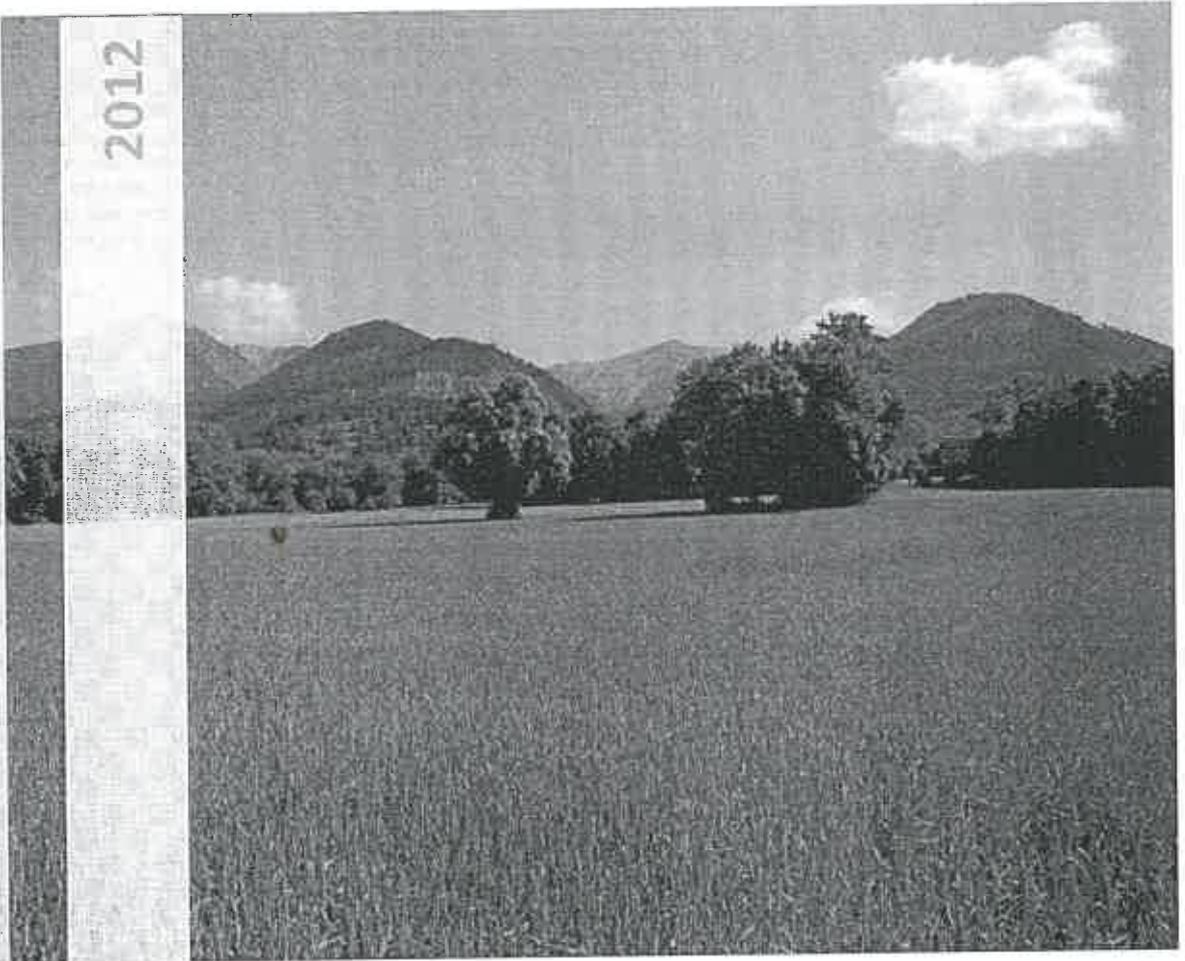


Fonctionnement de l'agroécosystème à
l'échelle de la parcelle

2012



UP : S4-AZ UE: S4-FAEP

Lectures obligatoires

2A

FONCTIONNEMENT DE L'AGROECOSYSTEME A L'ECHELLE DE LA PARCELLE CULTIVEE

INTRODUCTION A L'AGRONOMIE

- Présentation de la discipline agronomie
- Grands enjeux actuels de l'agriculture
- Présentation des enseignements d'agronomie à l'ISARA

FONCTIONNEMENT D'UN PEUPEMENT VEGETAL CULTIVE

- Etude du peuplement végétal cultivé
- Peuplement végétal et utilisation des ressources du milieu
 - Nutrition carbonée
 - Alimentation hydrique
 - Nutrition minérale
 - Partage des ressources
- Analyse de l'élaboration du rendement et de la qualité

DIVERSITÉ DES PRODUCTIONS VÉGÉTALES

- Principales plantes cultivées et leurs spécificités
- Cycles culturaux et leur positionnement dans le temps
- Eléments de conduite des cultures

LISTE DES LECTURES OBLIGATOIRES

FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT VEGETAL ①

INTRODUCTION A L'AGRONOMIE

Doré, T. (2006). Introduction générale - Enjeux et évolutions marquantes pour l'agriculture et les espaces agricoles ruraux. In T. Doré, M. Le Bail, P. Martin, B. Ney, & J. Roger-Estrade (Eds.), *L'agronomie aujourd'hui*. (pp. 24-28). Quae. ①

ETUDE DU FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT VEGETAL ②

Crozat, Y., & Levraut, F. (2002). Le fonctionnement d'un peuplement végétal cultivé. *Mémento de l'agronome* (pp. 483-498). Montpellier: CIRAD - GRET.

de Parcevaux, S., & Huber, L. (2007). Température et plantes : importance agronomique. *Bioclimatologie: Concepts et applications* (pp. 153-170). ③

NUTRITION CARBONÉE ④

Soltner, D. (2007). *Bioclimatologie. Les bases de la production végétale Tome 2: le climat: météorologie, pédologie, conservation des sols, bioclimatologie, agronomie, carbone* (9th ed., pp. 258-275). Paris: Lavoisier.

ALIMENTATION HYDRIQUE ⑤

Lelièvre, F. (1999). L'eau et les plantes. In G. Grosclaude (Ed.), *L'eau - Tome 1 - Milieu naturel et maîtrise* (pp. 137-157). INRA Editions.

ALIMENTATION MINERALE ET PARTAGE DES RESSOURCES ⑥

Heller, R. (2004). L'alimentation minérale des végétaux supérieurs. *Physiologie végétale Tome 1 - Nutrition* (pp. 120-131). Paris: Dunod.

Soltner, D. (1999). Les minéraux et l'absorption minérale. *Les bases de la production végétale Tome 3: la plante et son amélioration* (pp. 145-149). paris: Lavoisier. ⑦

Jaillard, B., Brunel, B., & Mousain, D. (2005). La rhizosphère, interface entre le sol et la plante. In M.-C. Girard, C. Walter, J.-C. Rémy, J. Berthelin, & J.-L. Morel (Eds.), *Sols et environnement* (pp. 306-316). Dunod. ⑧

ELABORATION DU RENDEMENT ⑨

Leterme, P., Manichon, H., Roger-Estrade, J., & Buisson, O. (1994). Analyse intégrée des rendements du blé tendre et de leurs causes de variation dans un réseau de parcelles d'agriculteurs du Thymerais. *Agronomie*, 4(6), 341-361. ⑨

INTRODUCTION A L'AGRONOMIE

Introduction générale - Enjeux et
évolutions marquantes pour
l'agriculture et les espaces agricoles
ruraux

Doré, T.

Chapitre de l'ouvrage :

T. Doré, M. Le Bail, P. Martin, B. Ney, & J. Roger-Estrade (2006), L'agronomie aujourd'hui. (pp. 24-28).
Quae.

objectif. Inversement, et de manière plus implicite, elles indiquent que l'agronomie est une discipline qui intègre des connaissances issues d'autres disciplines, voire d'autres champs disciplinaires, nécessaires pour comprendre le fonctionnement de ce système complexe et/ou fonder un raisonnement agronomique. Enfin, ainsi que l'a analysé de manière approfondie Schilloitte (1974a), ces définitions permettent de nettement distinguer l'agronomie, branche de la connaissance sur laquelle peut s'appuyer le raisonnement de la production végétale et de la gestion des milieux, de l'agriculture elle-même.

