

Photosynthèse de la vigne (cv. Chasselas)

III. Influence du régime hydrique

V. ZUFFEREY¹ et F. MURISIER¹, Station de recherche Agroscope Changins-Wädenswil ACW, CP 1012, 1260 Nyon



E-mail: vivian.zufferey@acw.admin.ch Tél. (+41) 21 72 11 563.

Résumé

La capacité photosynthétique des feuilles de Chasselas en fonction du régime hydrique de la vigne a été étudiée de 1994 à 2005 dans les domaines expérimentaux de la Station de recherche Agroscope Changins-Wädenswil ACW. En l'absence de contrainte hydrique, la conductance stomatique et la photosynthèse des feuilles sont maximales. L'augmentation de la contrainte hydrique entraîne la fermeture progressive des stomates et la diminution de la capacité photosynthétique du feuillage. Lors de contrainte hydrique modérée, la photosynthèse diminue de 20 à 15%, et de 50% lorsque la contrainte devient forte (valeur du potentiel hydrique foliaire de nuit inférieure à -5 bars).

Introduction

Le comportement physiologique de la vigne (croissance végétative, photosynthèse foliaire, développement des baies) ainsi que de nombreux aspects qualitatifs des raisins (teneur en sucres, acidité, polyphénols et arômes) sont largement déterminés par le niveau d'alimentation hydrique à disposition de la plante en cours de saison. Toutefois, la vigne se montre très résistante à la sécheresse, notamment grâce à sa grande capacité d'exploration racinaire.

Les végétaux soumis à une restriction en eau peuvent mettre en œuvre différents mécanismes morphologiques et physiologiques de résistance: par exemple, une augmentation de la résistance stomatique des feuilles, une chute du potentiel hydrique ou, à terme, une réduction du développement foliaire. La réponse stomatique et photosynthétique à des variations du potentiel hydrique foliaire dépend principalement du ni-

¹Centre de recherche de Pully, avenue Rochettaz 21, 1009 Pully.

veau et de la durée de la contrainte hydrique, ainsi que de la capacité d'adaptation du végétal. De nombreuses études réalisées sur la vigne (Düring, 1988; Schultz, 2003; van Zyl, 1987) signalent une réduction de la photosynthèse lors de contrainte hydrique importante; cette réduction résulte de la fermeture progressive des stomates.

L'étude présentée ici visait à mesurer l'activité photosynthétique et la conductance stomatique des feuilles de Chasselas en relation avec une contrainte hydrique croissante en condition de plein champ.

Matériel et méthodes

Dispositif expérimental et matériel végétal

Les échanges gazeux ont été mesurés de 1994 à 2005 sur des souches de Chasselas (clone 14/33-4 greffé sur 3309C) âgées de quinze ans, en condition de plein champ, dans les domaines expérimentaux d'ACW à Pully (VD) et à Leytron (VS). Les vignes sont conduites en systèmes Guyot (1,6 à

 $2.0 \text{ m} \times 0.8 \text{ m}$) avec une charge de sept rameaux par cep. Les parcelles d'essai sont exposées au sud avec une pente moyenne de 15%.

Mesure de la photosynthèse

La photosynthèse des feuilles de Chasselas a été étudiée avec un appareil ADC-LCA3 (ADC, Hoddesdon, England) en système ouvert, analyseur à infrarouge et équipé d'une chambre d'assimilation de type Parkinson. La température de l'air et celle des feuilles ont été mesurées avec des thermistors. Les paramètres des échanges gazeux ont été calculés selon les équations proposées par von Cemmerer et Farquhar (1981). L'intensité lumineuse ou radiation photosynthétique active PAR a été évaluée en même temps que la mesure des échanges gazeux dans la position et dans l'angle respectif de la feuille avec un senseur quantique (cellule photoélectrique, sensible aux radiations du visible 400-700 nm et utiles à la photosynthèse).

Mesure du régime hydrique de la vigne

L'état hydrique des plantes a été déterminé par la mesure du potentiel hydrique du feuillage, au moyen d'une chambre à pression de type «bombe de Scholander» (Scholander *et al.*, 1965) de marque PMS Instruments Co., modèle 1002. Des mesures ont été effectuées en fin de nuit pour déterminer le potentiel de base avec un éclairement inférieur à 30 µmol photons m-2s-1. En cours de journée, le potentiel hydrique a été mesuré sur des feuilles ayant servi aux contrôles de l'activité photosynthétique, immédiatement après cette mesure.

