarangkool Na Ayutthaya, S., **F.C. Do**, J. Junjittakarn, K. Pannengpecth, J. Maeght, A. Rocheteau, and H. Cochard. 2008. Soil drought effect in rainy season on water status, xylem sap flow and whole-tree hydraulic conductance of *Hevea brasiliensis*. In: "Ecohydrology and Ecophysiology of Plants in Water-Limited Environments" International Workshop, The University of Western Australia, 15-19 September 2008, Perth, Australia (abstract p. 43).

D13 Isarangkool Na Ayutthaya, S., **F.C. Do**, J. Junjittakarn, K. Pannengpecth, J. Maeght, A. Rocheteau, D. Nandris and H. Cochard. 2008. Dry season effect on water status, xylem sap flow and whole-tree hydraulic conductance of Hevea brasiliensis. Proceeding of IRRDB International annual Rubber Conference, Selangor, 13-17 October 2008, Malaysia.

D12 Gonkhamdee, S., J.L. Maeght, **F.C. Do** and A. Pierret. 2008. Observation of the growth dynamics of fine Hevea brasiliensis roots using a 4.5-m access-well. Proceeding of IRRDB International annual Rubber Conference, Selangor, 13-17 October 2008, Malaysia.

D11. **Do F.C.**, S. Isarangkool Na Ayutthaya and JL. Maeght, 2008. Calibration of a transient thermal dissipation method for sap flow measurement: no effect of woody species. In: "Ecohydrology and Ecophysiology of Plants in Water-Limited Environments" International Workshop, The University of Western Australia, 15-19 September 2008, Perth, Australia, (abstracts p. 42).

D10. Pierret A., C. Doussan, L. Pagès, **F.C. Do**, S. Gonkhamdee, J-L Maeght, W. Chintachao, D. Nandris, 2007. Is impeded root growth related to the occurrence of rubber tree trunk phloem necrosis (TPN)? Preliminary results from NE Thailand. In: Proceeding of IRRDB International annual Rubber Conference, Siem Reap, 12-13 November 2007,Cambodia, p. 489-498 (full paper).

D9. Isarangkool Na Ayutthaya, S., J. Junjittakarn, **F.C. Do**, K. Pannengpetch, J. Maeght, A. Rocheteau and D. Nandris. 2007. Drought and Trunk Phloem Necrosis (TPN) Effects on Water Status and Xylem Sap Flow of *Hevea brasiliensis*. Proceeding of IRRDB

International annual Rubber Conference, Siem Reap, 12-13 November 2007,Cambodia, p. 75-84 (full paper).

D8. Hartmann C., Lesturgez G., **Do F.**, JL. Maeght, S. Isarangkool and D. Nandris, 2006. Rubber tree Trunk Phloem Necrosis (TPN) in northeast Thailand: 1-Investigations on soil heterogeneities and disease distribution. In Proceedings of the International Natural Rubber Conference. 13-14 November 2006. Ho Chi Minh City, Vietnam. p. 139-156 (full paper).

D7. **Do F.C.**, A. Pierret, P. Couteron, G. Lesturgez, S. Isarangkool, J. Junjittakarn, S. Gonkhamdee, JL. Maeght, C. Hartmann, K. Pannengpetch and D. Nandris, 2006. Rubber tree Trunk Phloem Necrosis (TPN) in northeast Thailand: 2. Within stand characterization of affected trees. In: Proceedings of the International Natural Rubber Conference . 13-14 November 2006. Ho Chi Minh City, Vietnam. p. 157-170 (full paper).

D6. **Do F**., V. Goudiaby, A. Rocheteau & Akpo L.E., 2003. L'effet des facteurs environnementaux sur la phénologie foliaire des arbres en zone tropicale sèche. In « Résumés des Secondes Rencontres d'Ecophysiologie de l'Arbre », La Rochelle, 8-12 Décembre 2003, INRA éditions, poster pp. 77

D5. **Do F**., V. Goudiaby, A.L. Diagne , A. Rocheteau & Akpo L.E., 2003. Climatic control of canopy phenology in the dry tropics. In Abstracts of the 46th symposium of the International Association for Vegetation Science "Water Resources and Vegetation", June 8 to 14, Napoli, Italy, pp. 82.

D4. **Do F**., V. Goudiaby, A.L. Diagne & A. Rocheteau, 2002. Leaf phenology of *Acacia tortilis* (Forsk) Hayne in the Northern Sahelian zone. In Abstracts of the 45th symposium of the International Association for Vegetation Science, March 3 to 8, 2002, Porto Alegre, Brazil, pp. 42.

D3. Cournac L., **Do F.**, Winkel T., 1995. Milstress: an exploration model of millet crop response to water deficit during the grain filling period. *In* « Proceedings of the international congress on integrated studies on drought tolerance of higher plants-InterDrought95 », Montpellier, France, August 31 September 2 1995. INRA edition. Poster abstract VIII 31.

D2. **Do F.**, Winkel T., Cournac L., Louguet P. 1995. Crop responses of low density pearl millet to drought during grain filling in the Sahelian zone, Niger. *In* « Proceedings of the international congress on integrated studies on drought tolerance of higher plants-InterDrought95 », Montpellier, France, August 31 September 2 1995. INRA edition. Poster abstract VIII 36.

D1. Louguet P., Canale N., Desagher S., **Do F.**, Laffray D. & Prieur A., 1990. Mechanisms of drought resistance in pearl millet. *In* « Abstracts of the 7th Congress of the federation of european societies of plant physiology », Umea, Sweden, August 5-10 1990. *Physiologia Plantarum. (Poster Abstract),*. 79,2: A111.

Rapports contractuels

E5. **Do F.C.** , 2010. Rapport de fin du projet France –Thaïlande en Partenariat Hubert Curien (PHC) "Rubber tree water relations" (2009-2010). Responsable français. Formulaire standard PHC, 4 p.

E4. **Do F.C**., 2007. Recherches écophysiologiques: stress hydrique et NEH. In: Rapport final de convention entre l'IRD et IFC-Michelin-SIPH-SOCFINCO "Etude et contrôle de la nécrose de l'ecorce de l'Hévéa" (2005-2007). D. Nandris editeur, pp. 98-106.

E3. Deans J.D. , **Do F**., V. Goudiaby, A.L. Diagne , A. Rocheteau & Akpo L.E., 2003. Summary: Tree water use. In «Minimising competition in dryland agroforestry » Final report of UE INCO-DC contract ERBIC18CT980322 (1999-2002). J.D. Deans coordinator, pp 8-9.

E2. **Do F**., Rocheteau A., Diagne A.L. 1997. Flux de sève et consommation en eau d'Acacia tortilis dans le Ferlo. In « Réhabilitation des terres dégradées au Nord et au Sud du Sahara. Utilisation de légumineuses pérennes et des micro-organismes associés pour l'établissement de formations pluri-strates » Rapport final du contrat européen TS3*CT92-0047, M. GROUZIS éditeur scientifique, pp 57-63.

E1. **Do F.** & Winkel T., 1993. Etude au champ des mécanismes morphologiques et physiologiques de résistance du mil à une sécheresse de fin de cycle. Rapport d'exécution 1989-92 Contrat CEE TS2A-0101-M(CD). Institut des Radio-Isotopes de l'Université de Niamey. 84p.

Articles dans ouvrages de vulgarisation

F1. **Do F.C.** & Le Floc'h E., 2012 *Acacia raddiana* : un arbre autochtone encore trop négligé pour la réhabilitation des zones sèches sylvo-pastorales. In « Systèmes de production durables en zones sèche : quels enjeux pour la coopération au développement ? » Deygout P. & Treboux M. , Institut de Recherches et d'Applications des Méthodes de développement (IRAM). Ministère des Affaires Etrangères et Européennes. Encadré p. 80.

Le bilan est constitué de 49 publications ou communications dont 73% avec des partenaires et doctorants au Sud, 27 articles dans des revues à comité de lecture. 15 articles sont dans des revues à facteur d'impact, dans 93% desquels je suis en en premier, deuxième ou dernier auteur et 64% avec des doctorants du sud. Au 22/04/2013, le rapport de citations du "Web of Science" comptabilisait 13 articles indexés (les deux derniers en attente d'indexation), 208 citations et un h-index de 7.

III. Présentation synthétique des travaux de recherche et des activités de co-encadrement.

Thème des réponses écophysiologiques in situ des plantes aux fortes contraintes hydriques

(Les références entre parenthèses correspondent aux articles à facteur d'impact et aux doctorats encadrés ou co-encadrés.)

RESUME

1. INTRODUCTION : 15

2. METHODE DE MESURE DES FLUX DE SEVE PAR DISSIPATION THERMIQUE : 19

Méthode originale de Granier
Gradients thermiques passifs et flux racinaires [A1, A2, A4]
Chauffage transitoire [A5, A8, ED4]
Application à une sonde unique [A10]

3. REPONSES DU MIL A UN DEFICIT HYDRIQUE DE FIN DE CYCLE : [A3] 25

4. ADAPTATIONS D'*ACACIA RADDIANA* AUX FORTES VARIATIONS INTERANNUELLES DE CONTRAINTE HYDRIQUE : . 29

Transpiration totale [A7]
Profondeur d'enracinement et fonctionnement du pivot racinaire [A7]
Contrôle hydro-climatique de la feuillaison. [ED2,ED3, A8]
Fonctionnement de l'unité foliaire et croissance cambiale [ED1]
Adaptation d'A raddiana

5. PLANTATION D'HEVEA MATURES EN ZONE TROPICALE SECHE SOUS-OPTIMALE: 34

Nécrose corticale de l'Hévéa [A9]
Contraintes hydriques et régulation de la transpiration [ED4, A8, A11]
Informations de stress données par la microdendrométrie [ED5, A12, A14]
Densité et profondeur du système racinaire
Conséquences des contraintes hydriques sur la croissance et la production [A13, A15]

6. CONCLUSION. 41

7. PERSPECTIVES..... 43

UMR Eco&Sols et orientation thématique
Axe "mesure des flux de sève"
Axe « Comportement hydraulique et relations eau-carbone »

8. PERSPECTIVES A COURT TERME..... 48

9. PROJET "CROISSANCE ET HYDRAULIQUE CHEZ L'HEVEA " 49

10. REFERENCES 54

Résumé

« Réponses écophysiologiques *in situ* des plantes sous forte contrainte hydrique »

Mes travaux de recherche et d'encadrement ont été essentiellement menés en coopération dans des zones tropicales sèches et semi-arides. La contrainte hydrique sous ses multiples formes y est une limite majeure à la productivité et à la durabilité des écosystèmes naturels et cultivés. Les couples plante-environnement et les questions étudiées ont été très différents dans le détail (Mil en zone sahélienne, *Acacia tortilis* en zone saharo-sahélienne, *Hevea brasiliensis* en zone tropicale sèche) mais cette synthèse fournit des éléments de réponse à des questions génériques touchant à l'approche hydraulique plante-entière, à la mesure des flux de sève par dissipation thermique et aux stratégies de résistance à la contrainte hydrique.

Dans tous les cas d'étude, l'approche hydraulique plante-entière a fourni un cadre satisfaisant pour décrire les stratégies de résistance et le comportement global sur les aspects hydriques. Elle a permis de proposer des modèles mécanistes minimalistes d'interprétation des régulations de la transpiration basés sur les notions d'ajustement de la conductance du couvert ou de la conductivité hydraulique totale sol-feuilles. L'inclusion des relations eau-carbone qui n'a été que partielle donne plus de profondeur à l'analyse des réponses écophysiologiques. La mesure du flux de sève brute est une méthode centrale de l'approche hydraulique plante-entière chez les ligneux. La méthode à dissipation thermique s'est avérée applicable en conditions climatiquement contraignantes à condition de la modifier sensiblement par rapport à la méthode originale. Un système à chauffage transitoire et simple aiguille radiale a été développé. Enfin, pour les espèces et les écosystèmes étudiés, les résultats confirment la prédominance des stratégies sécuritaires d'esquive et d'évitement de la déshydratation par rapport aux stratégies de tolérance mais ils ne suggèrent pas que l'introduction de plus de tolérance soit toujours souhaitable. L'intérêt d'un trait dépend étroitement du scénario associant type de contrainte hydrique, pédoclimat et pratiques culturales.

Dans les perspectives et le cadre de l'UMR Eco&Sols, mon objectif est de développer deux axes fédérateurs de recherche, un axe méthodologique sur la mesure des flux de sève et un axe scientifique sur les relations entre comportement hydraulique, bilan de carbone et conséquence sur la survie et la croissance relative de la plante et du peuplement. Enfin dans le sens du dernier axe, un projet à court terme est présenté sur l'hévéa. Il compare dans deux situations contrastées de contrainte hydrique des groupes de clones connus pour leur différence de vigueur de croissance en conditions optimales.

1. Introduction :

Contrainte hydrique des plantes en zones tropicales sèches et semi-arides

La contrainte hydrique est une limitation majeure à la productivité et à la durabilité des écosystèmes naturels et cultivés dans le monde (Nemani et al. 2003). Le changement climatique est venu complexifier le tableau avec globalement une prévision d'accroissement de la variabilité des pluies et d'augmentation de la température (IPCC 2007). Les zones tropicales sèches et semi-arides sont les plus contraintes et les moins étudiées. En plus des enjeux socio-économiques, elles intègrent des conditions et des modèles d'étude particulièrement pertinents pour tester des approches, des cadres conceptuels, des méthodes et une hiérarchisation de réponse au stress hydrique principalement établies dans les écosystèmes moins contraignants des pays industrialisés. Une large partie de mes travaux de recherche et d'encadrement essentiellement en coopération peuvent être décrits à travers ce prisme général.

Compromis vital entre perte en eau et gain de carbone

La contrainte hydrique peut résulter d'un dessèchement du sol qui empêche une réhydratation normale des tissus et réduit la transpiration (sécheresse édaphique, Breda et al. 2006). Elle peut aussi être la conséquence d'un déséquilibre entre la transpiration foliaire induite par la demande évaporatoire et les capacités de prélèvement hydrique racinaire et de transfert dans la plante (sécheresse atmosphérique). Les deux situations peuvent se conjuguer. Au final ces déséquilibres se traduisent par une déshydratation des tissus et une chute des potentiels hydriques le long du trajet racines-feuilles avec un risque de rupture hydraulique (Sperry et Tyree 1988). Cette rupture hydraulique se déclenche selon des seuils de tension très variables suivant les espèces (Cruiziat et al. 2002, Maherali et al. 2004). Au-delà d'un certain seuil, une embolie massive n'est plus réparable et engendre la mort des individus (McDowell et al. 2008). Les plantes tendent ainsi à réduire leur transpiration à court terme via la régulation de la conductance stomatique avec une marge de sécurité plus ou moins grande par rapport à un seuil critique de cavitation des vaisseaux du xylème (Tyree et Sperry 1988, Cruiziat et al. 2002, Choat et al. 2012). Cette régulation stomatique vitale a naturellement un impact négatif sur l'assimilation du carbone, les capacités photosynthétiques, la croissance et la productivité.

Intérêts généraux de ces études

La connaissance des réponses écophysiologiques à la contrainte hydrique intéresse de nombreuses questions de premier plan comme la prévision de l'effet des changements climatiques, la quantification de services écosystémiques d'approvisionnement (production) et

de support ou régulation (bilan hydrologique, bilan de carbone, MEA 2005), la gestion et l'amélioration des pratiques culturales, le choix et l'amélioration des génotypes.

Cadre conceptuel des transferts hydriques : théorie de la tension-cohésion et analogie électrique

La théorie de la tension-cohésion considère que la colonne d'eau ou de sève brute est tirée, mise sous tension ascendante, par le gradient de pression de vapeur saturante développé dans la chambre sous stomatique lors de l'ouverture des stomates (Dixon et Joly 1895). Les propriétés de cohésion de la sève brute et de résistance à la tension dans les vaisseaux capillaires permettent cette circulation dans certaines limites. L'eau circule alors passivement dans le continuum sol-plante atmosphère vers les potentiels hydriques les plus négatifs. Une analogie électrique ou hydraulique simple est utilisée depuis longtemps pour modéliser cette circulation passive en terme de résistance-conductance et gradient de potentiel (Van den Honert 1948, Cruiziat et al. 2002). Toutefois des phénomènes actifs, de création de gradient osmotique (ex. poussée racinaire) et de variation de conductance hydraulique (ex. aquaporines, concentration ionique,..), interviennent aussi. Le concept de potentiel hydrique mesuré par la chambre à pression est au cœur de la théorie de la tension-cohésion et il a été particulièrement critiqué, toutefois avec le recul sa cohérence a été prouvée dans une majorité de cas et il n'existe pas de meilleure théorie actuellement (Angeles et al. 2004).