Ces caractéristiques de la discipline restent d'actualité, et l'agronomie d'aujourd'hui est en continuité directe avec ces définitions issues des années 1960-1970, période au cours de laquelle la discipline a pris un essor particulier. Cette agronomie contemporaine, dont nous tracerons les évolutions récentes, s'appuie sur une longue histoire de la discipline, récemment remise en lumière (Rabin *et al.*, à paraître). Elle est apparue après que l'agriculture a été raisonnée d'abord de manière empirique, puis en s'appuyant sur des connaissances de type surtout analytique (Jouve, à paraître) et sectoriel : éléments de chimie agricole, sélection variétale, machinisme... L'apparition de l'agronomie contemporaine à partir de ce socle est vraisemblablement le produit d'une part d'une augmentation générale des connaissances scientifiques et techniques, et d'autre part d'une complexification des conditions d'exercice de l'agriculture. Cette double évolution rendait nécessaire l'identification d'un « maillon de connaissances » supplémentaire : celui qui permet d'intégrer des connaissances analytiques toujours plus nombreuses, toujours plus précises, dans un corpus systémique orienté vers l'action, une action plus complexe à mener. Ces conditions de la transformation de la discipline n'ont pas disparu, bien au contraire ; et l'agronomie est plus que jamais nécessaire pour faire se rejoindre l'univers des connaissances produites par des disciplines analytiques, qui se sont elles-mêmes renouvelées et diversifiées — les interflocuteurs des agronomes sont aussi maintenant les biologistes moléculaires, les physiciens de l'atmosphère, les microbiologistes... —, et l'univers des connaissances produites par les sciences sociales en relation avec les actions de l'homme, celles de l'agriculteur en particulier, mais aussi maintenant celles du gestionnaire de l'espace rural, du responsable de coopérative, du sélectionneur...

► Enjeux et évolutions marquantes pour l'agriculture et les espaces agricoles et ruraux

La place que nous venons de définir pour l'agronomie est particulièrement importante eu égard aux enjeux actuels concernant les espaces agricoles et ruraux de la planète. En effet, les questions d'alimentation, d'environnement, de préservation des ressources naturelles, d'aménagement, sont au cœur des préoccupations des populations et des sociétés. Et ces préoccupations apparaissent légitimes, comme le montrent de nombreuses études récentes auxquelles nous renvoyons pour des analyses plus approfondies.

La question de la sécurité alimentaire régionale et mondiale reste une question actuelle et dramatique, avec plus de 800 millions de personnes en situation de sous-

nutrition dans le monde au début du III^e millénaire, et des situations locales où, même en dehors des périodes de crise, la proportion de personnes sous-nourries dépasse 50 % (FAO, 2003a). En parallèle, l'augmentation de la population mondiale sur un rythme annuel moyen de 80 millions de personnes par an jusqu'en 2025 (OMS, 2001) implique une augmentation importante des ressources alimentaires de base, ce qui explique que, malgré les efforts d'accroissement de la production alimentaire, le recul de la sous-nutrition ne concerne que 2,5 millions de personnes par an, bien loin des objectifs fixés lors du sommet mondial de l'alimentation en 1996. Différentes projections à cinquante ans de l'évolution des besoins font ainsi apparaître la nécessité absolue d'améliorer fortement nos capacités de production locales et globales (Rosegrant et Cline, 2003). Même si la production de denrées alimentaires a plus que doublé en quarante ans, et si certains auteurs sont optimistes quant à la capacité de la planète à pouvoir nourrir sans difficulté une population bien plus importante que la population actuelle (Heilig, 1999), il est clair qu'un tel rythme de croissance n'est pas abîmement reproductible si l'on ne considère pas que les capacités physiques à produire, et que l'on tient compte également des conditions économiques de cette croissance et de ses conséquences environnementales (Bindraban *et al.*, 1999 ; Chesman, 2001).

L'agriculture occupe une place majeure dans l'utilisation des terres de nombreuses régions du globe (près de la moitié des terres en Europe). L'activité agricole joue de ce fait un rôle essentiel dans l'évolution des paysages et des dynamiques économiques et sociales rurales, composantes du cadre de vie à laquelle une part croissante de la population est sensible. Mais son importance quantitative lui confère également une responsabilité forte vis-à-vis des questions environnementales. Les dégradations de l'environnement et des ressources naturelles se multiplient en effet (PNUE, 2002, 2004 ; Uen, 2002 ; *European Environment Agency*, 2005 ; *Millennium Ecosystem Assessment*, 2005) ; et parmi les atteintes jugées graves, on en trouve plusieurs pour lesquelles le rôle de l'agriculture est avéré, même s'il est souvent difficile à distinguer de celui d'autres activités humaines. On citera en particulier les questions de qualité des sols (qui se répèrent elles-mêmes sur la capacité productive de l'agriculture²), des eaux et de l'air d'une part, et de biodiversité d'autre part, sur lesquelles une littérature abondante existe (voir par exemple le recensement de Stoate *et al.*, 2001). La prise en compte de ces effets négatifs (et de certains effets positifs) nécessite une transformation de l'agriculture, dont il faudra toutefois veiller à ce qu'elle ne soit pas trop génératrice de diminutions de la production, ce qui serait antagonique avec la préoccupation de sécurité alimentaire (Tilman *et al.*, 2002).

Les questions de sécurité sanitaire des aliments constituent un défi parallèle à celui de la sécurité des approvisionnements, dont elles ont été souvent une composante trop implicite. Les préoccupations des consommateurs en ce domaine sont croissantes (Bonny, 2000) ; elles engendrent l'accroissement de réglementations visant à minimiser les risques sanitaires (voir par exemple le rôle du *Code Alimentarius*, FAO/OMS, 1999). On en considère sous cet angle réglementaire ou simplement du point de vue de la santé humaine, la qualité sanitaire des aliments est devenue

² Lal, 1998 ; *Ecology of Soils*, 2001 ; Wilcox, 2003.

un impératif qui renouvelle en profondeur les questions de qualité des produits, quels que soient les systèmes ou les régions de production considérées.

Cette liste pourrait aisément être allongée en développant les questions d'usage non alimentaire des ressources végétales (Desmarseaux, 1998 ; Paiz, 1998), de qualité des produits végétaux selon ses multiples dimensions (CNA, 2002), de contribution de l'activité agricole à l'emploi (Sagory *et al.*, 2000), de multifonctionnalité de l'agriculture (OCDE, 2001), de relations entre l'activité agricole et la préservation ou l'aménagement des espaces ruraux (Laurent et Thibon, 2005) et urbains (Nisar et Padilla, 2004)... L'agriculture, comme cela était déjà pointé par Sebilleotte (1996), il y a quinze ans, reste ainsi un cœur d'enjeux essentiels³ qui balissent ce qu'il est convenu d'appeler « l'agriculture durable » (ou, pour mieux dire, une « agriculture contribuant au développement durable »), et donne lieu à la définition de « bonnes pratiques agricoles » (voir par exemple FAO, 2003b) qui, définies à un niveau très général, traduisent surtout l'universalité de ces enjeux.

Par ailleurs, ces derniers se conjuguent avec des évolutions principalement extérieures à l'agriculture, mais qui auront des implications majeures sur le fonctionnement des sols, des couverts végétaux, et sur la manière dont l'homme devra agir pour atteindre ses objectifs : les changements climatiques, la mondialisation des échanges, les progrès des sciences et des techniques, la perte de nature sont, avec l'accroissement de la population déjà évoqué ci-dessus (voir aussi Giampetro *et al.*, 1999), les principales de ces évolutions. Ici encore, on ne peut que citer quelques pistes d'approfondissement, mais dont la simple mention illustre déjà l'acuité des évolutions en cours :

- les changements climatiques, auxquels l'agriculture contribue parmi d'autres activités humaines (Duplessy, 2001), doivent ainsi être abordés — davantage qu'on ne le fait ordinairement — d'un double point de vue : d'un côté ils vont modifier le fonctionnement des champs cultivés et altérer (en positif ou en négatif) leur productivité (Kosunen *et al.* Parry, 1994 ; Reddy et Hoeges, 2000), d'un autre côté, des modifications des pratiques agricoles sont susceptibles de contribuer à limiter les changements climatiques, en particulier à travers la fonction de stockage de carbone dans les sols cultivés et de limitation consécutive de l'effet de serre (Arrauys *et al.*, 2002 ; Lal, 2002) ;

