Il en résulte alors une réduction de la croissance, surface foliaire en premier lieu, qui demeure ainsi l'une des premières manifestations d'un couvert végétal en réponse à un état hydrique non favorable à son fonctionnement (Boyer, 1970 ; Saab et Sharp, 1989 ; Connor et Jones, 1985).

Compte tenu de l'ensemble de ces éléments on aura intérêt à caractériser la réponse des couverts en fonction de la disponibilité en eau au voisinage des racines, comme le proposa Ritchie en 1981, plutôt qu'en fonction de son flux d'évapotranspiration, quels que soient les processus physiologiques mis en jeu (dont la croissance et la production). Notion affinée par Sinclair et Ludlow (1986), qui suggèrent l'utilisation même d'une fraction de réserve en eau du sol disponible pour la transpiration, facilement modélisable à partir d'un modèle de bilan hydrique (Sinclair., 1986). Nombreux sont les travaux qui utilisent aujourd'hui cette représentation pour caractériser, en fonction de l'eau du sol disponible pour la transpiration (*Figure 18 et 20*), la réponse des processus physiques de la plante tels que l'expansion foliaire (Lecoeur et Sinclair., 1996, Sandra et al., 1993; Casadebaig et al, 2008 ; Sinclair., 2005), le nombre d'apparitions de feuilles (Ong et al., 1985 ; Lecoeur et Guilioni., 1998), la transpiration foliaire (Casadebaig et al., 2008 ; Sinclair, 2005), la conductance foliaire (Sandra et al., 1993), la fixation symbiotique de l'azote (Sinclaire., 1986), l'indice de récolte (Lecoeur et Sinclaire., 2001) et bien d'autres. D'où l'intérêt porté par Bilhyna pour représenter la cinétique de la croissance (ou la production) d'un couvert végétal en fonction de la disponibilité en eau au niveau de ses racines, plutôt qu'en fonction de la transpiration (ou de la régulation stomatique).

2- fonction de contrainte proposée (f_{EAU})

Quels que soient les processus analysés, la réponse à un dessèchement progressif du sol conduit toujours à une diminution de type exponentiel du rapport de croissance réelle sur celui de la croissance maximale, soit Y/Y_M (Lecoeur et Sinclaire., 1996, Lecoeur et Guilioni, 1998 ; Li et al., 1990), très caractéristique pour chaque espèce, voir même pour chaque variété (tournesol : Casadebaig et al., 2008 ; l'arachide : Sarr et al., 2004). La concavité de ces courbes est d'autant plus tournée vers le bas que les cultures sont plus sensibles au stress hydrique, alors que pour les moins sensibles, cette concavité est tournée plutôt vers le haut.
C'est pourquoi on a cherché à traduire sous forme d'une relation exponentielle, évoluant entre 0 et 1 telle que donnée par la relation 8, comment ce rapport de croissance (Y/Y_M) dépendant d'une contrainte hydrique édaphique évolue en fonction de l'eau disponible dans le sol pour la plante, représenté le plus souvent par le rapport de réserves disponibles sur réserves maximales. Relation pouvant à priori décrire les caractéristiques de tous types de plantes (figure 21), du peu ou pas sensible au stress hydrique (α voisin de 0) au plus ou ultra sensible (α très grand), en fonction des réserves hydriques disponibles pour la plante R_d [R_d (j) = Rcr_{max} lors de l'absence de stress et R_t = R_{min} pour un stress infini], soit une fonction de réserves f_{EAU} (R_d) et deux coefficients, l'un principalement fonction de la plante (α) et l'autre du sol (β). On a alors :