Questions génériques : Amélioration de la résistance, approche hydraulique plante-entière et mesure des flux de sève

De mon travail d'écophysiologie hydrique dans des écosystèmes à forte contrainte, on peut faire émerger des éléments réponses à trois questions génériques. Une première question concerne les stratégies de résistance à la sécheresse qui prédominent en milieux à forte contrainte et les perspectives d'amélioration. Dans la fin des années 80, on distinguait schématiquement trois stratégies de résistance au risque de déshydratation des cellules du végétal et du tissu foliaire en particulier : l'esquive, l'évitement et la tolérance (Levitt 1972). La stratégie d'esquive est un évitement temporel qui permet d'échapper au risque de déshydratation par le positionnement du cycle de croissance en dehors des périodes de sécheresse via la phénologie. Une stratégie d'évitement subit la contrainte environnementale mais limite le niveau de déshydratation en privilégiant des réponses structurales à long terme, comme la réduction de la surface foliaire, le développement du système racinaire, ou à court terme comme la régulation stomatique. A l'inverse, une stratégie de tolérance supporte une certaine déshydratation grâce aux propriétés des tissus ou des machineries cellulaires et à certains ajustements, elle maintient ainsi plus longtemps l'activité photosynthétique et la

croissance. Nous reviendrons sur certains traits potentiellement impliqués comme la tolérance membranaire au stress osmotique, son accroissement ou endurcissement, ou l'ajustement osmotique (Ludlow 1989). Pour les plantes assurant une production de biomasse, la séparation entre ces stratégies est très artificielle (Passioura 1995), le comportement combine en général des caractères associés aux différentes stratégies et on parle de tendance plus ou moins marquée entre évitement et tolérance. Dans les milieux très contraignants, les stratégies sécuritaires d'esquive et d'évitement sont considérées comme la tendance principale et la base de la survie. Ensuite au début de ma carrière l'hypothèse de travail était que l'introduction ou la recherche d'une plus grande tolérance des tissus était nécessairement positive. Cette idée avait naturellement des conséquences sur les critères physiologiques testés par les sélectionneurs, comme ce fut le cas pour le mil. Cette idée semble toujours d'actualité poussée par les progrès réalisés en biologie moléculaire et génomique.

Ma deuxième question générique concerne l'intérêt et les limites de l'approche hydraulique plante-entière menée in situ afin d'analyser les réponses globales et de distinguer les stratégies hydriques qui vont avoir des conséquences sur l'assimilation du CO_2. L'équation simplifiée suivante de conservation des flux d'eau en régime permanent au pic de transpiration, entre phase vapeur à l'interface feuilles-atmosphère et phases liquides, résume cette approche basée sur la théorie de la tension-cohésion et l'analogie électrique, en négligeant le potentiel gravitationnel et sans détailler les unités (Meinzer et Grantz 1990, Whitehead 1998, Sperry et al. 1998, Eamus et Prior 2001, Meinzer 2002) :

$$Q = G_s A_l D = K_p (\Psi_r - \Psi_l) A_s = K_{sr} (\Psi_s - \Psi_r) A_r \quad [1]$$

Avec Q, la transpiration totale ; G_s, la conductance stomatique ; A_l, la surface foliaire ; D, le déficit de pression de vapeur entre la feuille et l'air environnant ; K_p, la conductance hydraulique de la plante sur le trajet racines-feuilles, exprimée par unité de surface conductrice de xylème ; Ψ_r et Ψ_l, respectivement les potentiels hydrique racinaire et foliaire ; A_s, la surface conductrice de xylème ; K_{sr}, la conductivité hydraulique sol-racines ; Ψ_s, le potentiel hydrique du sol et A_r, la surface d'absorption racinaire. Comme les plantes montrent des gammes de conductivité hydraulique et de potentiel hydrique définies on peut comprendre via cette équation le principe d'une hydraulique plante-entière, des limitations hydrauliques internes et des rôles cruciaux d'ajustement à court terme de la régulation stomatique et à plus long terme des surfaces d'échanges aux interfaces feuilles-atmosphère ou racines-sol.

Le flux hydrique dans la plante peut aussi s'exprimer sous la forme suivante qui intègre le sol :

$$Q = Kt\ (\Psi_s - \Psi_l)\ A_s \qquad [2]$$

Avec Kt, la conductivité hydraulique totale sol-racine exprimée ici par unité de surface conductrice du xylème. La conductivité hydraulique de la plante ou la conductivité hydraulique totale sol-racines sont en fait des propriétés émergentes qui sous-tendent une convergence fonctionnelle de la succession complexe de résistance en série sur le trajet sol-racines-feuilles.

La mesure des flux de sève est la méthode centrale de l'approche hydraulique plante-entière chez les ligneux car elle permet d'estimer en continu le flux transpiratoire Q de l'équation (1). La troisième question générique a ainsi concerné l'applicabilité de cette mesure en milieu contraignant en terme de conditions micro-climatiques. La mesure des flux de sève brute par traceur thermique a été la voie d'estimation privilégiée chez les ligneux depuis 20 ans. De nombreuses méthodes ont été développées, certaines déduisent le flux total par bilan thermique complet, d'autre estiment la densité de flux par modification des propriétés thermiques dans une portion limitée du xylème. Dans ce dernier cas, le changement des propriétés thermiques peut être mesuré par la dissipation de chaleur d'une sonde ou par la transmission de chaleur entre deux ou plusieurs sondes (Vandegehuchte et Steppe 2012). La méthode à dissipation thermique continue a été développée à l'INRA par A. Granier (1985). Elle a connu un succès mondial grâce à sa simplicité, sa robustesse et son faible coût. J'ai eu l'occasion de la pratiquer en début de carrière et mes expériences scientifiques m'ont permis de la tester dans des conditions d'ambiance thermique complexe induite par l'intensité du rayonnement solaire, l'ouverture des peuplements ou la proximité du sol dans le cas de mesures racinaires.

2. Méthode de mesure du flux de sève par dissipation thermique.

Méthode originale de Granier

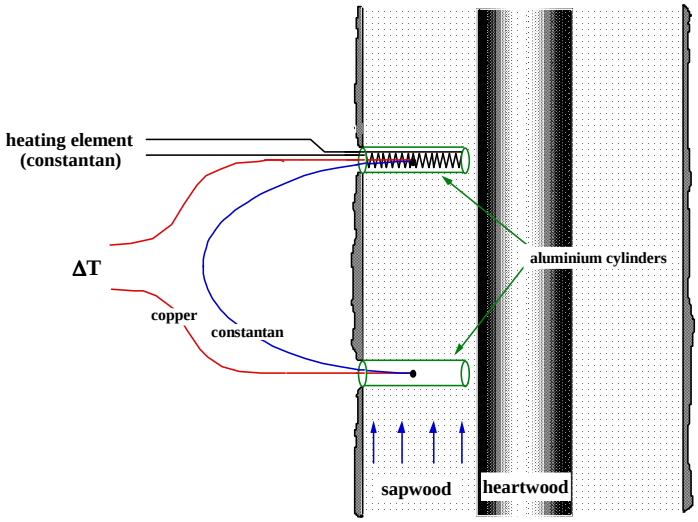

Figure 1 – Système à chauffage continu et doubles aiguilles radiales de Granier (1985)

La méthode de Granier à doubles aiguilles radiales et dissipation thermique continue est décrite en détail dans le papier original (Granier 1985) et dans la synthèse de Lu et al. (2004). Brièvement elle mesure la différence de température entre une sonde en aval du flux chauffée en continu et une sonde de référence en amont. La sonde de référence sert à réaliser une mesure différentielle de température prenant en compte les variations naturelles de température du bois. L'espacement entre les deux sondes a été fixé à environ 10 cm, il s'agit d'un compromis entre une distance suffisante pour éviter que la sonde chauffée n'influence la la sonde de référence en l'absence de flux et une distance minimale afin d'avoir une température uniforme du bois entre les deux sondes en absence de chauffage. Lorsque le flux de sève est nul (en général en fin de nuit quand l'air est proche de la saturation), toute l'énergie est dissipée par conduction. Dans ces conditions la différence de température est maximale, notée ΔT_0. Quand la sève circule dans le xylème, la différence de température diminue (ΔT_u) car la densité de flux de sève (u) accroit la dissipation de chaleur autour de la sonde chauffée par convection.

En condition d'équilibre thermique, pour un flux de sève constant, et en négligeant le stockage-destockage de chaleur, l'équation utilisée du bilan thermique est la suivante :

$$q = h \,.\, S \,.\, \Delta Tu \qquad [3]$$

avec q, la quantité de chaleur apportée ; h, le coefficient d'échange thermique ; S, la surface d'échange de la sonde.

Ensuite, il est assumé que le coefficient d'échange thermique dépend de la densité de flux de sève sous la forme générale :

$$h = h_0 (1 + \alpha u^{\beta}) \qquad [4]$$

avec h_0, le coefficient d'échange thermique à flux nul (cf. seulement conduction) ; u, la densité de flux ; α et β, des coefficients à déterminer.

En combinant les conditions de flux nul et les équations (3) et (4), on obtient :

$$U = 1/\alpha \ (\Delta T0 / \Delta Tu \ - \ 1)^{1/\beta} \qquad [5]$$

Le terme $(\Delta T_0 / \Delta T_u - 1)$ est un index thermique sans dimension appelé K.

A l'aide de tronçons de branches de différentes espèces, une relation générique a été trouvée en laboratoire entre la densité de flux de sève et l' index K ($r^2 = 0.96$ et $n = 53$) :

$$u = 4.284 * K^{1.23} \qquad [6]$$

Où u est exprimé en L dm^{-2} hr^{-1}.

Le flux de sève total (L hr^{-1}) est alors estimé par :

$$F = u * A_s \qquad [7]$$

Avec As, la surface de xylème conducteur au niveau de la sonde chauffée (dm^2).

Gradients thermiques passifs et flux racinaires

Dans ma première expérience scientifique à la station de Science du Sol de l'INRA d'Avignon, j'ai mis en évidence les limites de l'hypothèse de température uniforme du bois entre la sonde chauffée et la sonde de référence. Il s'agissait d'un projet sous la direction de B. Cabibel et L. Bruckler. L'objectif général était d'étudier les variations de disponibilité en eau du sol induites par différentes modalités d'irrigation localisée sur un sol argileux gonflant. Un objectif spécifique était de tester l'applicabilité de la méthode de Granier afin de suivre les flux de sève brute dans les racines proximales de pommiers.

Après des expériences en laboratoire, le dispositif in situ comprenait des mesures détaillées de potentiel et de teneur en eau du sol par secteur spatial et des mesures de flux de sève dans le tronc et dans les racines proximales (**Image 1**).

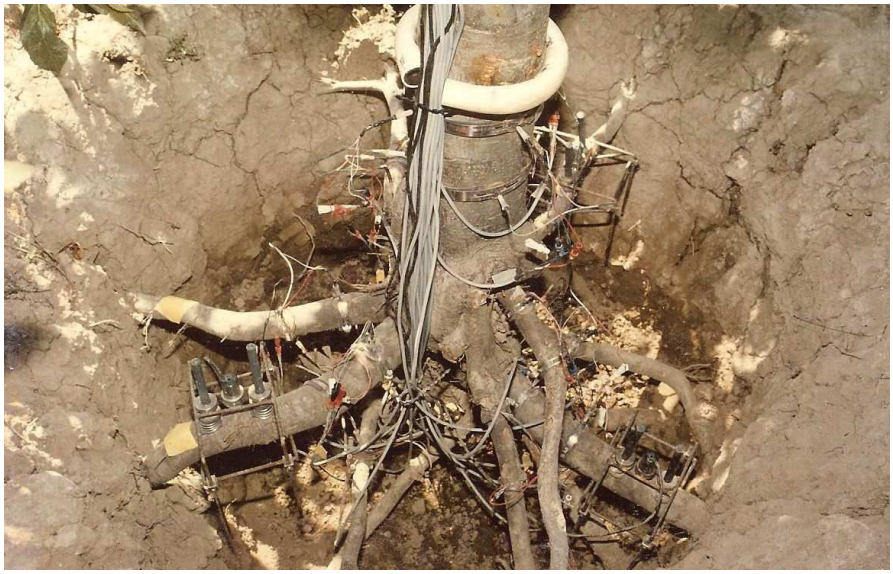

Image 1*- Installation de fluxmètres de sève sur 3 génératrices du tronc et 14 racines proximales d'un pommier excavé, (également des microdendromètres). 1987, station expérimentale de Montfavet, Avignon.*

Dans nos conditions de verger ouvert et climat estival méditerranéen, en l'absence de chauffage et malgré les protections thermiques, il existait des gradients positifs le jour (ex. jusqu'à 0.5 °C dans les racines et 0.25°C dans le tronc) et proche de zéro la nuit, variables dans le temps et entre capteurs. Ils entrainaient une sous-estimation moyenne du flux journalier proche de 30% pour les racines et 10% pour le tronc (**A1**). Une procédure de correction a été proposée à partir de corrélation avec les conditions climatiques. Avec cette correction, la somme des flux mesurés individuellement sur les 14 racines proximales d'un arbre devenait logiquement plus proche de la moyenne des flux mesurés dans le tronc (écart inférieur à 10%, **A1**). A cette époque (1987) une mesure cohérente de flux de sève sur un grand nombre de racines était une première et cela reste encore peu développé aujourd'hui. Au final, cette expérience a mis en évidence un fonctionnement hétérogène du système racinaire avec une continuité spatiale entre secteurs de sol, faisceaux de racines et secteurs du tronc (**MD2**, Cabibel 1994). Enfin, l'introduction d'une irrigation localisée modifiait

largement les flux de sève et donc les prélèvements racinaires dans l'espace et dans le temps (**A2**), ce qui soulignait la plasticité à court terme du fonctionnement racinaire.

Les mesures de flux de sève conduite 8 années plus tard sur un peuplement *d'Acacia raddiana* dans des conditions drastiques Nord-Sahélienne, ont révélé des gradients passifs extrêmes et très variables dans les troncs malgré les protections thermiques (**Figure 2**). Les dynamiques étaient différentes avec des gradients positifs la nuit et négatif le jour, les extrêmes pouvant atteindre +1 et -2 °C. Dans ce cas il se produit des surestimations énormes (supérieure à 100%) dû à la faible intensité des flux et à un double effet, surestimation du ΔT_0 de nuit et surestimation de la décroissance du ΔT_u de jour (**EM1**, **A4**). Ce double effet engendre des erreurs significatives (>10%) même pour des gradients passifs apparemment modeste de 0.2 °C. Plusieurs publications ont confirmés ce problème des gradients passifs avec la méthode à dissipation thermique continue (voir les synthèses de Lu et al. 2004, et Vandegehuchte et Steppe 2012).

Chauffage transitoire

Depuis cette période au Sénégal (1995), je développe, avec l'aide de mon collègue ingénieur électronicien Alain Rocheteau, une évolution de la méthode via un système de chauffage transitoire (abréviation TTD pour « Transient Thermal Dissipation », **A10**). Cette évolution a les avantages de limiter les interférences thermiques (gradients thermiques passifs, accumulation de chaleur) et d'économiser l'énergie électrique (**A5, Figure 2**). Le signal mesuré devient un accroissement de la température relatif au temps et non plus une valeur absolue en condition stationnaire. Apres expérimentation en laboratoire, la durée de chauffage a été réduite à 10 min et le signal utilisé correspond à l'accroissement de température différentielle entre le temps 0 et le temps après 600 secondes ($\Delta T_{600s} - \Delta T_{0s}$)

Par analogie avec la méthode originale, l'index thermique est écrit en faisant le rapport entre l'accroissement maximal à flux nul et l'accroissement à la densité de flux u :

$$Ka = (\Delta T_{600s} - \Delta T_{0s})_0 / (\Delta T_{600s} - \Delta T_{0s})_u - 1 \qquad [8]$$

Une calibration linéaire moyenne a été trouvée entre l'index Ka et la densité de flux en utilisant des branches coupées de plusieurs espèces (hevea, manguier, pommelo), des colonnes de sciure et plusieurs installations de sonde par branche (**A8**, **A10**).

$$U = 12.95\ Ka \quad (n = 276, R^2 = 0.88) \qquad [9]$$

Bien qu'elle ait un formalisme similaire, la calibration est nettement différente de celle de la méthode originale car elle concerne des échanges thermiques qui ne sont pas à l'équilibre complet.