- l'internationalisation accrue des échanges de produits entraîne une évolution des systèmes de production qui tendent, au moins dans certaines régions, à se positionner sur un marché élargi, voire mondial. Ainsi, par exemple, la production laitière australienne évolue pour s'adapter aux contraintes du marché asiatique ; ainsi, également, des pays émergents à faibles coûts de production se positionnent par un effet d'aubaine sur des systèmes de productions nécessitant une forte quantité de travail, comme l'horticulture (Harrison, 2003). Cette internationalisation a également tendance à accroître les concentrations des entreprises de l'agroalimentaire ou des industries agroalimentaires, avec des répercussions inévitables sur les systèmes de production (Fresco, 2001) ;

- parallèlement, les États ou les organisations supranationales tentent de garder une capacité d'orientation des systèmes de production agricole, de manière à éviter que ne se creuse le fossé entre les attentes des citoyens et des consommateurs d'une

3. Pavillon, 1998 ; Malkina-Pykh et Pykh, 2003.

part, et la réalité de l'agriculture d'autre part. Ou elles soient incitatives ou restrictives, ces politiques ont des impacts sur les systèmes de production (Dron, 2003) ; — les connaissances scientifiques sur elles-mêmes une dynamique qui peut avoir des conséquences essentielles sur l'évolution de l'agriculture : la découverte par exemple de nouvelles molécules naturelles à effet herbicide (Duke *et al.*, 2002) pourrait modifier les pratiques de désherbage, sous réserve que leur emploi soit correctement intégré dans les systèmes de culture ; ou encore les capacités technologiques d'insertion de gènes d'espèces très variées dans les génomes des espèces cultivées ont déjà fait couler beaucoup d'encre quant à leurs conséquences entre autres agronomiques, tant leur adoption éventuelle implique des changements de systèmes de culture (Olofsson *et al.*, 2000 ; Gruyen *et al.*, 2001 ; Phil. Trans., Biol. Sci., 2003) ;

- la biodiversité n'évolue pas que sous l'effet de l'agriculture : les changements d'usage des terres, les changements climatiques, la déposition d'aérosols atmosphériques et les pluies acides, l'augmentation du CO₂ atmosphérique, vont engendrer à l'horizon du siècle des échanges biotiques dont les espèces invasives sont la marque la plus visible (Sala *et al.*, 2000). Ces phénomènes vont entraîner des disparitions d'espèces dont on peut prévoir qu'elles auront pour l'agriculture des conséquences directes — déséquilibres entre populations de bioagresseurs et populations de prédateurs ou de parasitoïdes — et indirectes — pertes globales de ressources génétiques. D'une manière plus générale, la dégradation globale des écosystèmes rend plus difficile la réalisation des missions assignées à l'agriculture (*Militerium Ecosystem Assessment*, 2005).

Face à ces évolutions, une des tâches de l'agronomie actuelle est précisément d'identifier les manières de produire qui permettront à l'agriculture de mieux faire face aux attentes de la société (Bullock, 1997 ; Viaux, 1999 ; Bollin *et al.*, 2001 ; Malczews *et al.*, 2001 ; Reganold *et al.*, 2001 ; Mäder *et al.*, 2002).

Pour faire face à des enjeux si considérables et à des évolutions si profondes en se fondant sur les progrès de la connaissance, la mise en commun des connaissances et des méthodes issues de différentes approches et disciplines sera nécessaire. L'interaction avec d'autres disciplines, l'agronomie a une place à tenir : elle est l'une de celles qui ont vocation à produire des connaissances sur des objets à niveau d'organisation élevé — la plante, la population végétale, le champ, l'espace rural... Elle est aussi l'une des disciplines qui posent explicitement la question de l'utilisation des connaissances pour l'action, et elle peut, comme l'écologie (Hubert, 2004), contribuer à une synergie entre sciences de la nature et sciences sociales, une des clés du développement durable (Meynard, 2003). Et c'est d'ailleurs un enjeu majeur pour les agronomes que de continuer à former de nouvelles générations de scientifiques capables de concevoir des systèmes de production durables, ce qui nécessite de prendre en charge des « fonctions intégrées » auxquelles la plupart des scientifiques du domaine végétal ne s'attaquent pas, car ce domaine est devenu « trop atomisé, trop spécialisé » (Fresco, 2001).

Compte tenu de la place de ce maillon de la connaissance auquel correspond l'agronomie, elle-ci est par construction une discipline d'intégration. Beaucoup de disciplines le sont, plus ou moins ; elles le sont d'autant plus que leur objet d'étude est complexe — ce qui est le cas de l'agronomie. Elle n'est cependant pas *vraiment* une

discipline d'assemblage, une sorte d'ingénierie de la connaissance, et ceci pour trois raisons. La première est que l'intégration de connaissances analytiques à des niveaux « englobants » (de temps, d'espace, d'organisation) ne procède pas par simple assemblage comme dans un jeu de construction : les propriétés émergentes des systèmes imposent une production de connaissances spécifiques à ces niveaux. La deuxième raison est que pour organiser cette connaissance, l'agronomie contemporaine a développé ses propres concepts, permettant une structuration de la discipline (voir en particulier en France le rôle de Michel Sebilleau [1974a, 1978...]) et de ceux qui l'ont accompagnée). Enfin, l'orientation de l'agronomie vers l'action a conduit à la production de connaissances originales — destinées à faciliter la mise en œuvre de cette action —, à aider aux décisions (voir par exemple Ten Berge et Stein, 1997) de différents types d'acteurs (pas seulement les agriculteurs) et aux coordinations entre acteurs qu'exigent aujourd'hui la plupart des questions de gestion de l'espace agricole et rural soulevées ci-dessus.

►► Rendre compte des évolutions récentes de l'agronomie

L'agronomie est donc une discipline qui a évolué pour répondre à des besoins spécifiques, qui correspond à des enjeux actuels, et qui a produit un corpus de connaissances et de concepts originaux adaptés à son objectif. Mais une discipline ne continue à exister que si elle se renouvelle... et c'est bien sûr sur sa production de connaissances que se fondent sa légitimité et sa pertinence actuelles. De fait, l'agronomie a évolué au cours des trente dernières années. C'est à montrer cette évolution, à faire un point sur ce qu'est la discipline aujourd'hui que s'attache précisément cet ouvrage. Son organisation et son contenu traduisent cette ambition. Les auteurs chercheront donc davantage à faire apparaître les mouvements, plutôt qu'à transcrire de manière encyclopédique l'énorme somme de connaissances capitalisée dans le domaine de l'agronomie ; ils le feront cependant en balayant l'ensemble du champ traité par la discipline. Ce choix de privilégier l'évolution récente au détriment de l'exhaustivité a constitué une première clé de tri de l'information. La seconde a consisté à tenter de rendre compte du caractère appliqué de la discipline, et donc à montrer autant que possible les usages qui peuvent être faits des connaissances et des méthodes produites en agronomie. Ce souci de montrer les usages de la discipline ne doit toutefois pas prêter à confusion : il ne s'agit pas ici de rassembler toutes les connaissances utiles à l'agronome de terrain, ce qui serait l'objet d'un autre livre, ou plutôt de plusieurs : de tels ouvrages, organisés par culture (les céréales, le palmier à huile...), ou par technique (le travail du sol, la fertilisation...) sont déjà largement diffusés.

La première partie traite des concepts d'« itinéraire technique » et de « système de culture ». Partant d'une explicitation de leur place dans la discipline, elle montre comment ces concepts ont été valorisés dans les productions scientifiques récentes et dans leur utilisation pour l'action. Les parties suivantes traitent de l'évolution des connaissances agronomiques relatives à deux composantes de l'agrosystème (ce dernier terme désigne, selon le contexte, un champ cultivé ou un ensemble de champs) : la deuxième partie aborde le fonctionnement du peuplement végétal

cultivé, et la troisième l'évolution des composantes physiques, chimiques et biologiques du milieu (le sol, l'atmosphère, les populations animales et végétales) sous l'effet des pratiques agricoles, selon différents pas de temps. La quatrième partie enfin est consacrée aux connaissances agronomiques liées à des niveaux (d'espace, d'organisation) englobant la parcelle, auxquels l'agronomie s'est largement ouverte au cours des vingt dernières années. Signalons enfin que cet ouvrage a d'abord une ambition didactique, de manière à instruire les néophytes sur l'ensemble de la discipline, et à leur donner le goût — et, à travers la bibliographie, l'un des moyens — d'approfondir. C'est, selon l'expression consacrée, un ouvrage « de base » qui ne prétend donc pas présenter de manière détaillée et en spécialiste les questions, les méthodes et les résultats de recherche actuels en agronomie, ce qui serait incompatible avec la volonté de donner à voir l'ensemble de la discipline dans un volume resserré et sous une forme accessible au plus grand nombre ; il n'a pas non plus pour ambition de traiter des questions sociétales actuellement les plus vives dans lesquelles l'agronomie est impliquée (durabilité économique des systèmes de production dans les économies du Sud, maintien de la biodiversité, limitation des externalités négatives de l'agriculture, etc.), mais de donner des éléments de connaissances et de méthodes de base dans le domaine de l'agronomie pour pouvoir les aborder. Les références bibliographiques rassemblées sont néanmoins conçues de manière à donner, sur chacun des thèmes abordés, des pistes d'approfondissement. Cette organisation est complétée par un index.