Les valeurs du potentiel hydrique foliaire permettent d'estimer la force (exprimée en bars) avec laquelle l'eau est retenue dans les tissus végétaux. Plus les valeurs sont négatives, plus l'eau est fortement retenue à l'intérieur des vaisseaux de la vigne, indiquant une limitation de l'alimentation en eau. La figure 1 présente des valeurs-seuils du potentiel hydrique de base ($\Psi_{\rm base}$) qui caractérisent des niveaux de contrainte hydrique subie par la vigne. Ces seuils résultent d'observations physiologiques (échanges gazeux du feuillage et stress hydrique) menées avec le cépage Chasselas dans les domaines expérimentaux d'ACW (Zufferey, 2007).

Résultats et discussion

Photosynthèse et conductance stomatique du feuillage

La valeur du potentiel hydrique foliaire (Ψ) fournie par la chambre à pression traduit la contrainte hydrique du système sol-plante-atmosphère. Le potentiel hydrique mesuré en présence d'une très faible transpiration en fin de nuit, ou potentiel hydrique de base (Ψ_{base}), caractérise une situation d'équilibre avec le potentiel en eau du sol (van Zyl, 1987) et reflète l'état hydrique de la plante. Le potentiel hydrique mesuré en cours de journée est la résultante dynamique de divers mécanismes de régulation de l'état hydrique du feuillage entre le potentiel en eau du sol et la demande climatique.

L'état hydrique du végétal conditionne les échanges gazeux du feuillage. La photosynthèse (ou assimilation) est maximale quand les disponibilités en eau demeurent élevées, c'est-à-dire quand le potentiel hydrique de base se situe entre 0 et -2 bars (fig. 2A). La photosynthèse diminue progressivement lorsque la contrainte hydrique s'accentue (fig. 2B). Le déficit hydrique impose la fermeture progressive des stomates (diminution de la conductance stomatique) qui réduit à son tour les échanges gazeux (fig. 3). L'activité photosynthétique maximale est réduite de moitié lorsque le potentiel hydrique de base atteint des valeurs d'environ -6 bars (contrainte hydrique forte).

En cours de journée, le potentiel hydrique foliaire s'abaisse fortement, principalement sous l'effet de la demande climatique (éclairement intense, température élevée, faible hygrométrie de l'air) et des possibilités de transfert des flux hydriques entre le sol, la plante et l'atmosphère (réserve en eau du sol, transpiration et sécheresse de l'air). La diminution de l'activité photosynthétique (fig. 2B) et de la conductance stomatique (fig. 3B) survient quand le potentiel hydrique journalier avoisine les -10 bars dans nos essais. Des observa-

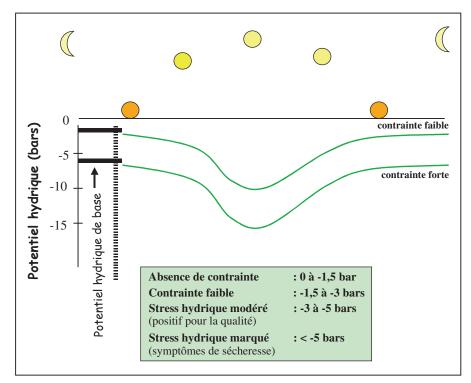


Fig. 1. Alimentation en eau et irrigation de la vigne. Schéma du potentiel hydrique de base et seuils de contrainte hydrique subis par la vigne en cours de journée.

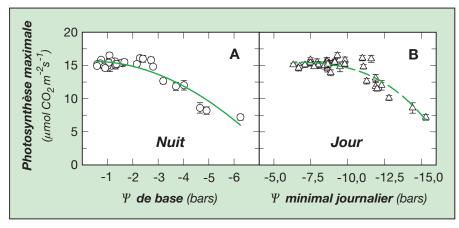


Fig. 2. Relation entre le potentiel hydrique de base (Ψ_{base}) (A), le potentiel hydrique journalier minimal (B) et la **photosynthèse maximale** des feuilles des rameaux principaux. Moyenne de 8 feuilles et erreurs standard. Chasselas, Pully (VD) et Leytron (VS), 1994-1998.