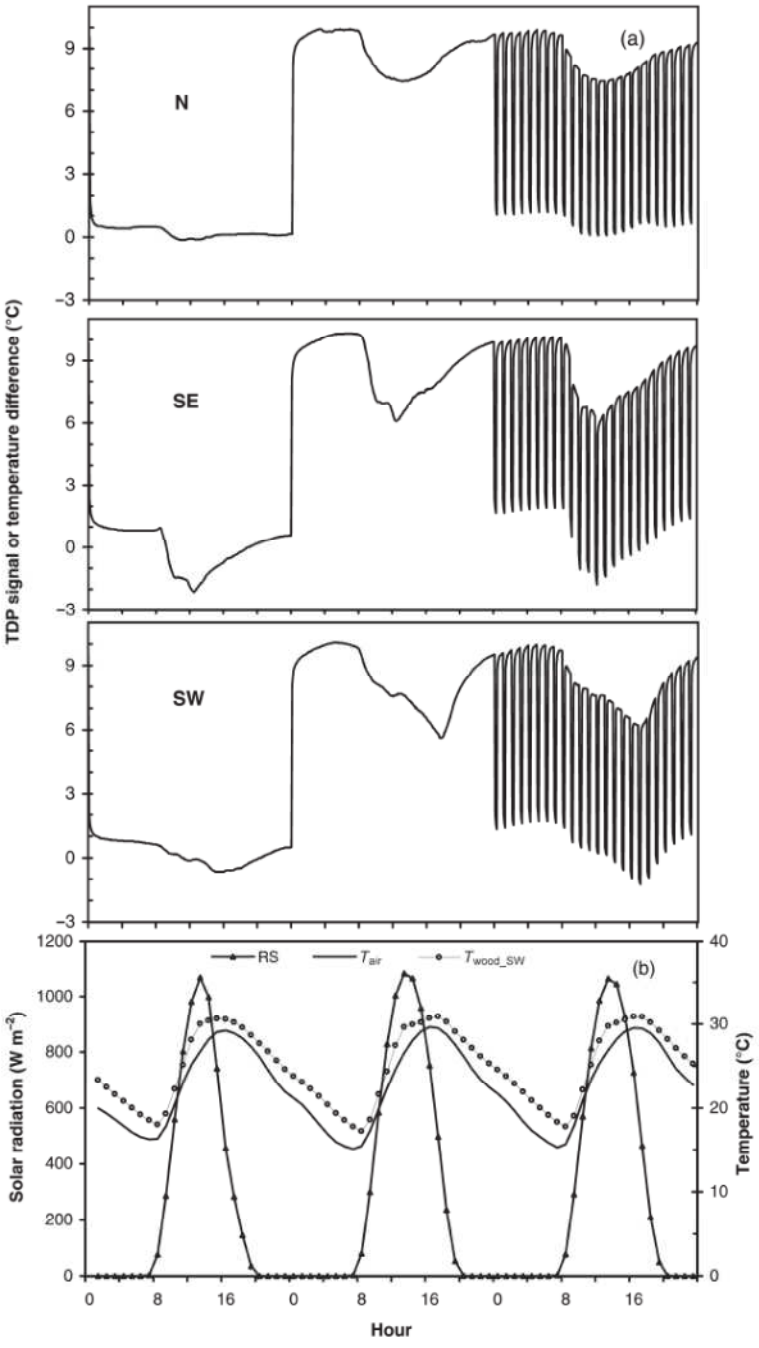

Figure 2 *– Variations journalières du signal de différence de température de capteurs insérés selon 3 azimuts dans le tronc d'un même arbre. La première journée, sans chauffage, montre les gradients thermiques passifs, la deuxième journée est avec un chauffage continu classique, et la troisième journée avec un chauffage transitoire. L'encart b) montre la similitude climatique et thermique des 3 journées avec le rayonnement global (RS), la température de l'air et la température du bois. Acacia raddiana, Souilène, Sénégal.* **A4**

La méthode transitoire a donné des résultats cohérents pour différentes espèces et conditions environnementales : sur *Acacia raddiana* au Sénégal (**A7**), *Adansonia sp.* à Madagascar (Chapotin et al. 2006), Olea europaea L. (Abid-Karray et al. 2008), *Hevea brasiliensis* en Thaïlande (**ED4**, **A8, A11**). Des expériences dans d'autres laboratoires sur tronçons de branche ont confirmé la validité des mesures sur une gamme complète de flux (Masmoudi et al. 2012) mais aussi relevé des sous-estimations substantielles pour de très faibles flux (<0.5 L dm^{-2} hr^{-1}, Reyes-Acosta et al. 2012).

Application à une sonde unique

Une deuxième évolution importante est que la méthode transitoire est applicable à une sonde unique c'est-a-dire sans utiliser de sonde froide de référence (Figure 3, **A10**).

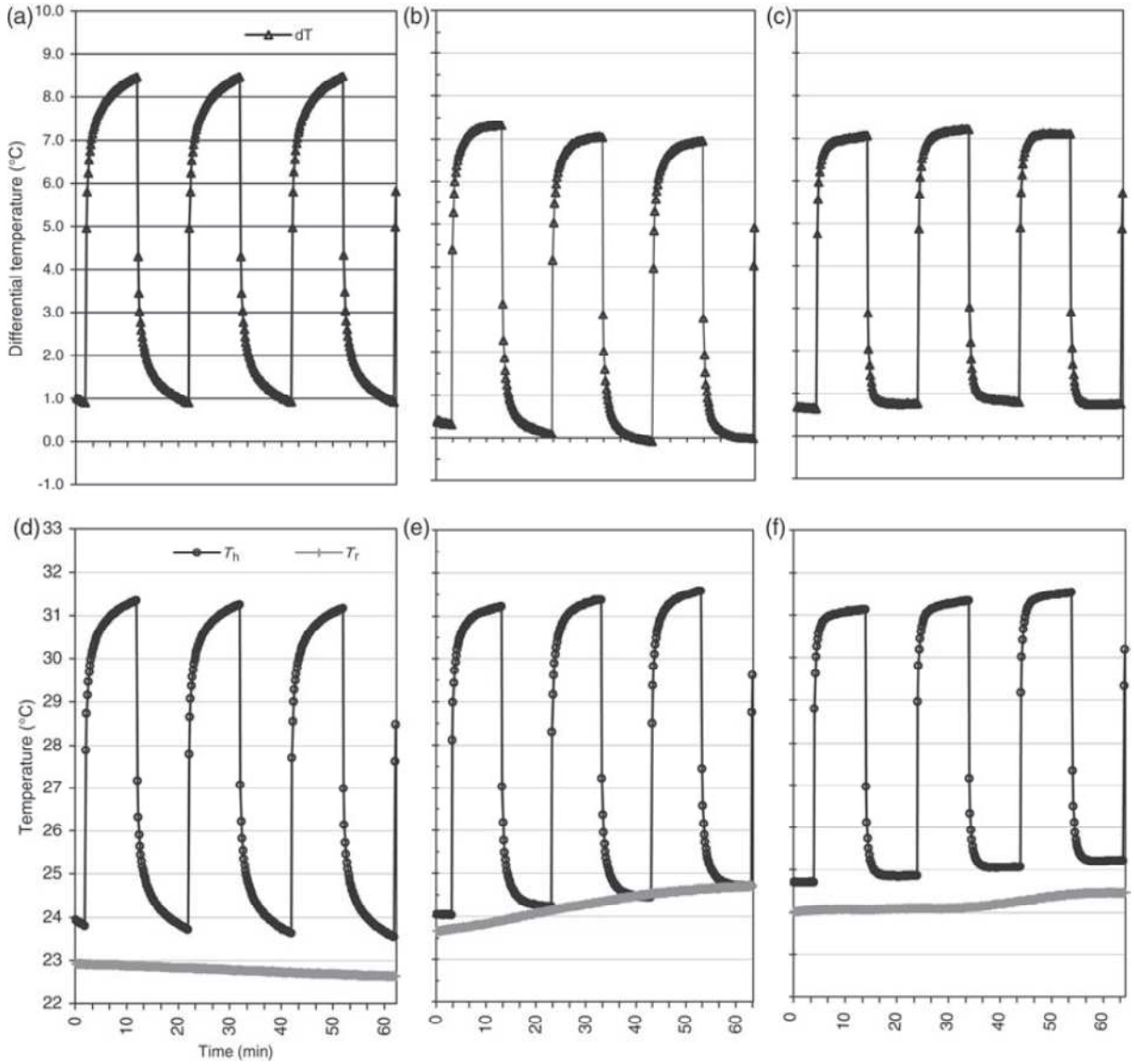

Figure 3 *– Variation de température avec le système TTD en mesure différentielle (dT) avec double aiguille (a,b,c) et absolue avec simple aiguille, température chaude(Th) et température de référence (Tr), (d, e, f), à trois densité de flux : nulle (a,d), moyenne (1.7 l dm^{-2} h^{-1}, b,e) et élevée (3.5 l dm^{-2} h^{-1} : c,f).* ***A10***

C'est alors la dynamique interpolée des températures minimales après refroidissement de la même aiguille qui sert d'indication des variations naturelle d'ambiance thermique. Avec cette procédure, le signal (T_{600}-T_0) de la sonde unique est exactement équivalent à celui de la double sonde (R^2 = 0.998). Le système avec sonde unique simplifie le dispositif et réduit le cout du capteur tout en éliminant définitivement les interférences thermiques lié aux gradients passifs entre les deux sondes. Toutefois la méthode transitoire actuelle présente certaines limites qui seront développées dans les perspectives et le projet d'évolution de la méthode au paragraphe 7.1

3. Réponses du Mil à un déficit hydrique de fin de cycle :

Mes activités au sein de l'Institut des Radio-Isotopes de l'Université de Niamey (Niger) ont commencé dans le cadre d'un VSNA ORSTOM (responsables M. Sicot et M. Eldin) puis d'un poste d'assistant technique du Ministère de la Coopération (responsable P. Marini CEA, collaboration T. Winkel ORSTOM). Cette période m'a permis en particulier d'acquérir de l'expérience, dans la conduite d'expérimentations en plein champ, dans le travail en coopération et dans la gestion d'équipe. Au final elle m'a aussi fourni les éléments pour la rédaction d'une thèse de doctorat (**MD3**).

C'est grâce à la participation à un programme européen que des activités de recherche plus approfondies se sont développées sur le mil (*Pennisetum glaucum (L.) R Br.*). Ce programme d' « Amélioration de la Productivité agricole en Milieu Aride » était piloté par deux professeurs de Physiologie, JB. Viera Da Silva (Paris 7) et Ph. Louguet (Paris 12). Il testait l'hypothèse que des processus de tolérance ou d'évitement à court terme de la déshydratation au niveau foliaire expliquaient principalement les différences de productivité observées entre variétés classées résistante ou sensible localement. Les traits ou réponses comparées étaient la régulation stomatique, la photosynthèse, les potentiels osmotiques caractéristiques (courbe pression-volume), l'intégrité membranaire (% fuite d'électrolytes sous stress osmotique). Dans le cas du mil, l'intérêt se focalisait sur le déficit hydrique de fin de cycle, un évènement courant et crucial pour la production. Toutefois dans une vision intégrative, l'analyse avait été complétée par des suivis détaillés des structures et fonctionnement à l'échelle de la plante entière et du peuplement (surface foliaire, système racinaire, phénologie, répartition de biomasse, consommation en eau totale, variation induite de la densité de talles et donc de la surface foliaire via la fertilisation entre deux essais). Deux cultivars extrêmes furent choisis d'après les index de résistance établis par l'ICRISAT. Les

résultats de la littérature scientifique étaient contradictoires sur les mécanismes prédominants et sur les priorités de l'amélioration génétique (**B4**).

Au final, nos résultats ont réfuté l'hypothèse de réponse principale à l'échelle de l'unité foliaire verte et de différence entre les cultivars à ce niveau., dans des conditions de densité normale (**A3**). La régulation stomatique induite par le déficit hydrique était relativement faible et les phénomènes d'ajustement osmotique ou d'endurcissement protoplasmique étaient absents. A l'inverse la transpiration totale était rapidement diminuée via une réduction de la surface foliaire verte par arrêt de croissance et sénescence (**A3**). Ces ajustements structurels débutaient simultanément avec la régulation stomatique et avant la décroissance du potentiel hydrique foliaire (Image 2, Figure 4).

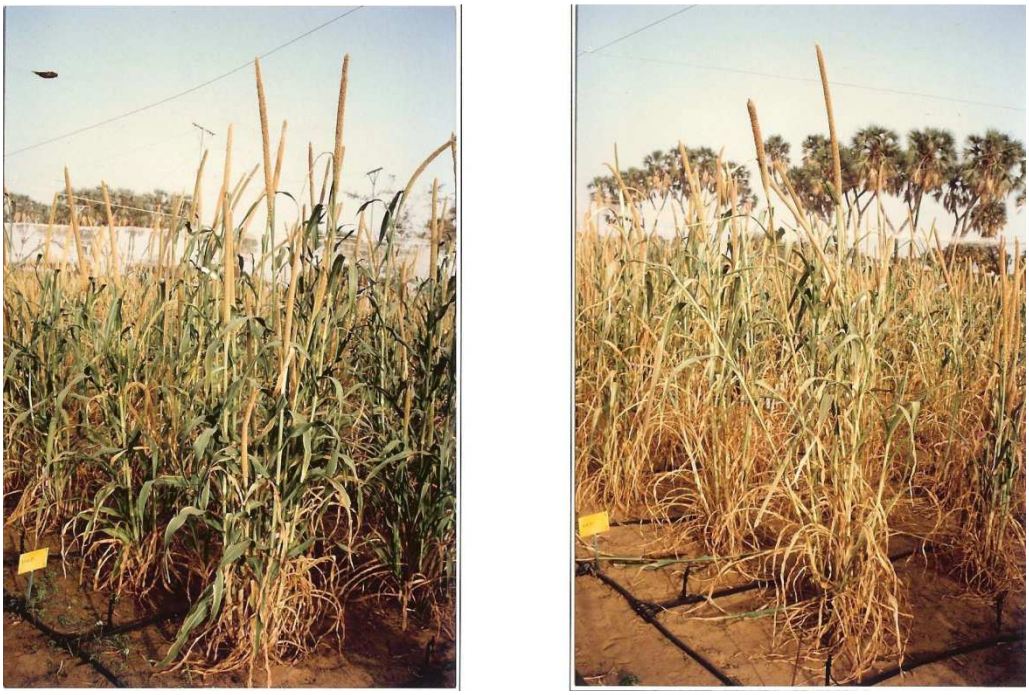

Image 2 *– Poquets de mil, témoins à gauche et traitement sec depuis 15 jours à droite (arrêt à 50% de floraison), variété HKP, essai rendement et surface foliaire élevés (1992), Niamey, Niger.*

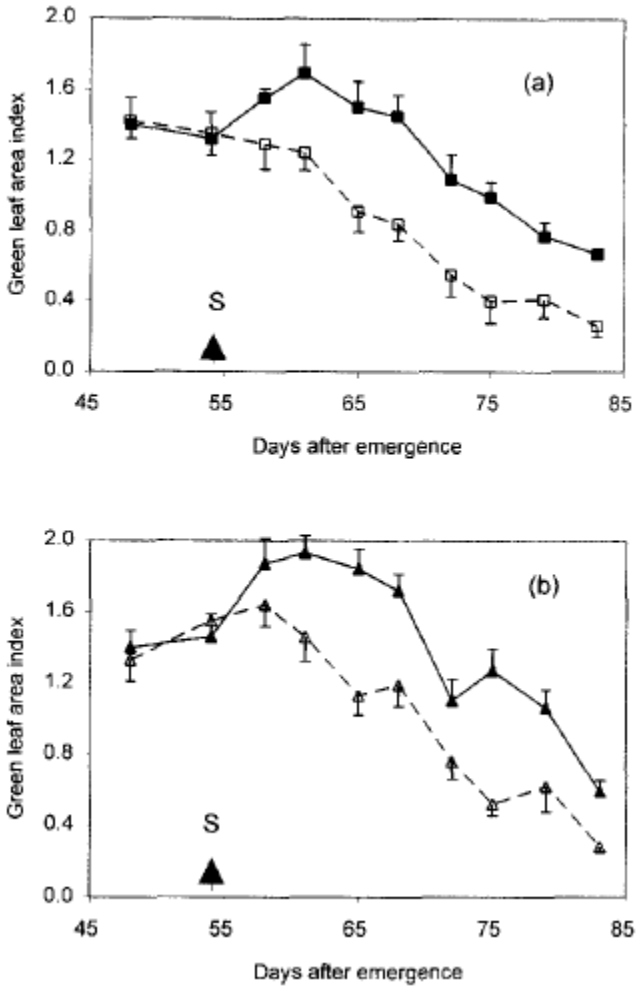

Figure 4 *– Variation d'indice foliaire vert dans l'essai à fort tallage pour les traitements témoins (symboles pleins) and secs (symboles ouverts) pour les variétés IC30(a) et HKP(b). La flèche indique la date de la dernière irrigation du traitement sec. Les points sont des moyennes avec leurs erreurs types (n=10). Une différence de surface foliaire apparaissait dès la première mesure, 4 jours après la dernière irrigation tandis que les potentiels hydriques foliaires ne se distinguaient qu'après 7ou 9 jours.* ***A3***

Les cultivars ont montré des relations hydriques similaires et une relation générique était observée entre conductance totale du couvert et décroissance de disponibilité en eau du sol (**A3, Figure 5**). Ce principe d'un ajustement global rejoignait les travaux pionniers de Meinzer et Grantz (1990).