ETUDE DU FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT CULTIVE

Le fonctionnement d'un peuplement végétal cultivé

Crozat, Y., & Levrault, F

Chapitre de l'ouvrage :

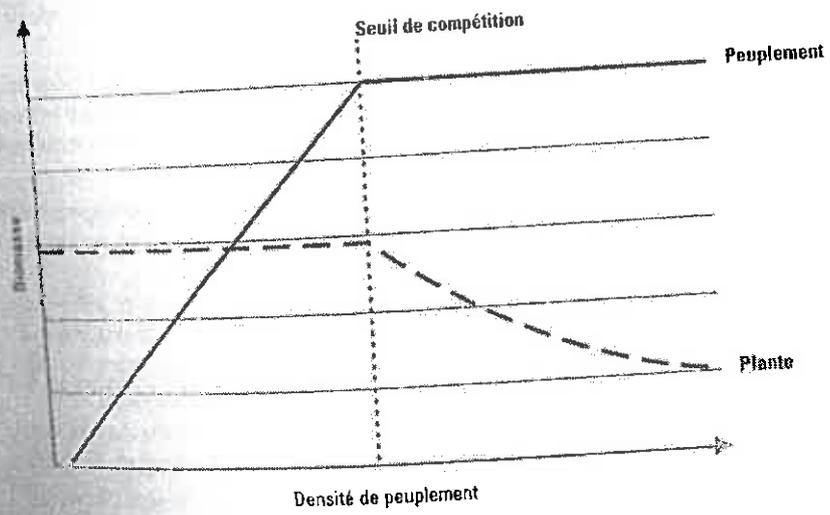
Mémento de l'agronome (2002) Montpellier: CIRAD – GRET (pp. 483-498).

Le fonctionnement d'un peuplement végétal cultivé

À partir d'une contribution de Y. Crozet (ESA Angers) et F. Lavyrault (ESA Angers)

QU'EST-CE QU'UN PEUPEMENT VÉGÉTAL ?

Le peuplement végétal est constitué d'une population de plantes (mono spécifique ou plurispécifique) soumise à des conditions de milieu identiques et concourant à un objectif de production. Quelle que soit la nature de cet objectif, l'agriculteur crée un groupe d'individus qui, du fait de leur proximité, ont chacun un comportement différent de celui qu'ils auraient isolément. Par exemple, lorsque la densité de peuplement s'accroît au-delà d'un certain seuil, la biomasse de chaque plante diminue alors que celle du peuplement se maintient à un niveau dépendant des potentialités du milieu. Cette compétition se manifeste aussi bien pour la lumière, que l'eau ou les éléments minéraux. En outre, elle évolue en nature et en intensité tout au long du cycle.



► Figure 1 : Effet de la densité de peuplement sur la biomasse du peuplement et la biomasse de chaque plante

Le peuplement végétal est une entité présentant à la fois des caractéristiques physiques¹ et des propriétés biologiques. En effet, les plantes évoluent au cours du temps selon un programme morphogénétique pré-établi et elles sont capables de réguler leurs échanges avec l'environnement. Grâce à la photosynthèse, le peuplement végétal convertit, avec l'aide de flux d'eau et de minéraux, de l'énergie lumineuse sous forme d'énergie chimique contenue dans la biomasse végétale. Le rendement de cette conversion est en général inférieur à 1 % sur un cycle de culture², parce que l'absorption de la lumière par le peuplement n'est pas toujours maximale³, parce que la photosynthèse peut être limitée par de nombreux facteurs (CO₂, température, maladies ou parasites engendrent des pertes supplémentaires).

● La délimitation du système étudié

Dans l'espace, le système *peuplement végétal* est délimité horizontalement et verticalement.

Horizontalement, c'est la parcelle, qui représente l'élément de base au sein duquel le peuplement végétal est constitué, soumis à des conditions de milieu identiques et obéissant de pratiques culturales concourant à un même objectif. C'est donc elle que l'agronome retient comme échelle pertinente d'étude du fonctionnement du peuplement végétal.

Verticalement, le système a comme limites les compartiments d'atmosphère et de sol que les plantes explorent. On définit ainsi les environnements aérien et souterrain immédiats.

● Les interactions avec l'environnement

L'existence de ces limites ne signifie pas l'isolement du système. En effet, celui-ci interagit en permanence avec l'extérieur, à savoir le climat et le sous-sol. Cette interaction est elle-même sous l'influence des pratiques culturales.

Le climat : l'agronome l'étudie au travers des variables intervenant sur la croissance et le développement des plantes, notamment le rayonnement, la température et les précipitations. Il influence l'environnement aérien immédiat et cet effet est variable selon l'état des plantes et du sol.

Le sous-sol : c'est la partie du sol hors d'atteinte des racines. Elle ne participe pas directement aux fonctions mécaniques et nutritives du sol, mais y contribue par circulation d'éléments minéraux et d'eau : drainage et remontées capillaires.

● Les composantes du peuplement (feuilles, tiges, racines, organes repro ou réserve)

L'examen détaillé du système « peuplement végétal » permet d'en identifier les composantes, de comprendre les flux d'énergie et de matière.

¹ D'architecture, de rugosité, de réflectance pour la lumière...

² Dans les conditions optimales, l'efficacité de la photosynthèse ne dépasse pas 5 %.

³ Mise en place de l'indice foliaire.

à la fois des caractéristiques phyto-physiologiques et des caractéristiques temporelles et elles sont capables de réguler la photosynthèse, le peuplement végétal, de l'énergie lumineuse sous le cycle de culture, parce que l'intensité est toujours maximale, parce que les facteurs (CO₂, température...) et les éléments.

limité horizontalement et verticalement.

élément de base au sein duquel un environnement de milieu identiques et objectif. C'est donc elle que l'agronomie optimise le peuplement végétal. Les compartiments d'atmosphère et de sol sont les environnements aérien et souterrain.

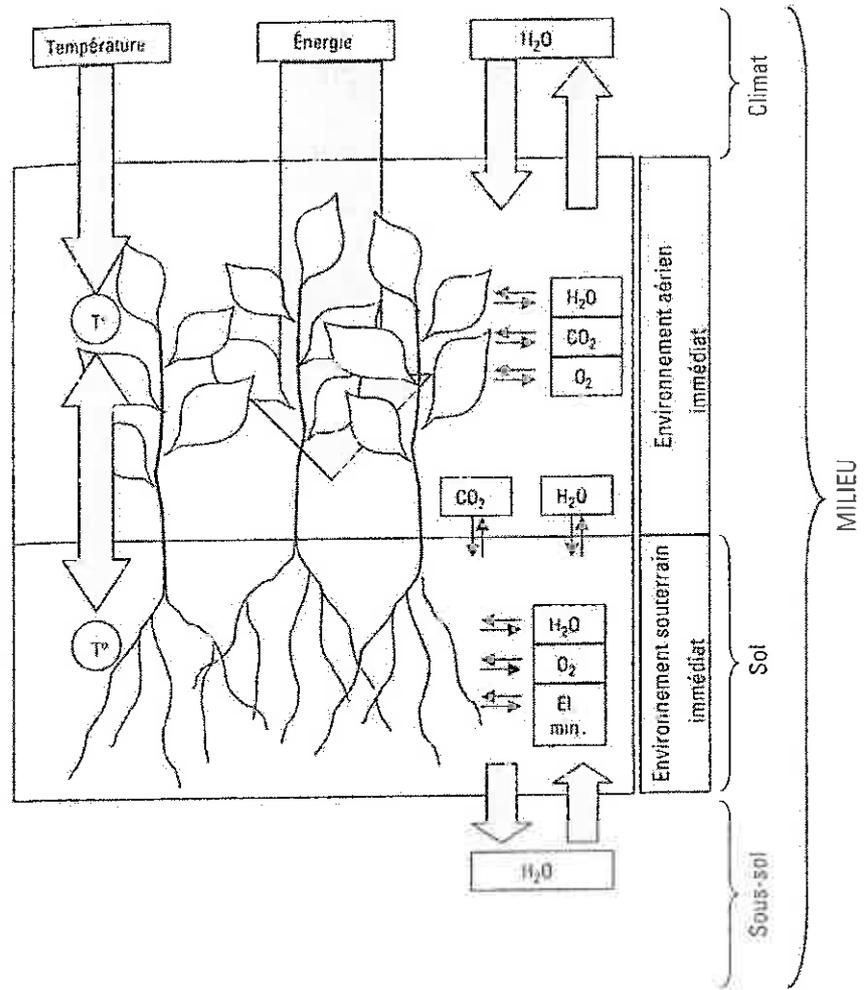
du système. En effet, celui-ci interagit avec le sol et le sous-sol. Cette interaction est complexe.