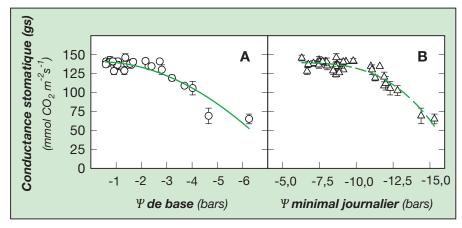


Fig. 3. Relation entre le potentiel hydrique de base (Ψ_{base}) (A), le potentiel hydrique journalier minimal (B) et la **conductance stomatique** des feuilles des rameaux principaux. Moyenne de 8 feuilles et erreurs standard. Chasselas, Pully (VD) et Leytron (VS), 1994-1998.

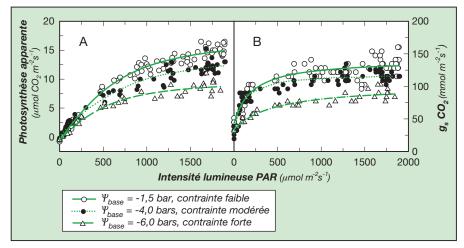


Fig. 4. Influence de l'intensité lumineuse (PAR) et du niveau de contrainte hydrique sur la photosynthèse (A) et la conductance stomatique (B) des feuilles adultes des rameaux principaux. Chasselas, Leytron (VS), 1998.

tions identiques avaient été relevées par Spring (1997). De nombreuses études ont montré qu'au-delà d'une certaine «valeur-seuil» du potentiel hydrique de base ou journalier qui dépend de l'aptitude variétale, la fermeture stomatique s'intensifie. Une forte réduction des échanges gazeux a été observée avec des valeurs de potentiel hydrique journalier inférieures à -11 bars chez le cépage Riesling (Düring et Loveys, 1982) et à -13 ou -14 bars chez d'autres cépages (Grimes et Williams, 1990; van Zyl, 1987). Par ailleurs, Winkel et Rambal (1990) indiquent que le potentiel hydrique critique, défini comme la valeur requise pour diminuer de moitié la conductance stomatique des feuilles, varie entre les cépages de diverses origines géographiques. A noter également que la réponse des végétaux soumis à une contrainte hydrique se manifeste non seulement par la régulation stomatique, mais aussi par d'autres mécanismes comme la résistance hydraulique au flux d'eau entre la partie racinaire et aérienne, et le rapport entre le développement racinaire et foliaire (Dry et Loveys,

Les taux de photosynthèse et de conductance stomatique les plus élevés sont observés, quelle que soit l'intensité lumineuse, chez les feuilles de vignes soumises à une contrainte hydrique faible (fig. 4). L'indice de saturation lumineuse (Zufferey et al., 2000) est également plus élevé dans ces conditions. Quand la contrainte hydrique devient modérée ($\Psi_{\text{base}} = 4 \text{ bars}$), l'assimilation maximale diminue d'environ 15%. Avec l'accroissement de la contrainte (contrainte forte), l'assimilation se réduit d'un tiers pour des éclairements de 750 µmol photons m⁻²s⁻¹ et de moitié pour des éclairements forts. A l'obscurité complète (nuit), les stomates ne sont pas tous complètement fermés: un résidu de conductance stomatique est observé. Dans ces conditions, la transpiration des feuilles est très fortement réduite.

Echanges gazeux et potentiel hydrique

L'évolution journalière de la photosynthèse, de la conductance stomatique et du potentiel hydrique foliaire est présentée à la figure 5 pour deux situations de contrainte hydrique, l'une faible et l'autre modérée. En cours de journée (exemple du 9 août 2005), la vigne va retenir de plus en plus fortement son eau dans les feuilles au moment où la demande climatique est la plus élevée (après-midi). Ce phénomène se traduit par des valeurs très négatives du potentiel hydrique foliaire de l'ordre de -12 à -13 bars en cas de contrainte modérée (fig. 5C). Dans cette situation, les feuilles évitent une perte importante en eau en fermant progressivement les stomates, ce qui entraîne une diminution de la conductance stomatique de l'eau (fig. 5B) et de la photosynthèse. Pour la journée du 9 août, la conductance stomatique a été plus affectée que l'assimilation lorsque la contrainte hydrique s'est accentuée en milieu de journée. Par contre, l'activité photosynthétique et la conductance stomatique sont demeurées très élevées en cours de journée lorsque la contrainte hydrique est faible.