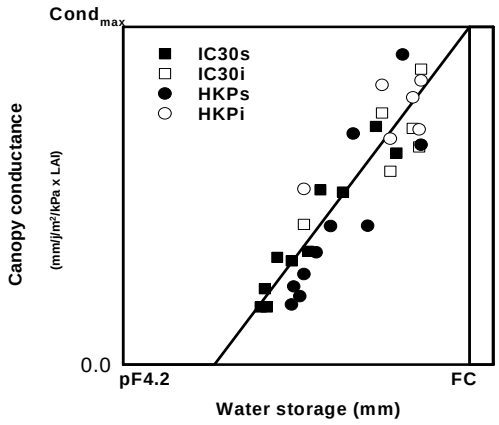

Figure 5 *– Conductance du couvert (estimation porométrique) en fonction de la disponibilité en eau du sol, essai à surface foliaire élevée, variétés IC30 et HKP, traitement témoins irrigué (i) et traitement sec (s) à partir de la floraison.* ***MD3, D3, A3****.*

Le déficit hydrique réduisait nettement la production de biomasse aérienne avec une allocation relative plus forte vers les grains. Au final, le cultivar IC30 dit résistant se distinguait par un rendement supérieur en grain expliqué par une plus forte allocation relative de biomasse vers les grains en relation avec une floraison plus précoce (**MD3, D3**). Grace à la contribution de Laurent Cournac, le modèle conceptuel a été transcrit en modèle numérique de simulation des transferts d'eau et de carbone. La régulation de la transpiration du couvert se fondait sur la relation de la **figure 5**. La disponibilité en eau correspond à une conductance du couvert potentielle, elle peut être réduite par la conductance stomatique dans une gamme bornée, au-delà la diminution de la conductance du couvert est assurée par une sénescence foliaire. Les simulations exploratoires ont confirmé en particulier la très grande sensibilité de la stabilité relative du rendement à l'état initial du peuplement au démarrage de la contrainte : rendement potentiel, surface foliaire, taux de floraison (**MD3**, **D3**). Il est intéressant de noter qu'une étude récente des diversités phénotypiques et génétiques, comparant des prospections faites en 1976 et en 2003, a montré que les cultivars de mil avaient évolué vers une floraison plus précoce en relation avec l'assèchement climatique (Chantereau et al. 2010).

4. Adaptations d'*Acacia raddiana* aux fortes variations interannuelles de contrainte hydrique en climat saharo-sahélien :

Cette action de recherche correspondait à ma première affectation en tant que chercheur ORSTOM. Le programme a été lancé dans le cadre d'un programme européen coordonné par Michel Grouzis (IRD) « Réhabilitation des terres dégradés par des formations pluri-strates au Nord et au Sud du Sahara » (1994-1997). Il s'est ensuite poursuivi au sein d'un second programme européen intitulé « Minimizing competition in dryland agroforestry » (1998-2001), piloté par Douglas Deans (CEH Edimbourg). L'objectif général était de préciser l'écophysiologie hydrique d'une espèce ligneuse autochtone multi-services, particulièrement adaptée aux conditions les plus arides et sous- utilisée dans les programmes de réhabilitation : *Acacia tortilis (Forsk.)* Hayne *ssp. raddiana* (Savi). Le projet était réalisé en coopération avec le département de Biologie Végétale de l'Université Cheick Antha Diop de Dakar (Pr. E. Akpo), j'encadrais directement deux étudiants en master et doctorat (A.L. Diagne et V.C Goudiaby) et d'autres en co-encadrement avec E. Akpo.

Image 3 *– Peuplement d'Acacia raddiana (Umbrella thorn acacia) de la station de Souilène, précipitation annuelle moyenne de 280 mm, évapotranspiration potentielle moyenne de 2300 mm, zone sylvo-pastorale du Nord-Ferlo, Sénégal.*

Les objectifs spécifiques étaient de quantifier la transpiration journalière, ses variations saisonnières et interannuelles en fonction des conditions pluviométriques et atmosphériques.

La transpiration totale et la contribution du pivot racinaire ont été estimées par une mesure des flux de sève fondée sur la méthode à dissipation thermique transitoire décrite au paragraphe 2 (**EM1, A5**).

Transpiration totale

Le premier fait remarquable était la maintenance d'un niveau conséquent de transpiration 10 mois sur 12 malgré la brièveté de la saison des pluies et la faible disponibilité en eau en surface. Le deuxième aspect était la relative stabilité du cycle annuel de transpiration et de la consommation totale malgré des variations interannuelles importantes de demande évaporatoire et d'apport d'eau (**A7**). Le troisième point était un fort contrôle hydrique attesté par la faiblesse et la constance de la conductivité hydraulique totale indépendamment de la saison sèche et de la décroissance du potentiel hydrique de base (Figure 6).

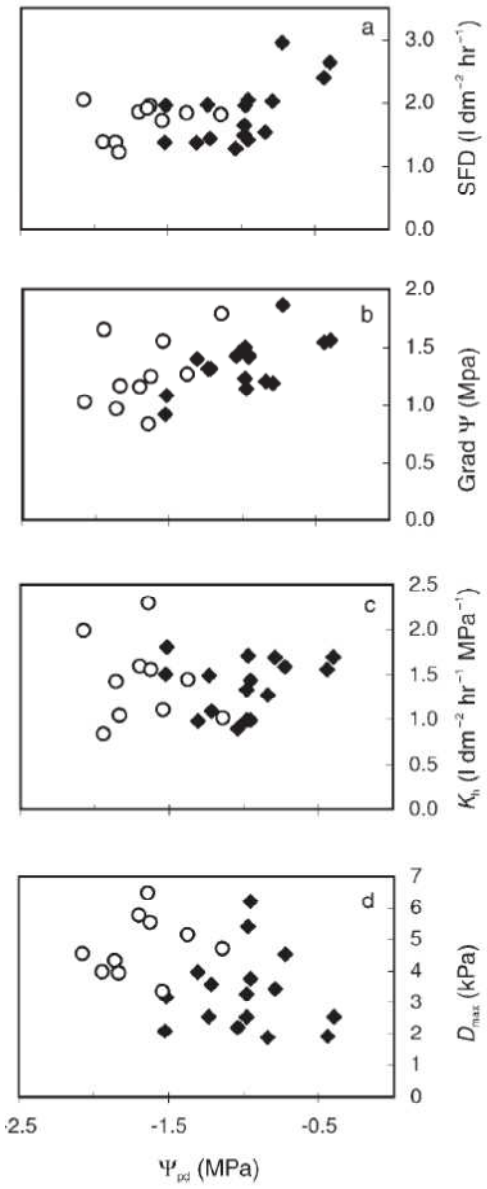

Figure 6 *– Relations entre potentiel hydrique foliaire de base (Ψpd) et a) densité maximale de flux de sève (SFD), b) gradient maximum de potentiel hydrique foliaire (Grad Ψ), c) conductivité hydraulique totale racines-feuilles (Kh) et d) déficit maximal de pression de vapeur saturante (Dmax). Mesures en stade de pleine feuillaison comparées entre saison des pluies (symboles pleins) et saison sèche (symboles clairs), moyenne de 3 individus.* ***A7***

Profondeur d'enracinement et fonctionnement du pivot racinaire)

L'indépendance de la transpiration totale par rapport à la disponibilité en eau de surface s'expliquait par des capacités de prélèvements très profondes. Le creusement d'un puits jusqu'à la nappe permanente, à 31 m de profondeur, confirmait la très faible disponibilité en

eau dans les horizons intermédiaires et révélait la présence de racines jusqu'au toit de la nappe (Figure 7, **A7**).

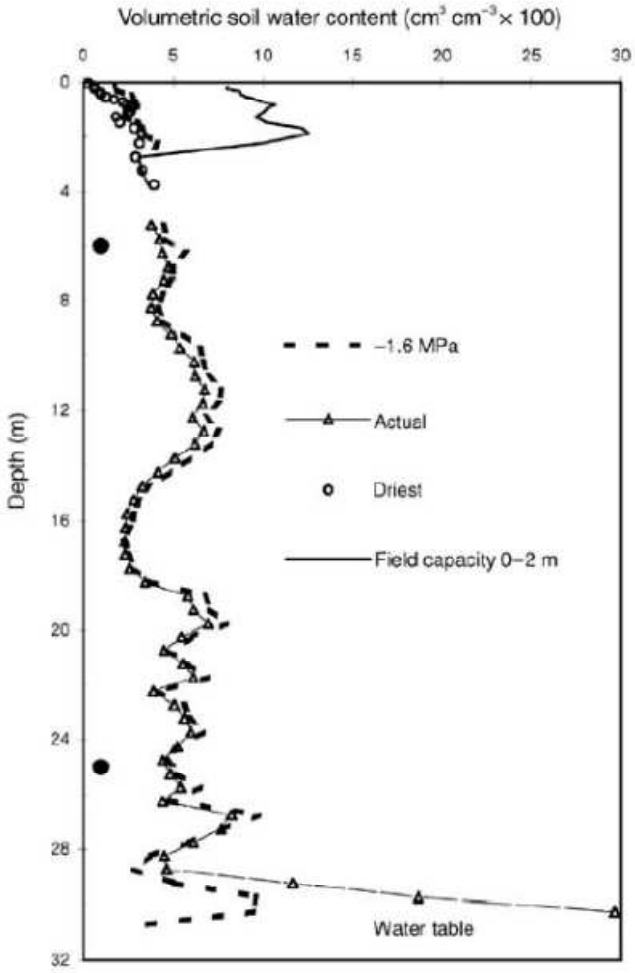

Figure 7 *– Profil d'humidité volumique jusqu'à la nappe dans la station de Souilène : valeurs mesurées (triangle ouvert) et valeurs équivalentes à pF 4.2 (trait discontinu). Le profil à la capacité au champ est figuré sur les deux premiers mètres (trait continu). Les ronds noirs représentent les profondeurs auxquelles des racines de diamètres supérieurs à 2 mm ont été trouvées.* **A7**

Une contribution majeure du pivot racinaire était attestée par la grande similarité entre la dynamique et la quantité de flux de sève brute circulant annuellement dans les troncs et les pivots racinaires (**C2**).

Contrôle hydro-climatique de la feuillaison.

Dans le détail, la dynamique des transpirations montrait certaines variations interannuelles corrélées à la phénologie foliaire. La phase de pleine feuillaison, déterminée par les pics de feuillaison et défeuillaison, pouvait varier de plusieurs mois à la fois en termes de position et

de durée. Le contrôle environnemental de cette variabilité faisait l'objet de débats dans la littérature (Eamus and Prior 2001). Les travaux de Venceslas Goudiaby en master et en doctorat ont abordé ce thème. Ils avaient l'originalité de combiner une approche de phénologie « qualitative » sur un grand nombre d'individus (Grouzis&Sicot 1980) avec une approche « quantitative » sur les rameaux terminaux (divisés en unités de croissance) d'un nombre restreint d'individus selon la méthode architecturale initiée par Hallé et Oldeman (1970) et transmise par un collègue botaniste de l'unité AMAP (E. Nicolini). Au final les paramètres atmosphériques, et le déficit de pression de vapeur de l'air en particulier, constituaient les meilleures variables de prédiction des variations interannuelles de pics de feuillaison et défeuillaison (**A6,** Figure 8).

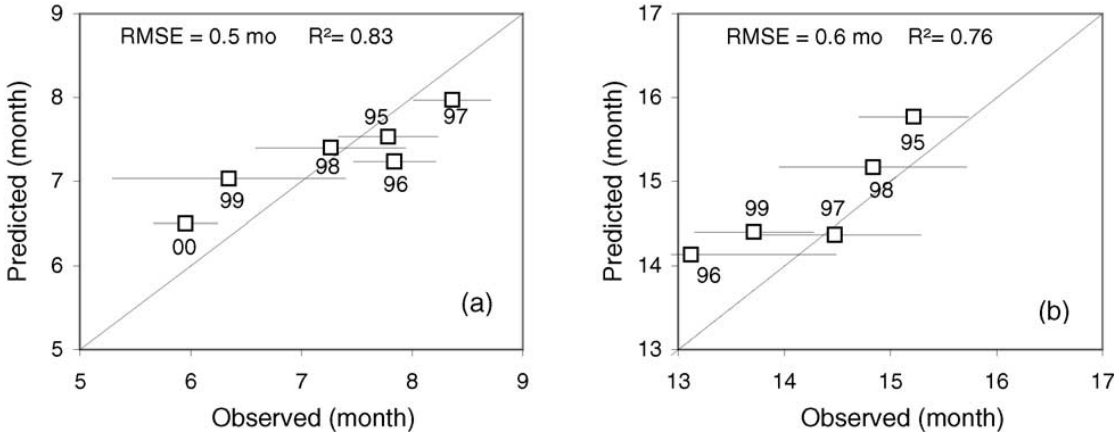

Figure 8 *– Variations interannuelles des dates de pics de feuillaison (a) et de défeuillaison (b) observées et prédites par un modèle basé sur la dynamique du déficit maximal de pression de vapeur (moyenne des 15 jours précédents). Les étiquettes précisent l'année du début du cycle phénologique et les barres horizontales indiquent les écarts types (moyenne de 39 individus). Le comptage en mois supérieurs à 12 correspond au cycle phénologique à cheval sur deux années calendaires.* ***A6***

Ces travaux sur la variation la phénologie foliaire moyenne d'un peuplement ont été complétés par une analyse des variations spatiales individuelles en fonction de l'humidité du sol en surface dans les travaux de master et doctorat de Mayécor Diouf (**EM8**, **ED3**). Ces variations spatiales d'humidité du sol influençaient à la fois l'état hydrique des arbres, les durées et les densités de feuillaison. Au final pour cette espèce, le patron moyen de phénologie foliaire apparaissait adapté aux conditions locales de disponibilité en eau, profonde et en surface, tandis que les variations interannuelles constitueraient un ajustement fin aux conditions atmosphériques de l'année.

Fonctionnement de l'unité foliaire et croissance cambiale

Cette étude a particulièrement comparé une année relativement favorable climatiquement (1998 : précipitations de 272 mm avec irrigation localisée complémentaire et une évapotranspiration cumulée de 2212 mm) avec une année plus contrainte (1997 : précipitations de 146 mm et une évapotranspiration cumulée de 2331 mm). La transpiration totale en année favorable était seulement supérieure de 20% en saison des pluies et de 9% en cumul sur le cycle phénologique annuel. La phénologie « quantitative » montrait qu'en 1998 la surface foliaire maximale, mesurée en fin de saison des pluies, était multipliée par deux via la démographie foliaire (**ED2**). Dans ces conditions, les travaux de Doctorat de Mr. Lamine Diagne visaient à comparer, entre ces deux années, le fonctionnement hydrique à l'échelle de la feuille sur la base du potentiel hydrique foliaire, de la conductance stomatique, et de la transpiration (**ED1**). Le fonctionnement était remarquablement similaire et différait seulement en fin de saison des pluies avec, en année favorable, un potentiel de base moins négatif et une conductance stomatique maximale plus grande. Toutefois un plus faible déficit de saturation de l'air induisait une transpiration unitaire sensiblement inférieure. En intégrant les variations de surface foliaire, ces résultats expliquaient la relative proximité de la transpiration totale. Par contre, la différence de croissance cambiale aérienne était spectaculaire : quasi-nulle en 1997, +0.5 % en diamètre de charpentière, et + 6% en 1998 (**A7**), en cohérence avec la différence de surface foliaire et donc a priori avec une capacité photosynthétique plus élevée.