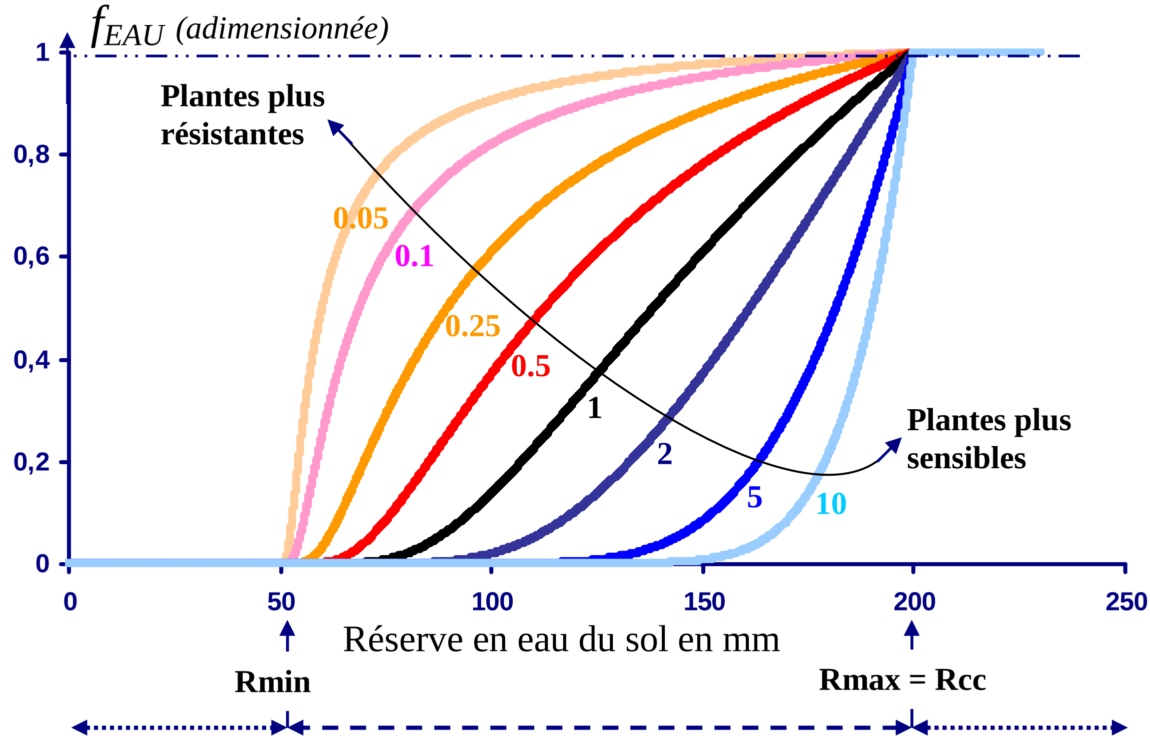
$$f_{EAU} = Exp[-\alpha . \beta . g(R_d(j))] \qquad \textbf{[Relation 8]}$$

$\beta = \left[\frac{(R_{cc} - R_{min})}{(Rcr_{max} - R_{min})} \right]$: *définit le domaine de la réserve en eau du sol pour lequel la régulation de la croissance végétale n'est pas mise en jeu. C'est une fraction de la réserve totale en eau du sol utile pour la croissance de la plante, soit une réserve comprise entre Rcr_{max} et Rcc*

$f(R) = \left[\dfrac{(Rcr_{max} - R_i)}{(R_i - R_{min})} \right]$: *est un terme variable dans le temps. Il renseigne sur l'évolution de la fraction de réserve en eau comprise entre Rcr_{max} (réserve en dessous de laquelle la régulation de la croissance est mise en jeu) et Rmin (réserve en dessous de laquelle la croissance est nulle du fait de la non disponibilité de l'eau du sol pour la plante), compte tenu des prélèvements de la plante imposés par le climat du lieu de l'expérience.*

α : *est le coefficient de sensibilité (ou de réponse) de la plante à une contrainte hydrique édaphique, déduit expérimentalement de la courbe « contrainte hydrique-production végétale » établie sous conditions pédoclimatiques données. Il traduit la vitesse avec laquelle la plante répond par une réduction de sa croissance en fonction du niveau de la contrainte hydrique évoluant sous des conditions particulières de sol (aptitudes du sol à livrer facilement l'eau à la plante) et de climat (demande climatique imposée). Alpha vaut alors :*

$$\alpha = -\left[\frac{(Rcr_{max} - R_{min})}{(R_{cc} - R_{min})} \right] * \left[\frac{(R_i - R_{min})}{(Rcr_{max} - R_i)} \right] . LN(f_{EAU})$$



Domaine de la réserve en eau non disponible pour la plante (réserve < Rmin)

Domaine de la réserve en eau est encore disponible pour la plante mais où la régulation de la croissance est mise en jeu à partir de Rmax (dans cet exemple à partir de Rcc puisque Rmax=Rcc)

Domaine de la réserve en eau destinée au drainage (réserve > Rcc)

Figure 21. Modélisation de la courbe de réduction de la croissance du couvert en réponse à une contrainte hydrique édaphique (fonction de contrainte hydrique f_{EAU}) et pour une gamme variée de sensibilités possibles des cultures et espèces (α).