Il existe, par ailleurs, un niveau d'alimentation hydrique qui entraîne un arrêt de la croissance végétative mais non de la photosynthèse, moins sensible. De surcroît, l'inhibition de la croissance végétative et la fermeture stomatique ne sont pas uniquement liés à une modification du statut hydrique de la plante, mais aussi à l'état hydrique du sol.

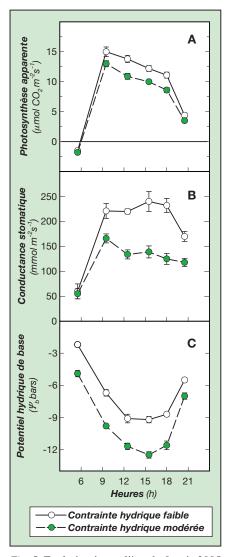


Fig. 5. Evolution journalière du 9 août 2005 de la photosynthèse (A), de la conductance stomatique (B) et du potentiel hydrique (C) des feuilles adultes des rameaux principaux pour deux niveaux de contrainte hydrique (faible et modérée). Chasselas, Leytron (VS).

Lorsque le sol s'assèche, on observe dans certains cas une augmentation de la concentration en acide abscissique (hormone végétale) notamment dans les tissus foliaires (Correira *et al.*, 1995; Tardieu et Davies, 1992); il en résulte une réduction de la conductance stomatique et par conséquence de l'assimilation. La déshydratation des tissus foliaires en cours de journée joue également un rôle important.

Enfin, la vigne peut mettre en place des mécanismes d'adaptation au stress hydrique en accumulant, par exemple, des solutés dans les cellules tels que des glucides solubles, des ions, des acides aminés ou organiques, qui dépendent principalement de la rapidité et du degré de développement de la contrainte hydrique, des conditions environnementales et de l'aptitude génétique du végétal.

La Station de recherche Agroscope Changins-Wädenswil ACW étudie depuis plusieurs années le comportement physiologique (adaptation à la sécheresse et à la hausse des températures) de plusieurs cépages dont le Chasselas, le Gamay, le Pinot noir, le Sylvaner, l'Arvine et l'Humagne rouge dans ses domaines expérimentaux. ACW mène également des études élargies de terroirs, notamment dans le canton de Vaud (Gamaret et Doral) et au Tessin (Merlot).

Conclusions

L'activité photosynthétique du feuillage est maximale en l'absence de contrainte hydrique.

- ☐ Lors de contrainte hydrique modérée, l'activité photosynthétique des feuilles est peu affectée et diminue de 10 à 15% par rapport à l'activité maximale.
- Lors de contrainte hydrique élevée (Ψ_{base} inférieur à -5 bars), on observe une diminution importante de l'assimilation qui s'élève à plus de 50% de l'activité maximale.
- ☐ Une restriction en eau entraîne la fermeture progressive des stomates (diminution de la conductance stomatique) et, par conséquent, une réduction de l'assimilation des feuilles.

Remerciements

Toute l'équipe du produit Viticulture et Œnologie d'Agroscope Changins-Wädenswil ACW est vivement remerciée de sa précieuse collaboration.

Bibliographie

- Correia M. J., Pereira J. S., Chaves M. M., Rodrigues M. L. & Pacheco C. A., 1995. ABA xylem concentrations determine maximum daily leaf conductance of field-grown Vitis vinifera L. plants. Plant, Cell and Environment 18, 511-521.
- Dry P. R. & Loveys B. R., 1999. Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. *Vitis* **38** (4), 151-156.
- Düring H., 1988. CO₂ assimilation and photorespiration of grapevine leaves: responses to light and drought. *Vitis* **27**, 199-208.