Adaptation d'A raddiana

Au final, il apparait que l'adaptation de cette espèce à son environnement aride repose sur une belle stratégie d'évitement fondée sur son caractère phréatophyte. L'intégration d'ajustements à différentes échelles permet à l'arbre de valoriser les périodes relativement favorables tant atmosphérique qu'édaphique pour sa photosynthèse et sa croissance.

5. Plantation d'hévéas matures en zone tropicale sèche sous-optimale:

Dans les conditions climatiques contraignantes du Nord-Est de la Thaïlande, l'objectif général était de caractériser, via une approche hydraulique plante-entière, les régulations hydriques, le niveau de stress et ses liens avec une réaction particulière de nécrose des vaisseaux laticifères. Ces objectifs étaient adressés dans le cadre de trois programmes contractuels décrits précédemment dans la liste de participation à des contrats de recherche. Les travaux étaient réalisés dans le cadre d'un réseau pluridisciplinaire et pluri-institutionnel, mes actions propres étaient conduites en coopération avec l'Université de Khon Kaen.

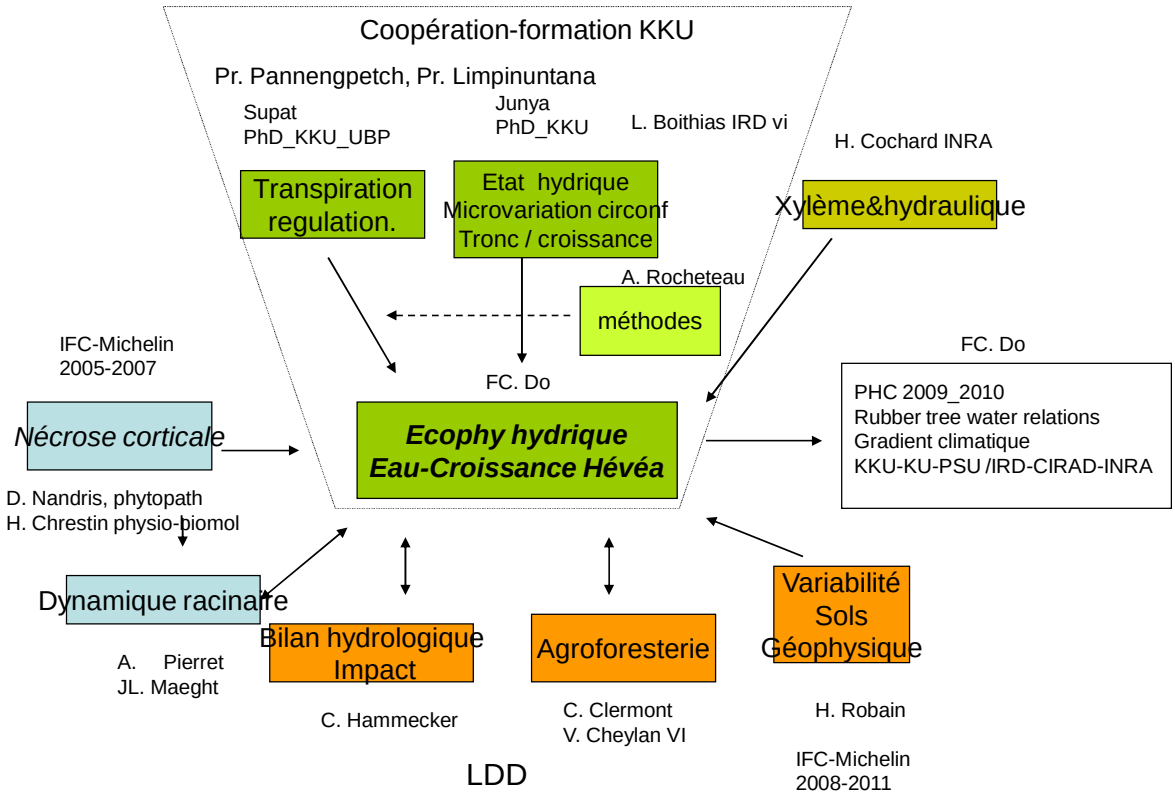

Figure 9: Réseau de recherche Thai 2005-2011

KKU : Khon Kaen University ; UBP: Université Blaise Pascal de Clermont-Ferrand ; KU : Kasetsart University (Bangkok); PSU : Prince of Songklah University (Hat Yai); LDD: Land Development Department; TPN: Trunk phloem necrosis; IFC: Institut Français du Caoutchouc

Le laboratoire était constitué d'une petite équipe avec mes deux doctorants - Mr. Supat Isarangkool, enseignant et Mrs. Junya Junjittakarn étudiante ; une volontaire international, Laurie Boithias et une assistante thaïe. Les deux thèses ont été co-encadrées avec des professeurs Thaïs (Pr. Krirk Pannengpetch et Pr. Viriya Limpinuntana) et Hervé Cochard (INRA) de l'UMR PIAF (Physique et Physiologie Intégrée de l'Arbre Fruitier et forestier) de Clermont-Ferrand.

Image 4 *– Site principal d'étude : plantation mature du Clone RRIM 600 (en 2007,4 ième année de saignée, 12 ans) à Baan Sila (15°N16'23'', 103°E04'51''), village de Khu Muang, province de Buriram au sud du Nord-Est de la Thailande. 6 mois de saison sèche, Précipitation annuelle moyenne 1100 mm.*

Nécrose corticale de l'Hévéa (NEH)

L'objectif était d'étudier les relations potentielles entre un stress hydrique induit par une contrainte édaphique localisée et un symptôme de tarissement irréversible de la production de latex qui s'accompagne d'une nécrose de l'écorce. Les analyses spatiales des arbres NEH au sein d'une plantation de référence ont confirmé une agrégation, à courte distance, des arbres « malades ». Cette observation pouvait effectivement suggérer une contrainte édaphique localisée sachant que la piste d'un bio-agresseur avait été définitivement écartée après plusieurs études (Pellegrin et al. 2006). Toutefois les analyses morpho-métriques, ne montraient pas l'évidence d'une plus forte contrainte locale sur la croissance cumulée des arbres (**A9**, D7). D'autre part l'analyse comparative des systèmes racinaires ne mettait pas en évidence de différence structurelle en défaveur des arbres nécrosés (D10). Enfin, l'analyse du fonctionnement hydrique global (potentiel hydrique foliaire, flux de sève brute, conductivité hydraulique) montrait un stress hydrique saisonnier important mais ne révélait pas de différence entre individus nécrosés et sains (D9). Les résultats étaient cohérents pour réfuter l'hypothèse initiale d'une contrainte hydrique globale. L'hypothèse d'un stress osmotique localisé dans le tronc et causé par la violence des échanges hydriques xylème-phloème lors de la saignée, émise par De Fay et Jacob en 1989, apparait la plus cohérente avec nos observations. L'existence d'un stress osmotique particulier est soutenue par les expressions

moléculaires observées par H. Chrestin (E4). Ce stress récurrent de la saignée déclencherait une réaction nécrotique de défense chez certains individus vigoureux dans des conditions environnementales particulières qu'il reste à préciser.

Contraintes hydriques et régulation de la transpiration

La thèse en co-tutelle Khon Kaen – Clermont-Ferrand de Mr. Supat analysait les régulations de la transpiration saisonnière et testait l'hypothèse de limitations hydraulique interne (**ED4**). La première étape concernait la calibration en laboratoire de la méthode de mesure des flux de sève utilisée et sa validation in situ via le bilan hydrique du sol (**A8**). Les variations de la transpiration des arbres ont pu être ainsi quantifiées pour différent niveaux de contraintes hydriques. Des seuils de contrainte hydrique à la fois atmosphérique et édaphique ont été identifiés (**A11**). La linéarité des relations journalières entre le potentiel hydrique foliaire et densité de flux de sève confirmait la validité d'une description des flux à l'échelle de l'arbre entier via une analogie hydraulique simple suivant l'équation (2) présentée en introduction générale (Figure 10).

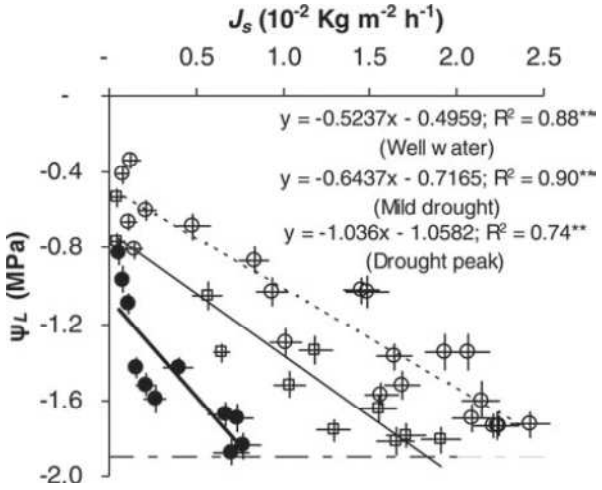

Figure 10 *– Relations entre densité de flux de sève (Js) et potentiel hydrique foliaire (Ψl) pour trois périodes à disponibilité en eau du sol contrastée : sans contrainte (rond clair), dessèchement intermédiaire (carré clair), dessèchement sévère (rond noir). Chaque point représente la moyenne de 6 arbres instrumentés.* ***A11***

Un comportement à tendance isohydrique a été également mis en évidence par la stabilité du potentiel hydrique foliaire minimum lors du dessèchement du sol (Tardieu et Simonneau 1998). La décroissance de la transpiration est alors principalement expliquée par une décroissance non linéaire de la conductivité hydraulique totale sol-feuille en fonction de la disponibilité en eau du sol (Figure 11).

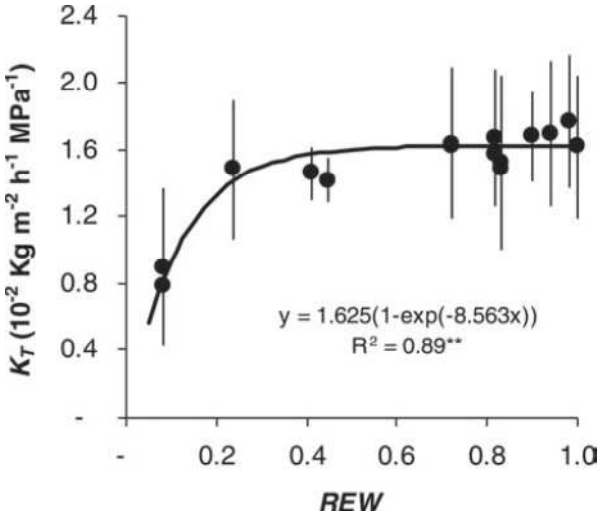

Figure 11*– Conductance hydraulique totale (Kt) en fonction de la disponibilité en eau (REW) au stade de pleine feuillaison en saison des pluies. Les barres verticales représentent les écarts types (n =6).* ***A11***

Il était aussi remarquable de noter la stabilité de la conductance hydraulique maximale sur une grande plage de disponibilité en eau (au dessus de 0.4 REW). Ces résultats ont été intégrés dans le modèle hydraulique minimaliste « E_{crit} » (**ED4**, **A11**) suivant les principes décrits dans le modèle de Sperry (1998) et la synthèse de Cruiziat et al. (2002). La transpiration réelle correspond à la valeur minimale prise entre (1) une transpiration potentielle climatique (E_{clim}), définie par les caractéristiques du couvert et la demande climatique, et (2) la transpiration critique (E_{crit}) déterminée par les limitations hydrauliques sur le circuit sol-racines-feuilles et la surface de xylème conducteur par unité de surface au sol.
Sans aller dans les détails, E_{crit} est déduite de la densité maximale critique de flux en reformulant l'équation (2) de l'introduction à l'approche hydraulique plante entière:

$$Jcrit = K_t [\Psi_d - \Psi_{crit}] \qquad [10]$$

Avec K_t, la conductance hydraulique totale, et Ψ_d, le potentiel hydrique foliaire de base variant en fonction de la disponibilité en eau du sol pour les racines, et Ψ_{crit}, le potentiel hydrique minimum de régulation observé dans les cinétiques comme dans la figure 10. Ce modèle très schématique a simulé correctement les régulations de la transpiration observées sur une période de 6 mois en saison des pluies, combinant ou non contraintes édaphique et évaporatoire (**A11**, Figure 12). Indépendamment de la disponibilité en eau du sol, la régulation de la transpiration au delà d'un certain seuil de demande évaporatoire est ainsi

directement expliquée par la valeur maximale de conductivité hydraulique racine-feuille et la valeur minimale-critique du potentiel hydrique foliaire.

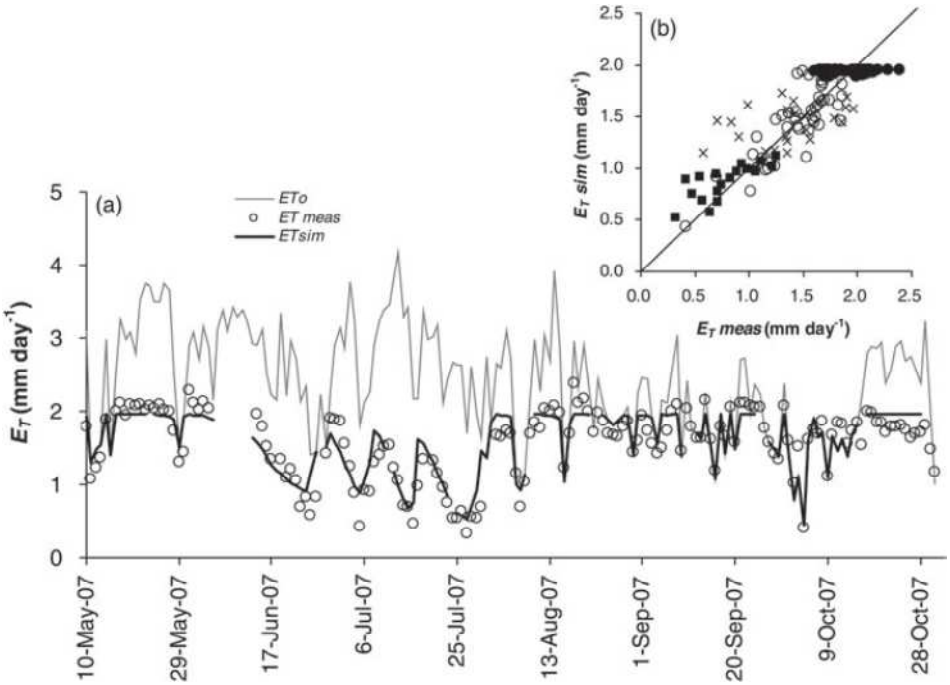

Figure 12 *– Evolution journalière des transpirations mesurées (ETmeas) ou simulées (ETsim), avec le modèle E_{crit}, et de l'évapotranspiration potentielle de référence (ET_0). Le modèle, calibré sur 14 jours, est testé ici sur les 146 jours restants.* ***A11***

Il est intéressant de noter que la croissance radiale des troncs atteignait ses valeurs maximales entre mi-aout et mi octobre à la période de plus faible régulation stomatique, indiquée par le ratio E_{crit}/E_{clim} ou ET/ET_0 de la Figure 12. Il est ainsi vraisemblable que la contrainte évaporatoire joue un rôle très important dans les retards de croissance observés chez les hévéas plantés dans le Nord-est de la Thaïlande. Nous avons pu confirmer cela dans une jeune plantation (**A15**).

Informations de stress données par la microdendrométrie

La thèse de Mrs Junya approfondissait l'évaluation du stress hydrique induit par la saignée du latex via le suivi à court pas de temps des micro-variations de volume des troncs (**ED5**). L'intérêt des mesures micro-dendrométriques pour un suivi fin du stress hydrique et de la croissance est établi depuis longtemps chez les arbres fruitiers (Kozlowski 1971, Fernandez et Cuevas, 2010) toutefois malgré des travaux très pionniers (Pyke 1941, Gooding 1952) elles sont peu utilisées chez l'hévéa (Silpi et al. 2006). Les enregistrements réalisés via des micro-dendromètres circonférentiels ont confirmé des cycles de contraction diurne et expansion

nocturne liés au processus de mobilisation hydrique induit par la transpiration. Ces amplitudes étaient similaires entre arbres à proximité et au même niveau du tronc, elles variaient surtout suivant le niveau de contrainte hydrique du jour et en particulier avec la demande évaporatoire (**A13, A14**). Les croissances journalières sont par contre très variables en valeur absolue entre individus. La saignée nocturne du latex engendre une contraction marquée sous l'encoche, atteignant 30% de la contraction diurne. En comparant jours de repos et jours de saignée, nous avons établi que ce stress hydrique localisé n'avait pas d'impact sur le potentiel hydrique foliaire et la croissance du jour même (**A14**). Toutefois il est vraisemblable que la récupération rapide du volume après saignée ait un coût osmotique et in fine un cout énergétique élevé à plus long terme. Ce cout se rajouterait au puits de carbone induit par la sortie du latex et permettrait de mieux expliquer le fort déficit de croissance lié à la saignée (Silpi et al. 2006).