Finalement, si R_{cc}, Rcr_{max} et R_{min} sont connus pour un sol et pour une culture donnée, il suffit de disposer de quelques points de la courbe $f_{EAU,}$ établie pour un lieu donné, soit quelques rapports de croissance ou de production Y/Y_M (Y_M étant la valeur de la croissance optimale de la culture sans restriction en eau et Y la valeur de la croissance ayant subi une réduction de croissance pour un niveau de stress connu, défini en terme de réserve en eau du sol disponible pour la plante), pour déterminer les valeurs des cœfficients de contraintes hydriques (α) de la culture en question, et du coup de l'ensemble de la courbe de réponse de la croissance aux différents niveaux de disponibilités en eau du sol pour la plante.

Pour plante **(α)** :

Pour une culture fortement résistante au stress hydrique et donc faiblement sensible au manque d'eau ($\alpha \rightarrow 0$), la croissance est plutôt maximale ($f_{EAU} \rightarrow 1$) même si le niveau de la réserve en eau R_t diminue assez drastiquement. Cependant, le développement-croissance finit toujours par être réduit par le manque d'eau et s'annule totalement ($f_{EAU} \rightarrow 0$) pour une situation de réserve réelle $R_t \geq R_{min}$.

Au contraire, pour une plante très faiblement résistante au stress hydrique et donc fortement sensible au manque d'eau, on a α fort et la fonction de stress hydrique (f_{EAU}) tend rapidement vers 0, la croissance est très vite réduite dès que le niveau de la disponibilité en eau du sol devient en dessous de R_{max}.. On observe cependant une croissance maximale autour de Rcr_{max}.

Pour une même évolution de R_t comprise entre Rcr_{max} et R_{min} la fonction f_{EAU} passe, selon α, de 1 à 0.

Pour sol **(β)** :

Le cœfficient β, qui traduit la composante sol (par ses propriétés hydriques définies en termes d'évolution de la disponibilité de son eau) dans notre fonction de croissance (f_{EAU}), est défini par le rapport entre le domaine de la réserve en eau totale disponible pour la plante ($R_{cc} - R_{min}$) et le domaine de la réserve en eau disponible instantanée au jour j pour lequel il y a modulation de la croissance ($Rcr_{max} - R_{min}$).

La figure 21 illustre donc la fonction de réduction de la croissance (ou des potentialités de croissance) face à une contrainte hydrique édaphique (relation 8) et le domaine de ses variations selon le paramètre de sensibilité de la plante α, avec une droite pour α =1.. On s'aperçoit donc, en comparaison avec la courbe de Robelin (*Figure 17*), que pour une plante comme le tournesol, pas trop sensible à une contrainte hydrique du sol, α pourrait être ajusté à environ 0,1 à 0,3 alors que pour une culture comme le maïs (assez sensible à la contrainte hydrique) l'estimation de α serait plutôt entre 2 et 5.

La figure 22, quant à elle, montre les domaines de la réserve utile pour la croissance des couverts qui peuvent être très différents d'une plante à une autre selon leurs aptitudes physiologiques à repousser la limite d'un début de contrainte hydrique définie à partir d'une valeur critique Rcr_{max}. En effet, les plantes ayant de grandes aptitudes à repousser le stress présentent un Rcr_{max} assez faible devant Rcc (courbe bleue) et par conséquent bénéficient d'un domaine de la réserve en eau du sol où sa disponibilité serait plus importante (carré bleue), contrairement aux plantes qui présentent une Rcr_{max} proche de R_{cc} (courbe rouge) et qui subissent une modulation de leur croissance une fois que la réserve en eau du sol passe en dessous de R_{cc}. Situation qui peut être plus ou moins accentuée par ce dernier type de plantes si leurs aptitudes à modérer la croissance en réponse à un stress hydrique sont grandes (cœfficient de contrainte hydrique (α) faible, courbe rouge et bleue en trait gras) ou, au contraire, peut aggraver la situation si leurs aptitudes à modérer la croissance sont faibles en réponse à un stress hydrique (cœfficient de contrainte hydrique (α) faible, courbe rouge et bleue en trait fin).