Les facteurs intervenant sur la croissance et le développement, la température et les précipitations et cet effet est variable selon les conditions.

Elle ne participe pas directement mais y contribue par circulation des sèves capillaires.

permet d'en identifier les caractéristiques.

5%



► Figure 2 : Le système peuplement végétal (d'après Leterme, 1981)

Les feuilles, capteurs aériens, assurent la fixation du carbone atmosphérique et l'élaboration des assimilats. En tant que surfaces d'échange avec l'atmosphère (transpiration), elles interviennent sur les flux d'eau dans le système.

Les tiges, issues de l'élongation des entre-nœuds, conditionnent la disposition spatiale des capteurs aériens et organes reproducteurs et contiennent les vaisseaux pour le transport de la sève brute et de la sève élaborée.

Les racines, capteurs souterrains, permettent, au-delà de leur rôle d'ancrage, la capture des éléments minéraux et de l'eau indispensables au fonctionnement et à la croissance des organes.

Les organes reproducteurs ou de réserve constituent des organes d'accumulation, issus soit de la tubérisation de certains organes végétatifs, soit des inflorescences après fécondation.

LA MISE EN PLACE DES DIFFÉRENTS ORGANES

Le développement est l'ensemble des modifications qualitatives de la plante conduisant à l'apparition de nouveaux organes. Chaque organe est issu de trois phases successives : l'induction (capacité de la plante à le produire), l'initiation (différenciation et multiplication cellulaire) puis la croissance (élongation cellulaire). La germination est la première étape du développement de la plante. Par la suite, l'apparition des nouveaux organes résulte du fonctionnement des deux méristèmes radicaire et caulinaire de l'axe séminal. Le méristème caulinaire élabore une succession d'unités fonctionnelles appelées phytomères et comprenant⁴ une feuille, un (ou plusieurs) bourgeon(s) axillaire(s) et l'entre-nœud sous-jacent. Après l'émission d'un certain nombre de phytomères végétatifs, ceux-ci acquièrent le caractère reproducteur par l'action combinée des conditions photo thermiques et des états internes du végétal.

2 méristèmes
le caulinaire
le radicaire

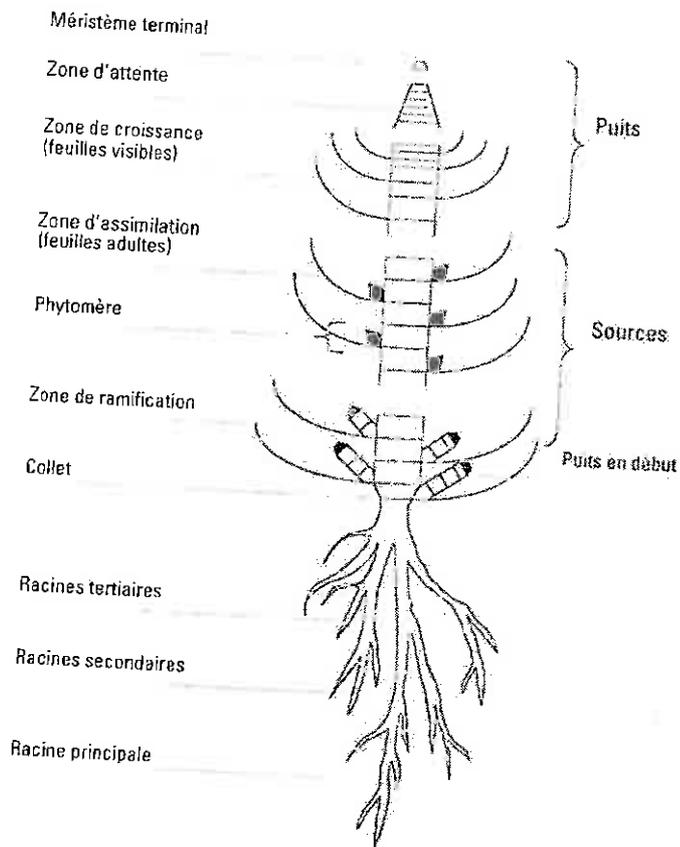
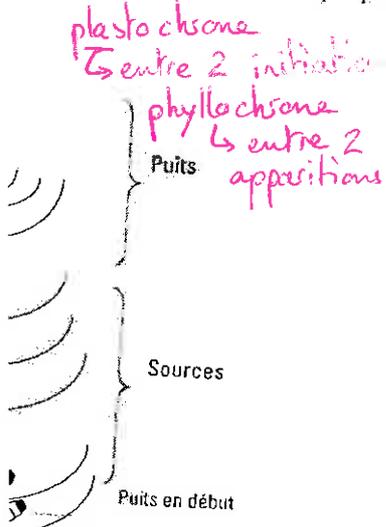


Figure 3 : Organisation des axes de la plante : schéma des phytomères aériens et de la racine principale (d'après Fleury, 1994)

⁴ Au moins en potentialité.

ES

itions qualitatives de la plante condu...
ne organe est issu de trois phases sta...
roduire), l'initiation (différenciation et...
ation cellulaire). La germination est la...
e. Par la suite, l'apparition des nou...
deux méristèmes radulaire et caub...
élabore une succession d'unités lom...
nt une feuille, un (ou plusieurs)...
ient. Après l'émission d'un certain...
èrent le caractère reproducteur sous...
ues et des états internes du peupl...



(organes)
de la nature

Le temps qui s'écoule entre l'initiation de deux organes de même nature définit le **plastochrone**. Le **phyllochrone** correspond au temps entre l'apparition de deux organes. Chez la plupart des espèces, phyllochrone et plastochrone sont gouvernés par la température. C'est pourquoi le développement est généralement repéré en sommes de températures. Ces sommes sont exprimées par rapport à des bases correspondant aux seuils minimaux d'activité biologique ; par exemple 12° C pour le coton, 6° C pour le maïs.

Pour le développement reproducteur (ou la tubérisation), la variation de la durée du jour et de la nuit (photopériode) joue un rôle important chez certaines espèces. Les plantes de jours longs, comme le blé ou le colza, ne fleurissent qu'après un certain nombre de jours d'une durée supérieure à un seuil ; celles de jours courts, souvent d'origine tropicale, comme le maïs ou le sorgho, après un certain nombre de jours d'une durée inférieure à un seuil. Photopériode et température⁵ ont des effets combinés chez de nombreuses espèces, comme le blé. Ces besoins peuvent être plus ou moins stricts et les deux types se rencontrent chez une même espèce comme le soja.

Le repérage des périodes au cours desquelles les organes de même nature rentrent en croissance permet d'analyser l'offre (nombre et activité des capteurs) et la demande (nombre et âge des puits) en assimilats sur des périodes successives du cycle cultural.

LA CROISSANCE ET LE FONCTIONNEMENT DES ORGANES

La croissance est une variable quantitative : c'est l'augmentation de la biomasse. Elle dépend des facteurs⁶ et conditions⁷ de croissance du milieu.

● Les capteurs aériens et la photosynthèse

● À l'échelle de la feuille

La photosynthèse est le processus par lequel les plantes utilisent le gaz carbonique de l'atmosphère. La photosynthèse d'une feuille est tributaire des conditions de milieu et de leur incidence sur l'état de la plante.

La réponse de la photosynthèse nette à l'éclairement est la résultante de la photosynthèse brute⁸ et de la respiration. Chez les plantes en C3, vient s'ajouter une respiration photosensible correspondant à la fixation de l'oxygène par une enzyme de carboxylation. L'intensité lumineuse pour laquelle il y a équilibre entre fixation et respiration est appelée point de compensation. Une saturation de la photosynthèse nette apparaît pour des éclaircements élevés (Pmax).