Densité et profondeur du système racinaire

Les profils de densité racinaire montraient une densité forte dans l'horizon superficiel, au dessus de 40 cm et une densité faible mais non négligeable se maintenant jusqu'à 4 m de profondeur (B8, D7, D9). Ces observations suggèrent simultanément une forte capacité d'extraction en surface et des possibilités de prélèvements sur une grande profondeur généralement non considérée.

Conséquences des contraintes hydriques sur la croissance et la production

Elles ont été abordées via le modèle WaNulCas (VanNoordwijk et Lusiana, 1999) adapté à l'Hévéa par les mêmes auteurs (http://www.worldagroforestry.org/sea/Wanulcas). L'expérience a montré que ce modèle peut explorer les relations entre contrainte hydrique, croissance radiale et production avec des ordres de grandeur plausibles. Toutefois, il est encore trop imprécis et nécessite des améliorations importantes pour être opérationnel dans nos conditions expérimentales (**A12**). Deux voies d'amélioration ont été identifiées. La première concerne le bilan hydrique du sol avec en particulier la nécessité de prendre en compte la variabilité spatiale ligne-interligne de plantation dans les phénomènes d'infiltration et de bilan hydrique du sol. La deuxième concerne le module de transpiration. Dans ce module, la transpiration répond linéairement à la demande évaporatoire, la disponibilité en eau du sol est la seule contrainte de la transpiration contrairement à nos observations. Il en résulte de large surestimation de transpiration sous forte demande évaporatoire. Cette nécessité d'une modélisation de la contrainte atmosphérique est mentionnée pour de nombreuses espèces d'arbre et de culture (Bréda et al. 2006, Craufurd 2013). Ce résultat

conforte l'intérêt d'introduire dans le module de transpiration des limitations hydrauliques internes comme celles démontrées dans les travaux de doctorat de Mr. Isarangkool (**A11**). Toutefois il reste à voir comment ces limitations varient suivant l'âge, le clone, les conditions environnementales et les pratiques.

6. Conclusion.

Les couples plante-environnement et les questions étudiées ont été assez différents dans le détail (Mil en zone sahélienne, *Acacia tortilis* en zone saharo-sahélienne, *Hevea brasiliensis* en zone tropicale sèche) mais la synthèse des résultats fournit certains éléments de réponse aux questions génériques posées en introduction.

Applicabilité de la mesure des flux de sève brute en environnement contraignant

L'intensité de rayonnement solaire, l'ouverture des peuplements ou la proximité du sol génèrent des gradients thermiques le long des structures conductrices, racines et troncs, qui viennent perturber la méthode a dissipation thermique continue (Granier 1985). Pour pallier à cette limite, j'ai développé une évolution à chauffage transitoire qui conserve la simplicité de la méthode originale et peut s'appliquer à une simple aiguille radiale. Elle a permis d'acquérir de longues séries temporelles cohérentes dans des conditions difficiles. Elle constitue une alternative ou une complémentarité à de nouvelles méthodes de mesure en transmission thermique, plus précises a priori (Vanderguchte et Steppe, 2012) mais aussi plus couteuses et complexes à multiplier sur le terrain, a fortiori dans des conditions de recherche tropicale en coopération. Le signal thermique transitoire utilisé a suscité d'autres applications méthodologique (Masmoudi et al. 2012, Reyes-Acosta et al. 2012) qui enrichissent le débat et favorisent les améliorations.

Stratégies de résistance et perspectives de progrès

Pour les espèces et les écosystèmes étudiés, les résultats confirment la prédominance des stratégies sécuritaires d'esquive et d'évitement de la déshydratation par rapport aux stratégies de tolérance mais ne suggèrent pas que l'introduction de plus de tolérance soit toujours souhaitable et prioritaire. Dans le cas du mil, compte tenu de l'intensité des contraintes et des variabilités interannuelles, une plus grande tolérance absolue qui maintiendrait la croissance végétative aérienne en début de contrainte apparaît une stratégie trop risquée. Alors qu'une optimisation du calage du cycle de vie suivant les environnements ciblés, un accroissement de la plasticité d'allocation de la biomasse via l'individu (par le tallage) et les pratiques culturales (cf. semis en poquet, densité de démariage) et une amélioration du micro-

environnement (agro-foresterie) apparaissent comme des voies plus pertinentes. Pour *Acacia raddiana*, l'espèce est native et très bien adaptée, le challenge de l'amélioration de ses services écosystémiques, réside plus dans une meilleure gestion du peuplement, favorisant la régénération, une densité optimale et une exploitation raisonnée. Le cas des plantations d'*Hevea brasiliensis* dans le Nord-est de la Thaïlande est différent. L'espèce est exploitée intensivement dans des environnements à contrainte hydrique (édaphique comme atmosphérique) éloignées de son écosystème d'origine, l'Amazonie, ou des zones traditionnelles de culture du sud du Sud-est asiatique. D'autre part, la saignée du latex, qui est manuelle et très exigeante en temps de main d'œuvre, ne permet pas de décroitre nettement la densité de plantation. Dans ce cas, l'introduction de traits de tolérance favorisant le maintien de la photosynthèse en début de contrainte hydrique apparait intéressante dans le cas de déficit modéré. Toutefois dans le cas d'un déficit sévère et prolongé, un tel comportement favorise l'épuisement des ressources et la mort des individus. D'autre part, en fonction du prix du latex, une irrigation de complément est peut être envisageable dans certaines situations. Et l'adaptation à une sécheresse atmosphérique, qui demeure malgré l'irrigation, peut nécessiter la sélection de variétés particulières. Ces éléments de réponse soulignent l'importance de caractériser en détail les scenarii de contrainte hydrique attendue en relation avec les couples environnement-pratiques culturales afin de préciser les traits d'adaptation les plus opportuns (Tardieu 2012).

Approche hydraulique plante-entière

Dans tous les cas d'étude, l'approche hydraulique plante entière a fourni un cadre satisfaisant pour décrire les principales réponses éco-physiologiques et le comportement global sur les aspects hydriques. Elle a permis de proposer des modèles mécanistes minimalistes d'interprétation des régulations de la transpiration. Ces modèles, basés sur les notions d'ajustement de la conductance du couvert ou de la conductivité totale racines-feuilles, reflètent des propriétés émergentes, des convergences fonctionnelles, observées à l'échelle de l'individu ou du peuplement.

La prédominance des stratégies sécuritaire d'évitement de la déshydratation dans le cas des espèces étudiées se traduit par une certaine homéostasie hydrique, un comportement à tendance isohydrique (Tardieu et Simonneau 1998) qui disqualifie l'usage du potentiel hydrique foliaire minimum comme indicateur de la contrainte environnementale. A l'inverse les effets étaient spectaculaires sur la croissance végétative aérienne comme dans le cas de l'acacia ou de l'hévea (non publié), ou sur l'allocation de la biomasse aux organes prioritaires comme dans le cas du mil. L'inclusion des relations eau-carbone qui n'a été que partielle dans

mes travaux donne plus de profondeur à l'analyse des réponses écophysiologiques. La « stratégie première » des plantes (Reich et al. 2003) vise avant tout à croitre et se reproduire en utilisant au mieux les ressources disponibles (lumière, eau et nutriments), et le régime hydrique n'est pas une fin en soi. Un modèle numérique intégrateur eau-carbone apparait complémentaire de l'approche hydraulique plante-entière. Si les simulations sont cohérentes, il permet d'analyser l'intégration de processus et d'extrapoler les résultats à d'autres situations car une autre limite de l'approche plante-entière in situ est sa lourdeur expérimentale. Le modèle SPA (Williams et al. 1996) a par exemple fait ainsi l'objet de plusieurs utilisations intéressantes afin d'interpréter les réponses de l'arbre à la contrainte hydrique à différentes échelles d'espace et de temps (Williams et al. 2001, Wright et al. 2013).

7. Perspectives

UMR Eco&Sols et orientation thématique

Depuis janvier 2010, mes activités se poursuivent au sein de l'UMR Eco&Sols « Ecologie fonctionnelle & biogéochimie des sols et des agro-écosystèmes ». Dans un but d'intensification écologique de l'agriculture, le projet scientifique de l'unité est structuré en 3 thèmes : 1) Sols, activités biologiques et réseaux trophiques ; 2) Nutriments et intensification écologiques ; 3) Carbone et changement globaux. Au sein du thème 3, la question générale traitée est : « Quels sont les facteurs et processus majeurs qui déterminent la production et la séquestration du carbone au sein des agro-écosystèmes ? ». L'objectif finalisé est, dans un contexte d'intensification écologique et d'adaptation des agroécosystèmes aux changements globaux, d'identifier les usages et modes de gestion des terres qui maximisent les services écosystémiques de production et de régulation : intrants, introduction de génotypes performants, gestion des peuplements et agroforesterie, mode de gestion du sol.

Dans ce cadre, mon objectif de développer deux axes fédérateurs de recherche, un axe méthodologique sur la mesure des flux de sève et un axe scientifique sur les relations entre comportement hydraulique et bilan de carbone de la plante et du peuplement.

7.1 Mesure des flux de sève.

La mesure des flux de sève est un atout pour une approche fonctionnelle plante–entière des arbres dans les agroécosystèmes. C'est une méthode centrale des sites tropicaux instrumentés actuel et futurs d'Eco&Sols. Je compte continuer à développer la méthode à dissipation thermique transitoire afin d'améliorer sa précision et sa simplicité d'utilisation. Cela est

d'autant plus réalisable qu'Alain Rocheteau, l'ingénieur collaborateur du départ de cette aventure, rejoint Eco&Sols.

La méthode transitoire sous sa forme actuelle **(A10)** présente plusieurs limites. La première est la résolution de mesure dans le temps. Au mieux, on ne peut effectuer qu'une mesure par cycle de 20 minutes. Deuxièmement, le système de mesure suppose une stabilité de la densité du flux pendant les 10 minutes de chauffage, ce qui peut introduire des imprécisions durant des phases de variation rapide. Troisièmement, comme précédemment mentionné, la méthode apparait imprécise pour des densités de flux très faibles c'est-à-dire < 0.5 Ldm-2 h-1 (**A11**, Reyes-Acosta et al. 2012). Enfin, comme pour la méthode originale, la généricité de la calibration, indépendamment du milieu poreux et du contact sonde-xylème, n'est pas évidente (Bush et al. 2010, Steppe et al. 2011, Wullschlegger et al. 2010). Pour la méthode transitoire, nous avons pu noter via plusieurs installations sur une même branche que la normalisation par le signal à flux nul, ne suffit pas à réduire complètement les différences liées aux effets d'insertion et de contact sonde-bois conducteur (**ED5, A8**).

L'objectif du projet de développement est de réduire les limites précédentes en combinant une réduction du temps de chauffage avec un nouvel index thermique. L'index thermique actuel repose sur une analogie empirique avec la méthode originale de Granier. Toutefois certaines bases théoriques et expérimentales existent pour une méthode très similaire de chauffage transitoire avec une sonde unique, elle est utilisée pour déterminer la conductivité thermique ou les variations d'humidité ou de potentiel hydrique de sols (Benet et al. 1977, Shiozawa et Campbell 1990, Bristow et al. 1994, Reece et al. 1996).

En considérant le cas d'un capteur cylindrique, homogène, initialement en équilibre thermique avec le milieu extérieur, dissipant une énergie électrique constante dans le temps et pour des temps longs, l'équation simplifiée reliant l'accroissement de température de la sonde au temps est la suivante :

$$T_{(t)} - T_{(0)} = (q/4\pi\lambda) \ln (t-t_0) + d \qquad [11]$$

Avec $T_{(0)}$ la température initiale, q l'énergie dissipée par unité de longueur et de temps, λ la conductivité thermique, t_0 la correction de temps pour tenir compte de la dimension finie de la sonde et des résistances de contact entre la source de chaleur et le milieu autour de la source, d est une constante. On voit que l'effet « insertion et contact sonde-xylème » est pris ici en compte.

Dans une gamme de temps à définir, la relation entre T et ln(t) est généralement linéaire et on peut déduire λ par la différence de température entre deux temps et l'équation (11). Ensuite on peut analyser l'effet convectif du flux sur la conductivité thermique en considérant la forme générale déjà évoquée (équation 4):

$$\lambda (u) = \lambda 0 (1+ \alpha u^{\beta}) \qquad [12]$$

et in fine déduire u d'un rapport entre $\lambda / \lambda 0$.

Les premiers tests de cette approche simplifiée sont encourageants. Elle devrait permettre de réduire le temps de chauffage avec un nouvel index thermique tout en améliorant la sensibilité aux faibles flux et en réduisant les effets des contacts sonde-xylème. L'objectif est d'avancer ce projet en s'appuyant sur une collaboration avec le laboratoire de Mécanique et Génie Civil de Montpellier (CNRS-UM2, JC. Benet).

7.2 Comportement hydraulique et bilan de carbone

Le but est de développer un axe scientifique fédérateur recherchant dans quelle mesure le comportement hydraulique plante-entière peut contribuer à mieux décrypter les relations eau-carbone et l'influence sur ces relations de gradients ou changements climatiques, de variations à l'interface sol-racines, de modifications de pratiques culturales et de choix de génotypes. Il s'agit de 1) de fédérer autour de cet axe des compétences en écologie, écophysiologie, pédologie et modélisation qui existent dans l'unité et 2) d'inscrire cet axe dans des collaborations avec des unités faisant référence dans les domaines abordés comme c'est le cas avec l'UMR PIAF et l'hydraulique.

Hypothèses de base

Les hypothèses de travail sont que i) le comportement hydraulique global in situ à des conséquences directes sur les relations eau-carbone-croissance ; que ii) ce fonctionnement in situ est en partie lié aux propriétés hydrauliques des organes conducteurs de l'espèce ou du génotype ; et que iii) la performance relative en terme de croissance de ce « contrôle hydraulique global » dépend du détail des contraintes hydriques rencontrées par l'individu en relation avec le couple conditions pédoclimatiques / pratiques culturales.

Cadre théoriquee des relations eau-carbone basée sur l'hydraulique:

L'idée de base est que les flux entrants de carbone et les flux hydriques sortants sont nécessairement dans un certain équilibre compte tenu des contraintes structurelles (surface foliaire, appareil conducteur) et fonctionnelle (régulation stomatique). Les couplages entre 1)

conductivité hydraulique et assimilation (Broodribb et al. 2002, 2005, 2007) et ii) regulation stomatique et vulnérabilité à la cavitation (Cruiziat et al. 2003, Choat et al. 2013) illustrent ce point.

Les écologues décrivent le comportement des plantes sur la base de l'économie du carbone et de la valorisation des ressources du milieu : lumière, eau, nutriment, température (Grime 1977, Reich et al. 2003, Wright et al. 2004). Les modalités d'utilisation des ressources en fonction des contraintes du milieu ont été analysées à travers une énorme gamme d'espèce et de biomes grâce à une approche corrélative par traits fonctionnels intégrant des traits hydrauliques (Reich et al. 2003, Sack et Hoolbrook 2006). L'existence de groupe de traits corrélés positivement ou négativement (compromis) a permis d'identifier des syndromes de traits ou « stratégies » d'utilisation des ressources ayant des conséquences sur la survie et la croissance relative des plantes suivant les milieux. Dans le tableau 1, j'ai mentionné sans être exhaustif les associations positives ou négatives généralement trouvées entre traits hydrauliques et autre traits des relations eau-carbone en les reliant schématiquement aux fonctions de survie ou de croissance. Cela nous ramène au compromis déjà évoqué entre deux stratégies extrêmes, l'une « sécuritaire », conservative, assurant la survie et investissant sur le bilan de carbone à long terme, l'autre « opportuniste » maximisant l'utilisation des ressources et les échanges eau-carbone à court terme, plus risquée en situation de contrainte prolongée. Ainsi une stratégie opportuniste serait symbolisée par une efficience hydraulique élevée correspondant à une forte conductivité hydraulique maximale du xylème. L'assimilation photosynthétique maximale et la vitesse de croissance sont ainsi généralement reliées positivement à l'efficience hydraulique (Brodribb et Feild 2000, Brodribb et al. 2002, 2005, Zhang et Cao 2009). A contrario, une stratégie sécuritaire est symbolisée par une faible conductivité hydraulique maximale associée à une forte résistance à la cavitation. Une plus grande de marge de sécurité hydraulique (Ψ_{min}-Ψ_{50}) induite par une plus forte régulation stomatique apparaît alors comme un trait associée à une stratégie sécuritaire. Une plus grande capacitance hydraulique (stockage, déstockage d'eau) tamponne les relations entre conductivité hydraulique et flux transpiratoire, et vient a priori aussi renforcer la fonction de survie. L'approche trait ouvre la possibilité d'utiliser un nombre restreint de traits ou d'indicateurs pour caractériser un type de comportement.