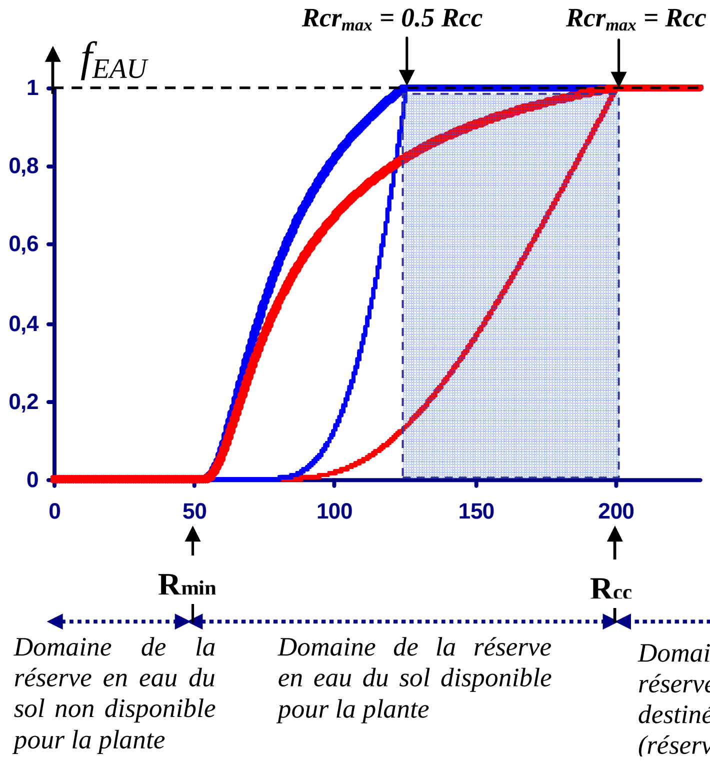


Figure 22. Modélisation de la courbe de réduction de la croissance du couvert en réponse à une contrainte hydrique édaphique (fonction de contrainte hydrique f_{EAU}) et pour deux valeurs de cœfficient de contrainte hydrique **α** (2 et 0.2 pour les courbes en trait fin), et pour deux valeurs de Rcr_{max}, (Rcr_{max}= R_{cc}, et Rcr_{max}= 0.5.R_{cc}) d'un sol donné défini par une seule réserve minimale, R_{min}, et une seule réserve à la capacité au champ, R_{cc}

La réponse des cultures aux contraintes hydriques est donc prise en compte dans le modèle Bilhyna à travers ces deux principaux critères : (i) le cœfficient de contrainte (de sécheresse) hydrique (α) qui définit l'aptitude (ou la sensibilité) d'un couvert à moduler sa croissance (ou sa production finale) en fonction de l'évolution du poids de la contrainte hydrique et (ii) la valeur limite de la réserve Rcr_{max}, à partir de laquelle cette modulation de la croissance intervient. Signalons au passage qu'en l'absence de données sur Rcr_{max}, la réserve maximale définissant le début de la régulation stomatique, R_{max}, est utilisée par défaut. La fonction de contrainte due à l'eau (f_{EAU}), qui demeure toujours valable dans ces conditions, interviendra plus ou moins tardivement en réponse à un stress hydrique, en fonction des caractéristiques physiologiques des plantes considérées (précocité ou retard dans le déclanchement de la régulation stomatique à partir de R_{max} par rapport à Rcr_{max}).

II.3.3 Prise en compte des fonctions de contraintes dans la modulation de la croissance durant le cycle de développement d'un couvert

II.3.3.1 La croissance potentielle (absence de contraintes) de LAI_{vert}, Zh et Zr

Nous avons vu au paragraphe II.3.2 que les processus de développement et de croissance du LAI_{vert} t, Zh et de Zr évoluent de façon synchrone. Ainsi à chaque niveau de développement atteint au jour (j-1), soit un temps physiologique donné (A(t) avec t= (j-1)), correspond un niveau de croissance cumulée $y_{(j-1)}$. Si on définit des conditions potentielles constantes pour tout A(t), (λ_S=1 soit k_S = k_0) on définit une croissance univoque du couple développement-croissance [relation $y_{P(j-1)}$ et A(t)] et à chaque instant, bien sûr,un seul niveau de croissance potentielle restant à accomplir pour le reste de la durée de la phase développement [A_{max} – A(t)], soit la différence entre la valeur maximum et la valeur actuelle (y_M–$y_{(j-1)}$) . La croissance potentielle cumulée au jour j, est alors donnée directement, comme on l'a vu (Relation 2bis, paragraphe II.2.2.1), par l'expression suivante :