Chez les plantes en C4, la saturation s'observe pour des éclaircements plus élevés que pour celles en C3, et le Pmax est supérieur. Cette relation définit, pour chaque niveau d'éclairement, une activité photosynthétique potentielle qui sera elle-même affectée par les conditions de milieu : température, alimentation hydrique, nutrition minérale.

photosynthèse nette
= photo % brute
+ respi
(+ respi photo sensible pr C3)

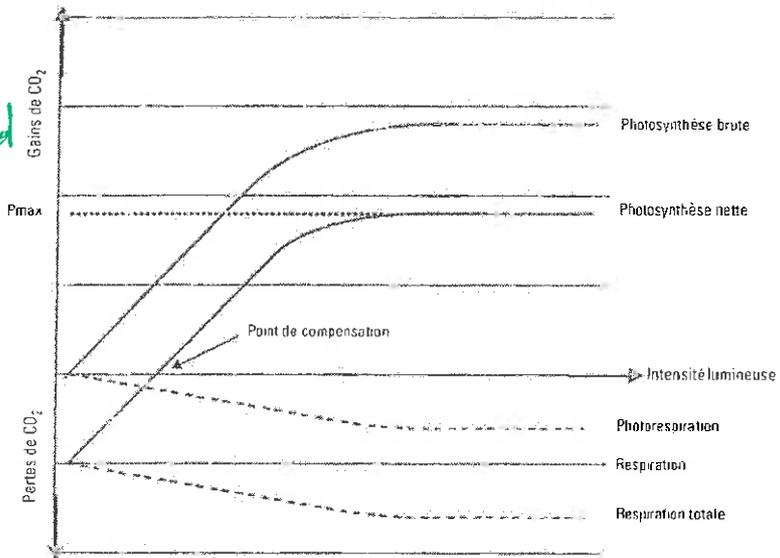
⁵ Effet des basses températures.

⁶ Éléments du milieu intervenant dans la fabrication même de la matière sèche : rayonnement, CO₂, éléments minéraux.

⁷ Caractéristiques du milieu influant sur le fonctionnement de la plante : eau, température, aération et structure du sol.

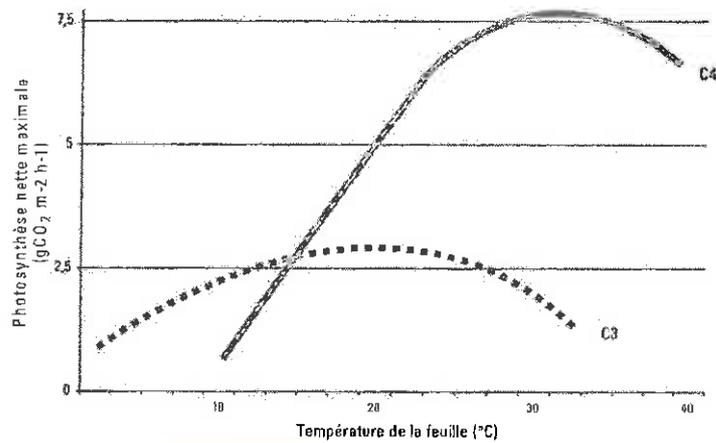
⁸ Quantité de CO₂ prélevée.

photo & dpd
 → éclaircissement
 → T°
 → azote



► Figure 4 : Réponse photosynthétique d'une feuille à l'éclaircissement

La température qui gouverne les vitesses des réactions enzymatiques a un effet très marqué sur la photosynthèse. La température optimale varie d'une espèce à l'autre avec une différence marquée entre plantes en C3 et en C4.



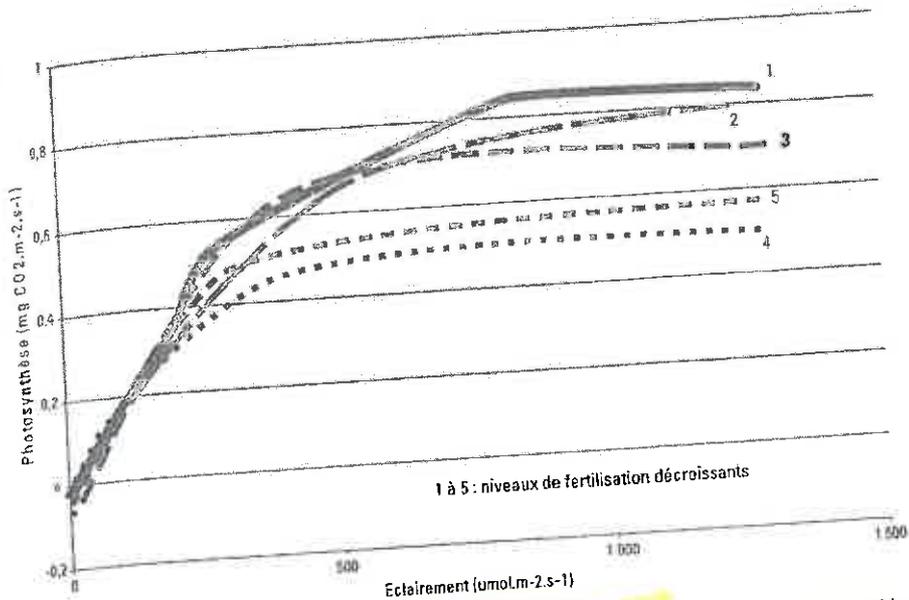
► Figure 5 : Influence de la température d'une feuille sur son activité photosynthétique à l'éclaircissement maximal : comparaison des plantes en C3 et en C4 (d'après de Wit et al, 1978)

À température fixée, le niveau de nutrition azotée de la feuille conditionne l'activité photosynthétique maximale en réponse à l'éclaircissement⁹, mais peu le rendement lumineux¹⁰.

⁹ Photosynthèse à rayonnement saturant.

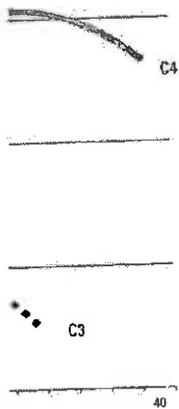
¹⁰ Pente initiale de la relation photosynthèse-éclairage.

- Photosynthèse brute
- Photosynthèse nette
- Intensité lumineuse
- - - Photorespiration
- Respiration
- - - Respiration totale



► Figure 6 : Effet de la nutrition azotée sur la réponse de la photosynthèse d'une feuille de fétuque à l'éclairement (d'après Gastal et Lemaire, 1997)

as enzymatiques a un effet très
ale varie d'une espèce à l'autre
n C4.



Photosynthétique à l'éclairement maximal :

La feuille conditionne l'activité photo-
mais peu le rendement lumineux¹⁰

En présence d'une contrainte hydrique, l'activité photosynthétique est ralentie du fait d'une diminution parallèle de la conductance stomatique au CO₂ et de la fixation de CO₂ par la feuille.

$$IF = \frac{\text{surface feuilles}}{\text{surface sol}}$$

● À l'échelle du peuplement

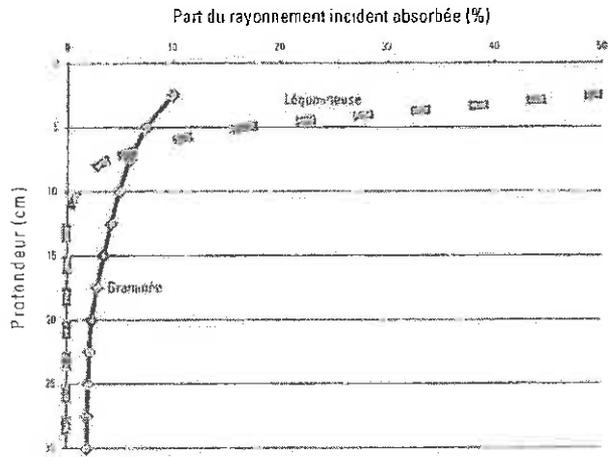
● L'indice foliaire (IF), architecture du peuplement et photosynthèse

L'indice foliaire¹¹ est le rapport de la surface de feuilles à la surface de sol correspondante¹². L'indice foliaire conditionne la capacité du peuplement à intercepter le rayonnement utile à la photosynthèse¹³. Il détermine aussi le pouvoir évapotranspirant du peuplement. L'absorption de rayonnement augmente au-delà de IF = 1, car l'absorption de la lumière visible par chaque couche de feuille est incomplète (environ 90 %). Selon la disposition spatiale des feuilles du peuplement végétal. Les couverts à feuilles dressées (graminées) mettent plus à contribution les étages inférieurs dans l'interception du rayonnement lumineux. Mais l'essentiel de l'activité photosynthétique reste cependant assuré par les étages foliaires supérieurs. L'obtention d'un indice foliaire trop élevé conduit à une respiration et une transpiration excessives, donc à un gaspillage des ressources. Ainsi, l'IF optimal diffère selon les espèces et leur port : environ 6 pour les plantes à port dressé comme le riz, et 3 à 1 pour les plantes à port étalé comme la pomme de terre.