Tableau 1. Résumé des traits hydrauliques et autres traits généralement associés, positivement ou négativement (compromis), dans les syndromes de bilan de carbone de type croissance lente (sécurité, survie) ou croissance rapide (efficience).

Fonction	Survie	Croissance
Utilisation des ressources	Conservation	maximisation
Traits hydrauliques	Sécurité	Efficience
Conductivité maximale	-	+
Resistance à la cavitation (Ψ50)	+	-
Capacitance (rétention)	+	-
Potentiel minimum (Ψmin)		
Marge de sécurité (Ψmin- Ψ50)	+	-
Autres traits fonctionnels		
Transpiration	-	+
Conductance stomatique	-	+
Photosynthèse nette	-	+
Efficience d'utilisation de l'eau	+	-
Respiration	-	+
Traits structurels		
Surface foliaire totale	-	+
Profondeur racinaire	+	-
Ratio Surface foliaire/xylème	-	+
Surface foliaire spécifique	-	+
Durée de vie des feuilles	+	-
Coût de construction	+	-
Vitesse de croissance	-	+

Complexité *Intra-spécifique/inter-spécifique*

Le cadre théorique précédent est surtout supporté par des travaux à l'échelle interspécifique, toutefois il a été aussi utilisé pour analyser les relations avec les traits hydrauliques dans des études à l'échelle intra-spécifique (Vander Willigen and Pammenter 1998, Ducrey et al. 2008). Mais les résultats peuvent être alors plus complexes. D'abord, Il apparait que la plasticité phénotypique joue un rôle majeur dans l'adaptation relative aux contraintes (Martinez-Vilalta et al. 2009, Wortemann et al. 2011). C'est-à-dire qu'entre populations, la valeur absolue du trait peut être similaire, mais que ce qui distingue les populations adaptées aux milieux les plus contraignants, c'est une plus grande plasticité du trait (Wortemann et al. 2011). Une autre référence à la complexité intra-spécifique est qu'en analysant des gammes

de variation plus réduite, on peut observer des résultats à l'opposé de la théorie, comme des croissances sans contrainte reliées positivement à la résistance à la cavitation (Fichot et al. 2010). La croissance sous contrainte hydrique est une réponse complexe multifactorielle où bien évidemment d'autre facteurs que les traits hydraulique peuvent jouer un rôle important comme par exemple l'interception de la lumière liée à l'architecture de la canopée, l'acclimatation de la photosynthèse, la profondeur racinaire, l'allocation du carbone à la croissance du tronc. Cette complexité soutient l'intérêt de s'appuyer sur un modèle d'analyse intégrant les processus majeurs à différentes échelles d'espace (feuille, canopée, peuplement) et de temps (journée, saison humide, saison sèche, année) afin d'aider à l'interprétation des résultats.

Modélisation

La modélisation occupe une place importante dans l'axe de recherche que je souhaite développer. Dans une approche fonctionnelle, elle est nécessaire pour intégrer les processus à différentes échelles d'espace (feuille, canopée, peuplement) et de temps (journée, saison humide, saison sèche, année) afin d'aider à l'interprétation des résultats. In fine, elle peut aussi permettre aussi de simuler l'effet de variation génotypique, de gradient climatique ou de changement de pratiques (densité, agroforesterie). Cela correspond à l'approche de modélisation « prévisionnelle » animée par Guerric Le Maire dans l'UMR Eco&Sols. Elle s'appuie sur le modèle MAESPA (Duursma et al. 2012). Un modèle détaillé aux interfaces couvert-atmosphère et sol-racines qui a l'intérêt d'avoir une structure de base qui peut intégrer des traits hydrauliques. Ce modèle est utilisé actuellement au Brésil dans des plantations d'Eucaplyptus (variations clonales) et au Costa-Rica sur le café (agroforesterie).

Je suis également intéresse par une modélisation minimaliste plus théorique afin de simuler l'effet d'une typologie de comportement hydraulique, sur les relations eau-carbone en fonction de conditions pédo-climatiques schématiques. Le modèle « E_{crit} » développé avec Mr. Supat (**ED4, A11**) est un exemple de modèle minimaliste. Il s'agit de décrire des tendances et de trouver des points de basculement. L'analyse récente de Manzoni et al. (2013) sur le compromis entre sécurité et efficience hydraulique en est un bon exemple. La diversité des espèces et des écosystèmes étudiés dans l'UMR peut constituer un référentiel intéressant de données pour ce type d'approche .

8. Perspectives à court terme

Les perspectives à court terme correspondent à trois projets soumis ou en cours de validation.

« Croissance et hydraulique chez l'Hévéa ».

Il s'agit d'un projet que je coordonne et qui a été soumis à l'Institut Français du Caoutchouc. Sa durée est de 4 ans (2013-2016). Il est cours de validation et a obtenu un préfinancement en 2013. L'objectif est très proche d'un premier test des hypothèses générales précisées au paragraphe 7 sous l'angle variabilité du génotype. Cela explique mon intérêt à donner une extension et une dimension plus importante à un projet qui préexistait et s'achevait (Partenariat Franco-Thai Hubert Curien « New drought phenotyping method » 2011-2012 RRIT-PIAF-CIRAD coordonné par S. Herbette). Le projet phase 2 qui contient plusieurs encadrements ou co-encadrement de doctorants est détaillé au paragraphe suivant.

« Ramses » : **R**esilience des **A**grosyste**M**es et des **S**oci**E**tes en Afrique **S**ubsaharienne : place du karite (*Vitellaria paradoxa*) et du gao (*Faidherbia albida*)

Ce projet est coordonné par J. Seghieri (IRD UMR HydroScience Montpellier). Il a été soumis au programme ANR Agrobiosphère (2013-2016). Le titre est assez explicite sur l'objectif général. Dans le cadre de la tache 2 (l'arbre, viabilité et zone d'influence), j'étudie en binôme avec J. Seghieri l'adaptation et le comportement hydraulique du Karité à son environnement physique et à la taille, cela sur un gradient climatique entre le Burkina Faso (site à 800 mm de précipitation) et le Bénin (1200 mm). L'étude combine approche fonctionnelle plante entière, mesure de traits hydrauliques sur feuilles, tiges et racines et modélisation. Nous co-encadrerons avec J. Sehieri un doctorant africain sur ce sujet.

« Heveadapt » : Viabilité et adaptation des systèmes de plantation d'hévéa dans un environnement socio-économique et climatique changeant.

Le projet est coordonné par P. Thaler (CIRAD UMR Eco&Sols) et il a été soumis au programme ANR Agrobiosphère. L'objectif final est d'analyser comment les petits planteurs d'hévéa peuvent s'adapter et maintenir une exploitation durable face aux changements climatiques et aux profond changements du contexte socio-économique. Je m'occupe de la tache consacrée à l'adaptation au manque d'eau. Elle intègre en fait le projet « Croissance et Hydraulique » et supporte le financement des expériences à la station située au Sud de la Thaïlande en conditions non limitantes qui n'est pas prévu dans la contribution IFC.

9. Projet « Croissance et hydraulique chez l'hévéa : comparaison clonale »

9.1 Moyens institutionnels et humains

Le projet s'appuie sur un partenariat Franco-Thai et un réseau pluridisciplinaire d'équipes françaises. Le premier partenaire Thaï est le Rubber Research Institute of Thailand (RRIT) qui dispose des stations expérimentales. Le deuxième partenaire Thaï est Kasetsart University (KU) qui assure en particulier le cadre académique de coopération pour la formation d'étudiants thaïlandais en master et en doctorat. Dans le réseau français, les UMR et les chercheurs français directement impliqués sont :

- UMR Eco&sols-Montpellier : IRD, F. Do, C Hammecker , L. Cournac ; CIRAD, P. Thaler, F. Gay, G. Le Maire
- UMR PIAF Clermont-ferrand : Université Blaise Pascal, S. Herbette ; INRA, H. Cochard, A. Lacointe.
- UMR EEF- Nancy: Université de Lorraine, D. Epron

A. Clément-Demange (CIRAD UMR AGAPE, généticien-sélectionneur de l'hévéa) et T. Chapuset (CIRAD UR Système de pérennes, gestionnaire de la base de donnée « Rubber clones ») sont des conseillers du projet.

9.2 Contexte

Importance du sujet

L'évaluation des clones courants, la sélection de nouveaux clones et l'adaptation des pratiques sont des enjeux importants pour un développement durable de l'hévéaculture face aux changements climatiques. Cela est particulièrement vrai dans les zones actuelles de principale extension qui sont déjà limitées en eau pour les besoins de l'hévéa. Le Nord-Est de la Thaïlande est un cas très représentatif de ces zones climatiquement sous-optimales. La Thaïlande est le premier producteur mondial de caoutchouc naturel et 90 % de la production est assurée par de petits planteurs. Le changement climatique majeur, attendu à moyen terme est un accroissement de la contrainte hydrique en saison sèche. Dans le détail et avec une certaine marge d'incertitude, on prévoit, en saison des pluies, des précipitations similaires avec une proportion plus importante d'évènements extrêmes, et en saison sèche, un accroissement de la demande évaporatoire via une élévation de la température (Masahi et al. 2011).

Sensibilité hydraulique de l'hévéa

En cohérence avec son origine amazonienne, l'espèce *Hevea brasiliensis* a été trouvé très sensible à la contrainte hydrique. Sa vulnérabilité à la cavitation est forte avec un seuil de potentiel hydrique correspondant à 50% de perte de conductivité (Ψ_{50}) variant entre -1.5 et -2.0 MPA (Ranasinghe et Milburn 1996, Sangsing et al. 2004, Chen et al. 2009). Dans les rares

études in situ, les potentiels hydriques foliaires minimum se situent dans la même gamme de valeurs, entre -1.5 et -2.0 MPa (Chandrashekar et al. 1997, **A11**), ce qui suggère une marge de sécurité (écart Ψ_{min}- Ψ_{50}) quasi nulle. Nous sommes bien en deça de la marge « étroite » de sécurité de 1.0 MPa définie dans la méta-analyse inter-spécifique de Choat et al. (2013). Ainsi, plusieurs éléments convergent pour souligner la vulnérabilité de l'hévéaculture actuelle à une péjoration climatique. Le Rubber Research Institute of Thailand (RRIT) est conscient de la situation, et il a lancé des programmes d'envergure afin de (1) mieux connaître la résistance des clones actuels à la sécheresse et à l'excès d'eau et (2) de l'améliorer via une sélection assistée par marqueur génétique. Le projet actuel est de contribuer à la première étape par un complément écophysiologique aux essais mis en place par les généticiens.

Problématique spécifique

Les potentiels des clones courant sont connus en conditions optimales en termes de croissance initiale, croissance à maturité (avec saignée) et production en latex (RubberClones web site). La vitesse de croissance initiale a une grande importance économique car elle conditionne la durée de la phase « immature », sans saignée du latex, c'est-à-dire sans revenus. La « maturité » d'une plantation est définie par une norme physio-économique de taille moyenne des arbres qui correspond à une circonférence du tronc (mesurée à 150 cm du sol) variant entre 45 et 50 cm suivant les zones (Paardekooper 1989). La durée de cette phase varie actuellement de 4-5 ans dans les zones les plus favorables d'Indonésie avec le clone PB235, à 8-9 ans dans les zones « sous-optimales » comme dans le Nord-Est de la Thaïlande avec le clone RRIM 600.

Les clones sont ainsi classés en groupes, à croissance initiale rapide, moyenne ou lente pour des conditions optimales. Mais pour les situations à contraintes hydriques il n'existe pas de classement et de critère particulier (A. Clément-Demange, communication personnelle). L'hévéaculture sous contrainte hydrique est une préoccupation relativement récente et les études approfondies sont rares (Pakianathan et al. 1989, Carr 2012). La principale utilisation du clone RRIM 600 depuis 20 ans dans les zones sous-optimale d'Asie du Sud Est repose sur une base empirique. Les rares études écophysiologiques multi-clones, révèlent pourtant une certaine variabilité en terme de croissance juvénile et de fonctionnement hydrique (Gururaja Rao 1990, Chandrashekar et al. 1997, Sangsing et al. 2004).

9.3 Objectifs et Méthodologies

L'objectif est très proche d'un premier test des hypothèses générales précisées au paragraphe 7 sous l'angle variabilité du génotype. Le projet phase 2 vise à explorer la variabilité existante

des comportements hydrauliques, des traits hydrauliques et des relations eau-carbone-croissance sur un échantillon de clones, représentatifs des classes de croissance potentielle, cultivés en plein champ dans les mêmes conditions,sous deux climats contrastés et deux traitements hydriques (témoin et complété). Les deux stations correspondent à Nongkhai dans le Nord-Est (1500 mm et 5 mois de saison sèche) et Surat Thani dans le Sud (2000 mm et 2 mois de saison sèche). L'essai du RRIT à NongKhai est déjà planté, il comprend 20 clones, avec à ma connaissance 12 clones répertoriés dans le classement « mondial » de croissance potentielle d'A. Clement-Demange et répartis équitablement entre 3 groupes, à croissance modérée, intermédiaire et rapide. Le projet se décline alors en trois étapes sans aller dans les détails :

- 1) Evaluation de la plasticité et de la variabilité phénotypique des traits hydrauliques et d'autres traits. Nous testons l'hypothèse que de la variabilité existe et qu'elle est modifiée par l'interaction avec l'environnement. Les traits hydrauliques considérés sont la conductivité hydraulique maximale des vaisseaux du xylème et la résistance à la cavitation, mesurés sur pétiole et rameau terminal des clones et sur fragment racinaire. D'autres traits, comme ceux indiqués au Tableau 1, seront mesurés in situ comme le potentiel minimum, la conductance stomatique maximale, la concentration en ^{13}C des feuilles (généralement indicatrice de l'efficience en carbone de la transpiration), la surface foliaire spécifique, la densité du bois (souvent corrélée positivement à la résistance à la cavitation), la surface foliaire totale, l'architecture globale de la canopée,..
- 2) Analyse des relations in situ entre traits, flux hydrique, acquisition du carbone, efficience en carbone de la transpiration et croissance radiale.

Dans un premier temps, une approche corrélative permettra d'aborder des mises en relations sur l'ensemble des clones. Nous testons l'hypothèse que des syndromes de traits existent en relations avec les vitesses de croissance potentielle. Ensuite une approche fonctionnelle s'appliquera à des sous-échantillons de taille décroissante avec des mesures complémentaires afin de supporter l'interprétation des corrélations. Les mesures complémentaires sont les échanges gazeux foliaires dans un premier temps et les flux de sève et bilan hydrique du sol dans l'échantillon le plus restreint.

- 3) Intégration des processus et interprétation des interactions avec les conditions pédoclimatiques via une modélisation numérique. L'idée est d'utiliser comme cadre le modèle eau-carbone MAESPA (Duursma et al. 2012) déjà appliqué et modifié à l'UMR Eco&Sols pour d'autres agroécosystèmes en Amérique du sud. Le module hydraulique sera amélioré en fonction des résultats expérimentaux. Nous testons l'hypothèse que le détail des

conditions pédoclimatiques de contrainte change les conséquences finales sur la croissance et la survie des arbres.