Summary

Grapevine photosynthesis (cv. Chasselas). III. Impact of water status

The photosynthetic capacity of Chasselas leaves according to the grapevine water status was studied from 1994 to 2005 on Agroscope Changins-Wädenswil ACW research vineyards. In the absence of water stress, the stomatal conductance and the photosynthesis of the leaves photosynthesis are maximal. The increase of water constraint leads progressively to stomates closure and reduction of photosynthetic activity. During a light water stress, photosynthetic activity is reduced by 15 to 20% and could even fall down to 50% when water stress becomes severe (predawn leaf water potential under -5 bars).

Key words: grapevine water status, leaf water potential, photosynthesis, stomatal conductance.

Riassunto

Fotosintesi della vite (Chasselas). III. Influenza del regime idrico

Dal 1994 al 2005 nei siti sperimentali della Stazione di ricerca Agroscope Changins-Wädenswil ACW è stato svolto uno studio sulla capacità di fotosintesi delle foglie di Chasselas in funzione del regime idrico della vigna. Senza limitazione idrica la conduttanza stomatica e la fotosintesi delle foglie raggiungono valori massimi. L'aumento di una carenza idrica porta alla chiusura progressiva degli stomi e alla conseguente diminuzione della capacità di fotosintesi del fogliame. In situazioni di carenza idrica moderata, la fotosintesi è ridotta dal 20 al 15% e aumenta al 50% quando la carenza diventa acuta (valore del potenziale idrico fogliare di notte, inferiore a -5 bar).

Zusammenfassung

Fotosynthese der Rebe (Chasselas). III. Einfluss des Wasserhaushaltes

In den Jahren von 1994 bis 2005 hat Agroscope Changins-Wädenswil ACW eine Studie über die Fotosynthesefähigkeit von Chasselas-Blätter den Wasser-Haushalt der Weinberge betreffend, durchgeführt. Ohne Wasserknappheit sind die Leitfähigkeit der Stomata und die Fotosynthese der Blätter auf höchstem Niveau. Nimmt der Wassermangel zu, führt dies schrittweise zur Schliessung der Stomata und zur Abnahme der Fotosynthesefähigkeit der Blätter. Bei mässigem Wassermangel ist die Fotosynthese von 20 auf 15% verringert und erreicht 50% wenn die Knappheit zunimmt (Höhe des nächtlichen Wasserpotentials der Blätter, kleiner als -5 bar).

- Düring H. & Loveys B. R., 1982. Diurnal changes in water relations and abscisic acid in field grown *Vitis vinifera* cvs. Vitis **21**, 223-232.
- Grimes D. W. & Williams L. E., 1990. Irrigation effect on plant water relations and productivity of Thompson seedless grapevines. *Crop. Sci.* **30**, 255-260.
- Scholander P. F., Hammel H. T., Bradstreet E. D. & Hemmingzen E. A., 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* **148**, 339-346.
- Schultz H. R., 2003. Differences in hydraulic architecture account for near-isohydric and anisohydric behaviour of two field-grown *Vitis vinifera* L. cultivars during drought. *Plant, Cell Env.* **26**, 1393-1405.
- Spring J.-L., 1997. Comportement physiologique des cépages Chasselas, Sylvaner, Gamay et Pinot noir dans les conditions sèches du Valais central. Revue suisse Vitic., Arboric., Hortic. 29 (5), 265-271.

- Tardieu F. & Davies W. J., 1992. Stomatal response to abscisic acid is a function of current plant water status. *Plant Physiology* **98**, 540-549.
- Van Zyl J. L., 1987. Diurnal Variation in Grapevine Water Stress as a Function of Changins Soil Water Status and Meteorological Conditions. S. Afr. Enol. Vitic. 8 (2), 45-50.
- Von Caemmerer S. & Farquhar G. D., 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* **153**, 376-387.
- Winkel T. & Rambal S., 1990. Stomatal conductance of some grapevines growing in the field under a mediterranean environment. *Agricultural and Forest Meteorology* **51**, 107-121.
- Zufferey V., Murisier F. & Schultz H. R., 2000. A model analysis of the photosynthetic response of *Vitis vinifera* L. cvs. Riesling and Chasselas leaves in the field: I. Interaction of age, light and temperature. *Vitis* 39 (1), 19-26.