¹¹ Leaf Area Index en anglais.

¹² Adimensionnel.

¹³ Donc le potentiel d'élaboration de biomasse durant la période de croissance

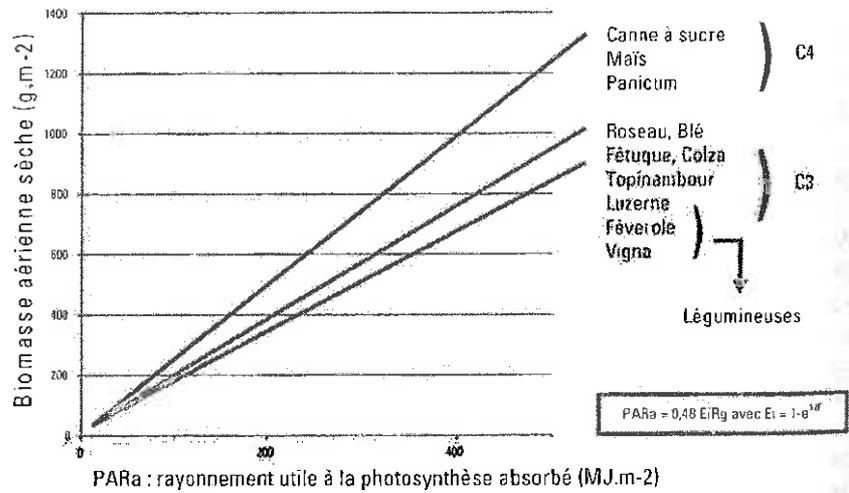


➤ Figure 7 : Distribution verticale de l'absorption du rayonnement incident par deux couverts végétaux (d'après Monteith, 1966)

L'efficacité d'utilisation du rayonnement¹⁴

Handwritten notes: = $\frac{115}{118}$ efficacité

C'est l'efficacité de conversion du rayonnement absorbé en biomasse : g de matière sèche/MJ d'énergie absorbée. Deux usages en sont faits. D'une part, les valeurs mesurées pour différentes espèces cultivées déterminent leurs potentiels de production en fonction du type de photosynthèse et de l'insolation du lieu¹⁵. D'autre part, la comparaison du RUE observé au RUE théorique permet de déceler la présence éventuelle de facteurs ayant limité l'expression de ce potentiel.



➤ Figure 8 : Relation entre la biomasse aérienne produite et la somme du rayonnement utile à la photosynthèse absorbée par différentes cultures (d'après Gosse et al, 1986)

¹⁴ Radiation Use Efficiency.

¹⁵ Les valeurs d'efficacité citées dans la littérature varient fortement du fait des références utilisées (Rg ou PAR) et des méthodes de mesure (rayonnement absorbé ou intercepté par le couvert).

La durée de vie d'un couvert¹⁶

L'indice foliaire donné, la durée pendant laquelle les feuilles conservent leur activité photosynthétique détermine la production de biomasse, d'où l'intérêt d'augmenter cette durée par sélection variétale : variétés tardives, gènes d'anti-sénescence. Mais les contraintes climatiques limitent les possibilités d'allongement du cycle : baisse des températures en climat tempéré, contrainte hydrique en climat chaud.

L'efficience de l'eau = $\frac{MS (g)}{\text{eau consommée} (l)}$

C'est le rapport entre la quantité de matière sèche élaborée et la quantité d'eau consommée (g/l). Elle varie au cours du cycle cultural. Les espèces en C4 ont une efficience globale plus forte en raison de leur taux de photosynthèse plus élevé, tandis que les légumineuses ont des efficaciences faibles en raison du coût métabolique de la symbiose. Les besoins (ETM) varient fortement au cours du cycle cultural en fonction du développement et de la croissance du peuplement. La satisfaction des besoins est exprimée au travers du ratio ETR/ETM. Selon les espèces, il apparaît ainsi que l'efficience de l'eau est plus ou moins forte.

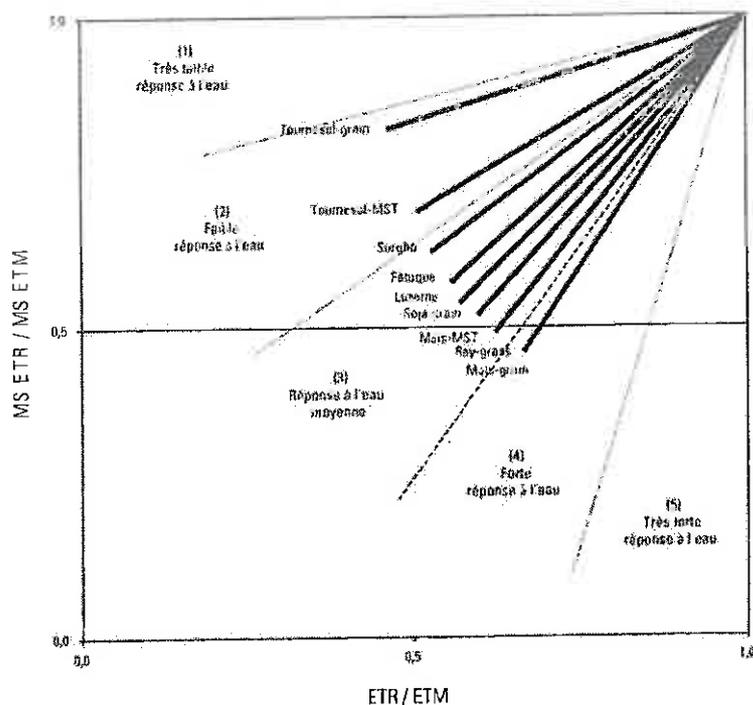
efficience de l'eau
C4 → forte
C3 → faible

ETR → évapotranspiration
ETM → besoins

sorbé en biomasse : g de matière sèches. D'une part, les valeurs mesurées potentiels de production en du lieu¹⁵. D'autre part, la comparaison déceler la présence éventuelle

- Canne à sucre) C4
- Maïs)
- Panicum)
- Roseau, Blé) C3
- Féruque, Colza)
- Topinambour)
- Luzerne)
- Féverole)
- Vigna)
- Légumineuses

$PAR_a = 0,48 E_i R_g$ avec $E_i = 1 - e^{-kI}$

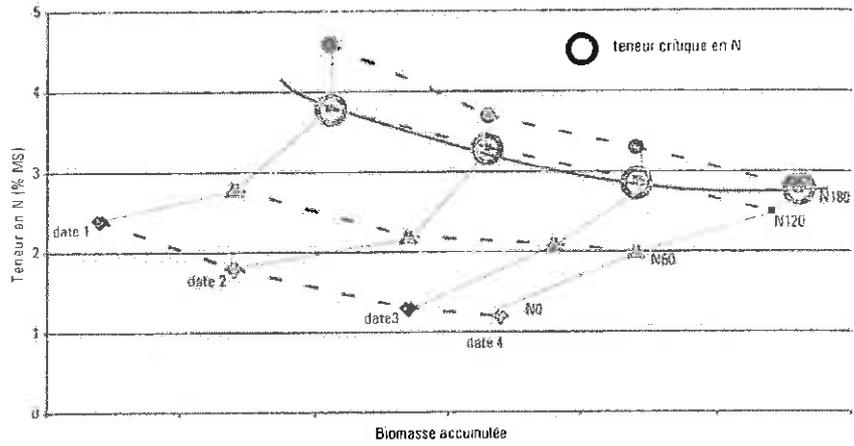


► Figure 9 : Réponse à l'eau de quelques végétaux (d'après Puech et al, 1976)

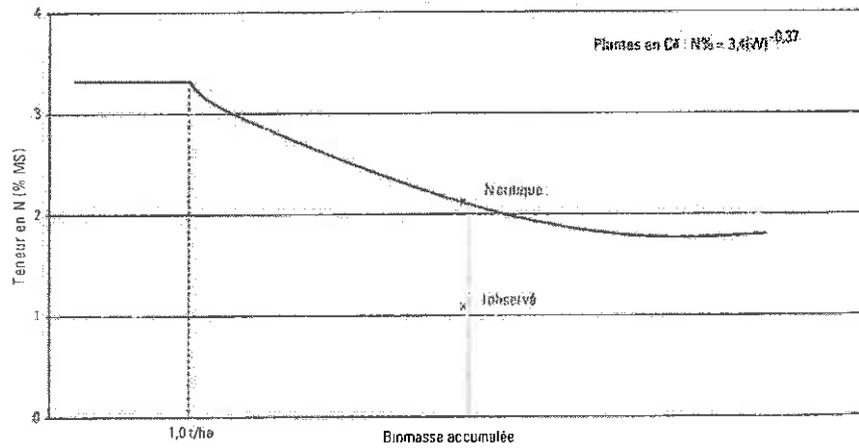
¹⁶ Leaf Area Duration.