9.4 Encadrement de doctorants

Les possibilités de bourses de doctorat sont bonnes en Thaïlande via un accord entre le Thai Research Fund et le réseau HRPP (Hevea Rubber Research Plateform) piloté par le CIRAD et les partenaires Thaïs historiques. 4 projets de doctorat sont prévus : i) traits hydrauliques (encadrement S. Herbette) ; ii) photosynthèse et efficience de la transpiration (encadrement D. Epron) ; iii) approche fonctionnelle plante entière et flux de sève (encadré par moi-même); iiii) utilisation du modèle MAESPA (co-encadrement G. Le Maire et moi-même).

En conclusion je souhaite rappeler mes axes fédérateurs de recherche à plus long terme. Le premier axe est méthodologique et concerne la poursuite du développement d'une méthode simple de mesure des flux de sève dans les troncs, branches et racines des arbres. Le deuxième axe est scientifique, il recherche dans quelle mesure le comportement hydraulique plante-entière peut contribuer à mieux décrypter les relations eau-carbone et l'influence sur ces relations de gradients ou changements climatiques, de variations à l'interface sol-racines, de modifications de pratiques culturales, de choix de génotypes. Ces deux axes ont une portée générique, ils peuvent concerner l'ensemble des sites instrumentés tropicaux actuels et futurs (incluant l'arbre) de l'UMR Eco&Sols.

11. Références

Abid-Karray J, J.P. Lhomme, M.M. Masmoudi et N. Ben Mechlia, 2008. Water balance of the olive tree-annual crop association: a modeling approach. Agricultural and Water Management 95: 575-586.

Angeles et al . 2004. The Cohesion-Tension Theory, New Phytologist, 163: 451-452

Benet J.C., P. Pomade et P. Hinzelin. 1977. Mesure de la conductivité thermique des sols par sonde cylindrique en régime transitoire. Etude de l'influence du mode de mise en place de la sonde. Matériaux et Constructions 10: 385-392.

Bréda N., R. Huc, A. Granier et E. Dreyer, 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long term consequences. Annals of Forest Science 63: 625-644.

Bristow K.L., R.D. White et G.J. Kluitenberg, 1994. Comparison of single and dual probes for measuring soil thermal properties with transient heating. Australian Journal of Soil Research, 32 : 447-464.

Brodribb T.J., T.S. Feild 2000. Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from new Caledonian and Tasmanian rainforest. Plant Cell and Environment 23: 1381-1388.

Brodribb T.J., NM Holbrook., MV. Gutiérrez 2002 Hydraulic and photosynthetic coordination in seasonally dry tropical rainforest trees. Plant Cell and Environment. 25: 1435-1444

Brodribb T.J., N.M. Holbrook, M.A. Zwieniecki, B. Palma 2005. Leaf hydraulic capacity in ferns, conifers and angiosperms: impacts on photosynthetic maximal. New Phytologist 165: 839-846.

Brodribb T.J, T.S. Feild and G.J. Jordan 2007. Leaf maximum photosynthetic rate and venation are linked by hydraulics. Plant Physiology 144: 1890-1898.

Bush S.E., K. R. Hultine, J.S. Sperry et J.R. Ehleringer. Calibration of thermal dissipation sap flow probes for ring- and diffuse-porous trees. Tree Physiology 30: 1545-1554.

Cabibel B. 1994. Continuité des flux hydriques dans le système sol-racines-tronc. Cas des arbres fruitiers. Agronomie 14, 503-514.

Carr M.K.V. 2012. The water relations of Rubber (*Hevea brasiliensis*) : a review. Experimental Agriculture 48(2): 176-193.

Chandrashekar T.R. 1997. Stomatal response of *Hevea* to atmospheric and soil moisture stress under dry subhumid climatic conditions. Journal of Plantation Crops 25(2): 146-151.

Chantereau J., M. Deu, J.L. Pham, I. Kapran, Y. Vigouroux, G. Bezançon 2010. Evolution des diversités phénotypique et génétique des sorghos et mils cultivés au Niger de 1976 à 2003. Le sélectionneur français (61): 33-45.

Chapotin S., J.H. Razanameharizaka, N.M. Holbrook 2006. Water relation of baobab trees (*Adansonia spp.* L.) during the rainy season: does stem water buffer daily water deficit? Plant, Cell and Environment. 29: 1021-1032.

Chen JW., Q. Zhang, X-S. Li, K-F Cao 2010. Gas exchange and hydraulics in seedlings of *Hevea brasiliensis* during water stress and recovery. Tree Physiology 30: 876-885.

Choat B., S. Jansen, T. Brodribb, H. Cochard, S. Delzon,.., J.S. Sperry, M. Westoby, I.J. Wright, A. A. Zanne. Global convergence in the vulnerability of forest to drought. Nature 491: 752-755.

Cochard H., G. Damour, C. Bodet, I. Tharwat , M. Poirier, T. Ameglio. 2005. Evaluation of a new centrifuge technique for rapid generation of xylem vulnerability curves. Physiologia Plantarum 124: 410-418.

Craufurd, P.Q., V. Vadez, S.V. Krishna Jagadish, P.V. Vara Prasad, M. Zaman-Allah. Crop science experiments designed to inform crop modeling. Agricultural and Forest Meteorology 170: 8-18.

Cruiziat P., H. Cochard et T. Ameglio, 2002. Hydraulic architecture of trees: main concepts and results. Annals of Forest Sciences 59 : 723-752.

De Fay E. et JL. Jacob. 1989. Symptomatology, histological and cytological aspects of the Bark Dryness disease (Brown-Bast) of Hevea. In: Physiology of Rubber Tree Latex, J. d'Auzac, J-L Jacob et H. Chrestin Eds, CRC Press, Boca Raton, USA. pp. 407-430.

Dixon H.H. et J. Joly, 1895. On the ascent of sap. Philosophical Transactions of the Royal Society, London B 186: 563-576.

Ducrey M., R. Huc, M. Ladjal, J.M. Guel 2008. Variability in growth, carbon isotope composition, leaf gas exchange and hydraulic traits in the eastern mediterranean cedars *Cedris libani* and *C. brevifolia*. Tree Physiology 28: 689-701

Duursma R.A., B.E. Medlyn 2012. MAESPA: a model to study interaction between water limitation, environmental drivers and vegetation function at tree and stand levels, with an example application to [CO_2] x drought interactions. Geoscientific Model Development 5: 919-940.

Eamus D. et L. Prior. 2001. Ecophysiology of trees of seasonally dry tropics: comparisons among phenologies. Advances in Ecological Research 32: 113-197.

Fernandes J.E. et M.V. Cuevas 2010. Irrigation scheduling from stem diameter variations : a review. Agricultural and Forest Meteorology. 150: 135-151.

Fichot R., TS. Barigah, S. Chamaillard, D. Le Thiec, F. Laurans, H. Cochard, F. Brignolas. 2010. Common trade-offs between xylem resistance to cavitation and other physiological traits do not hold among unrelated Populus deltoides x Populus nigra hybrids. Plant Cell and Environment 33: 1553-1568.

Fichot R., S. Chamaillard, C. Depardieu, D. Le Thiec, H. Cochard, T.S. Barigah, F. Brignolas. 2011 Hydraulic efficiency and coordination with xylem resistance to cavitation, leaf function, and growth performance among eight unrelated *Populus deltoides* x *Populus nigra* hybrids. Journal of Experimental Botany

Gooding EGB (1952) Studies in the Physiology of Latex II: Latex Flow on Tapping *Hevea Brasiliensis* associated Changes in Trunk Diameter and Latex Concentration. New Phytologist 51: 11–29.

Granier A. 1985. Une nouvelle méthode pour la mesure des flux de sève brute dans le tronc des arbres. Annals of Forest Science 42: 193-200.

Grouzis M. et M. Sicot 1980. A method for the phenological study of browse populations in the Sahel: the influence of some ecological factors. In: Le Houérou, HN. (Ed), Browse

in Africa: The current State of Knowledge. ILCA ed. Addis Abeba, Ethiopia, pp.233-240.

Gururaja Rao G., P. Sanjeeva Rao, R. Rajagopal, A.S. Devakumar, KR. Vijayakumar et M.R. Sethuraj 1990. Influence of soil, plant and meteorological factors on water relations and yield in *Hevea brasiliensis*. International Journal of Biometerorology 34: 175-180.

Hallé F., R.A. Oldeman et PB. Tomlinson (1978). Tropical trees and forest: an architectural analysis, Springer Verlag, ISBN 0387084940, Berlin.

IPCC. 2007. Fourth assessment Report: synthesis. Published online 17 november 2007, www.ipcc.ch/ipccreports/ar4-syr.htm.

Kozlowski TT (1971) Growth and Development of Trees, Vol. II. Academic Press, New York.

Lamy J.B., Bouffier L., R. Burlett, C. Plomion, H. Cochard, S. Delzon 2011. Uniform selection as a primary force reducing population genetic differentiation of cavitation resistance across a species range. PLoS ONE vol.6 (8) e23476.

Levitt J.V. 1972. Responses of Plants to Environmental Stresses. Academic Press, New York.

Lu P, L. Urban et P. Zhao, 2004. Granier's thermal dissipation probe (TDP) method for measuring sap flows in trees: theory and practices. Acta Botanica Sinica 46: 631-646.

Ludlow M.M. 1989. Strategies of response to water stress. In: Structural and functional responses to environmental stresses, edited by K.H. Kreeb, H. Richter and T.M. Hinckley. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. pp. 269-281.

Maherali H., W.T. Pockman & R.B. Jackson. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation; Ecology 85: 2184-2199.

Martinez-Vilalta J., H. Cochard, M. Mencuccini 2009. Hydraulic adjustments of scots pine across Europe. New Phytologist 184: 353-364.

Masahi Y., Y. Ishigooka, T. Kuwagata, S. Goto, S. Sawano, T. Hasegawa. Expected changes in future agro-climatological conditions in Northeast Thailand and their difference between general circulation models. Theor. Appli Climatol. 2011:383-401.

Masmoudi M.M., I. Mahjoub, J.P. Lhomme et N. Ben Mechlia. Sap flow measurement by a single thermal dissipation probe in transient regime : implementation of the method and test under field conditions. Annals of Forest Science DOI 10.1007/s13595-012-019-3

McDowell N, W.T. Pockman, C.D. Allen, D.D. Breshears, N. Cobb, T. Kolb, J. Plaut, J. Sperry, A. West, D.G. Williams et E.A. Yepez 2008. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? Tansley review, New Phytologist 178: 719-739.

MEA 2005

Meinzer F.C. Et D.A. Grantz 1990. Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity. Plant Cell and Environment, 13: 383-388.

Meinzer F.C. 2002. Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants. Plant Cell and Environment 25: 265-274.

Nemani R.R., C.D. Keeling, H. Hashimoto, W.M. Jolly, S.C. Piper, C.J. Ticker, R.B. Myneni and S.W. Running. 2003. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1998 to 1999. Science 300: 1560-1563.

Paardekooper E.C. 1989. Exploitation of the rubber tree. In: Rubber, CC. Webster and W.J. Baulkwill Sc. Eds. Tropical Agriculture Series. Longman Scientific&Techhnical, New York. pp. 349-414

Passioura J.B. 1996. Drought and drought tolerance. Plant Growth regulation 20:79-83.

Pakianathan S.W., G. Harridas, J. d'Auzac 1989. Water relations and latex flow. In: Physiology of Rubber Tree Latex, J. d'Auzac, J-L Jacob et H. Chrestin Eds, CRC Press, Boca Raton, USA. pp. 233-256.

Pyke E.E. (1941) Trunk Diameter of Trees of *Hevea Brasiliensis* Experiment with a new dendrometer. Nature 148: 51–52.

Ranasinghe M.S., J.A. Milburn 1995. Xylem conduction and cavitation in *Hevea brasiliensis*. Journal of Experimental Botany 46: 1693-1700.

Reece C.F. 1996. Evaluation of a line heat dissipation sensor for measuring soil matric potential. Soil Sci. Soc. Am. J. 60:1022-1028.

Reich P.B., I.J. Wright, J. Cavender-Bares, JM. Craine, J. Oleksyn ..M. Westoby and M.B. Walters 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. International Journal of Plant Science. 164: S143-S164.

Reyes-Acosta J.L., M.W. Vandegehuchte, K. Steppe and M.W. Lubczynski. 2012. Novel, cyclic heat dissipation method for the correction of natural temperature gradients in spa flow measurements. Part 2. Laboratory validation. Tree Physiology doi:10.1093/treephys/tps042.

Shiozawa S. and G.S. Campbell 1990. Soil thermal conductivity. Remote Sens. Rev. 5: 301-310.

Sack L. and N.M. Holbrook 2006. Leaf Hydraulics. Annual Review of Plant Biology 57: 361-81.

Sangsing K., P. Kasemsap, S. Thanisawanyangkura, K. Sangkhasila, E. Gohet, P. Thaler, H. Cochard 2004. Xylem embolism and stomatal regulation in two rubber clones (*Hevea brasiliensis* Muell. Arg.). Trees 18: 109-114.

Sperry J.S., F.R. Adler, G.S. Campbell, J.P. Comstock 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. Plant Cell and Environment 21: 347-359.

Sperry JS, M.T. Tyree MT (1988) Mechanism of water stress-induced xylem embolism. Plant Physiology 88:581–587.

Silpi U., P. Thaler, P. Kasemsap, A. Lacointe, A. Chantuma, B. Adam, E. Gohet, S. Thanisawanyangkura et T. Ameglio. 2006. Effect of tapping activity on the dynamics of radial growth of Hevea brasiliensis trees. Tree Physiology 216, 1579-1587.

Steppe K., D.J.W. De Pauw, T.M. Doody, R.O. Teskey. A comparison of sap flux density using thermal dissipation, heat pulse velocity and heat field deformation methods. Agricultural and Forest Meteorology 150: 1046-1056.

Tardieu F. 2012. Any trait-related allele can confer drought tolerance: just design the right drought scenario. Journal of Experimental Botany 63(1): 25-31

Tardieu F. and T. Simonneau 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: modeling isohydric and anisohydric behaviours. Journal of Experimental Botany 49: 419-432.

Tyree MT, J.S. Sperry 1988. Do woody plants operate near the point of catastrophic dysfunction caused by dynamic water-stress—answers from a model. Plant Physiology 88: 574–580.

Zhang JL. et K.F. Cao 2009. Stem hydraulics mediate leaf water status, carbon gain, nutrient efficiencies and plant growth rates across dipterocarp species. Functional Ecology 23: 658-667.

Zhao M., S.W. Running 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. Science 329:940-943.

Vandegehuchte M.W. et K. Steppe. 2013; Sap-flux density measurements methods: working principles and applicability. Functional. Plant Biology dx.doi.org/10/1071/FP12233.

Van den Honert T.H. 1948. Water transport in plants as a catenary process, in: Interaction of water and porous materials. Discussion of the Faraday Society 3: 146-153.

Vander Willigen C., N.W. Pammenter 1998. Relationship between growth and xylem hydraulic characteristics of clones of eucalyptus spp. at contrasting sites. Tree Physiology.

Van Noordwijk M. et B. Lusiana 1999. WaNulCAS, a model of water, nutrient and light capture in agroforestry systems. Agroforestry Systems 43: 217-242.

Whitehead D. 1998. Regulation of stomatal conductance and transpiration in forest canopies. Tree Physiology 18: 633-644.

Williams M., B.E. Law, P.M. Anthoni and M.H. Unsworth 2001. Use of a simulation model and ecosystem flux data to examine carbon water interactions in ponderosa pine. Tree Physiology 21: 287-298.

Williams M., Rastetter E.B., Fernandes D.N., Goulden M.L., Wofsy S.C., S.C. Shaver G.R., JM. Melillo, J.M. Munger, S-M Fan, , K.J. Nadelhoffer. 1996. Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a Quercus-Acer stand at Harvard Forest: the regulation of stomatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. Plant Cell and Environment 19:911-927.

Wortemann R., S. Herbette, T.S. Barigah, B. Fumanal, R. Alia, Alexis Ducousso, D. Gomory, P. Roeckel-Drevet, H. Cochard 2011. Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in Fagus sylvatica L. across Europe. Tree Physiology 31: 1175-1182.

Wright I.J. P.B. Reich, M. Westoby,.., R. Villar 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature 428: 821-827.

Wright J.K., M. Williams, G. Starr, J. J. MCGEE, R.J. Mitchell. 2013. Measured and modeled leaf and stand-scale productivity across a soil moisture gradient and a severe drought. Plant, Cell and Environment 36: 467-483.

Wullschlegger S.D., K.W. Childs, A.W. King,, P.J. Hanson 2011. A model of heat transfert in sapwood and implications for sap flux density measurements using thermal dissipation probes. Tree Physiology doi:10.1093/treephys/tpr051.