Le statut azoté

L'azote est considéré comme le facteur limitant le plus important avec l'eau, les besoins des plantes étant maximaux lors de la phase de croissance active. À l'échelle du peuplement, pendant la phase végétative, la concentration en azote des plantes, qui décroît avec la biomasse accumulée, est d'autant plus faible que la fertilisation est limitante. On définit alors à chaque instant la concentration critique comme la concentration minimale permettant la croissance optimale¹⁷, puis l'indice de nutrition azotée (Nitrogen Nutrition Index) comme le rapport de la concentration observée à la concentration critique. Cet indice permet de porter un diagnostic sur le niveau de satisfaction des besoins.



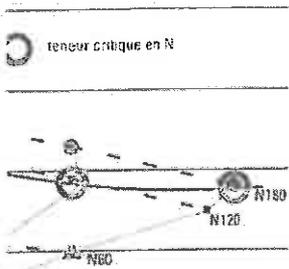
➤ Figure 10 : Détermination de la teneur critique en azote d'un peuplement de fétuque élevée (d'après Gastal et Lemaire, 1997)



➤ Figure 11 : Détermination d'un indice de nutrition en azote d'un peuplement de fétuque élevée (d'après Gastal et Lemaire, 1997)

¹⁷ Ni carence azotée, ni consommation de luxe.

important avec l'eau, les besoins en azote des plantes, qui est faible que la fertilisation est limitée. L'indice de nutrition azotée est un diagnostic sur le niveau de



Plantes en C4 : $N\% = 3,4[W]^{-0,37}$

capteurs souterrains et aériens interdépendants

● Les capteurs souterrains

La croissance des capteurs souterrains est sous la dépendance du niveau de croissance des parties aériennes. Au cours du cycle, le rapport biomasse racinaire/biomasse aérienne diminue, traduisant une allocation croissante des assimilats vers les parties aériennes. La biomasse racinaire est en général maximale au début de la phase reproductive. Ces capteurs souterrains prélèvent l'eau et les éléments minéraux dans leur environnement.

● Les éléments minéraux

Au champ, l'absorption par les racines dépend des besoins créés par la croissance des parties aériennes, de la concentration en éléments minéraux du sol en contact avec la racine et des différentes conditions du milieu : pH, température, aération.

Le facteur limitant la nutrition minérale est rarement l'absorption racinaire, mais plutôt la vitesse de réapprovisionnement de la rhizosphère. Ce réapprovisionnement s'appuie sur deux mécanismes : la diffusion des solutés dans l'eau du sol¹⁸ et leur transport avec l'eau du sol sous l'action de l'évapotranspiration.

● L'eau

L'eau peut être prélevée dans le sol par les racines, si leur force de succion est supérieure à celle du sol. La force de succion est directement liée à la demande climatique, elle-même relayée par les feuilles (transpiration), les vaisseaux des tiges, puis les racines. La force de rétention par le sol dépend essentiellement de son humidité et de sa texture. La distribution spatiale (verticale et horizontale) du système racinaire détermine la possibilité et l'importance des prélèvements (cf. chapitres 412 et 434 pour l'étude d'un bilan hydrique).

● L'interaction eau/éléments minéraux

L'alimentation hydrique et la nutrition minérale interagissent fortement sur la croissance du fait de l'absorption parallèle de ces deux facteurs de croissance. Ainsi, le niveau de fumure azotée conditionne l'efficacité de l'eau d'une culture de maïs irriguée ou non irriguée.

LES RELATIONS CROISSANCE - DÉVELOPPEMENT

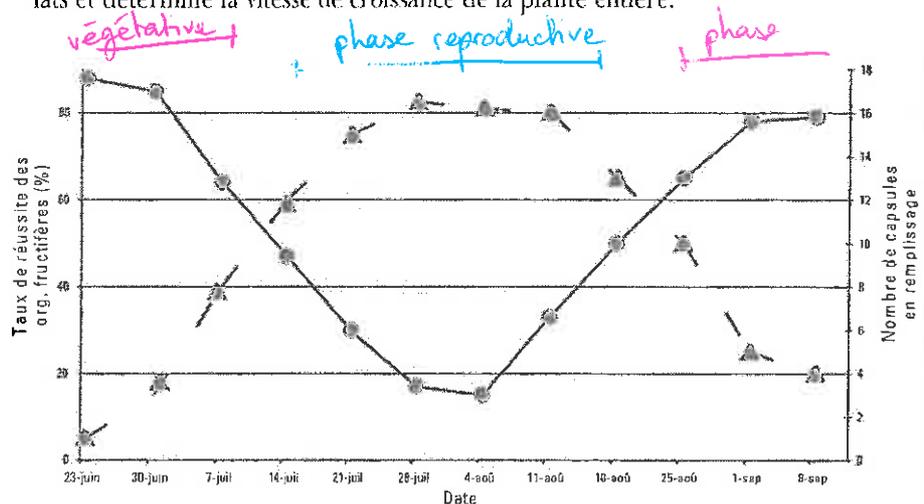
Le rendement est une caractéristique importante mais pas unique de l'état final du système. Résultat de l'interaction permanente entre la croissance et le développement, le rendement se construit sur l'ensemble du cycle. Il découle d'une succession de structures du peuplement et d'un enchaînement entre période végétative et reproductive qui diffère suivant les espèces.

¹⁸ Sans mouvement d'eau.

● Les relations source-puits

L'interception de facteurs de croissance (rayonnement, CO_2 , eau, éléments minéraux) par les organes capteurs (feuilles, racines) constitue une source d'assimilats qui, à chaque instant, forme «l'offre disponible». Coexiste avec cette fonction d'offre, une fonction de demande issue de l'initiation de nouveaux organes qui, soit temporairement¹⁹, soit durablement²⁰, nécessitent un transfert d'assimilats à partir des organes sources pour assurer leur croissance et leur maintien. Durant la phase végétative, ces flux sont dirigés vers les organes en croissance à savoir les apex des racines, tiges et feuilles. Durant la phase reproductive, les flux sont réorientés vers les organes reproducteurs. Chez de nombreuses espèces, des transports d'assimilats (dits de remobilisation) apparaissent en fin de cycle cultural entre les parties végétatives et les organes de stockage. Ces transports, qui accroissent sensiblement la biomasse des organes de stockage, se déroulent alors que la croissance nette du peuplement est devenue nulle.

L'analyse quantitative de l'offre et de la demande conditionne l'utilisation des assimilats et détermine la vitesse de croissance de la plante entière.



► Figure 12 : Relation, chez le cotonnier, entre l'évolution du nombre de capsules (▲) en remplissage et la survie des organes fructifères (●) : boutons floraux, fleurs [d'après Guinn, 1985]

À la germination, les besoins nécessaires à la mise en place des premiers capteurs proviennent des réserves de la graine²¹. Pendant la phase d'installation du couvert, les demandes individuelles des organes sont d'abord faibles par rapport à l'offre. Progressivement, la situation s'inverse car la multiplication du nombre de phytomères²² accroît fortement la demande. L'offre du milieu, par définition limitée, ne peut pas satisfaire cette demande et l'offre devient alors limitante.

Lorsque l'offre est supérieure à la demande, tous les organes initiés maintiennent leur taille maximale et les assimilats non utilisés sont stockés, sous forme de réserves

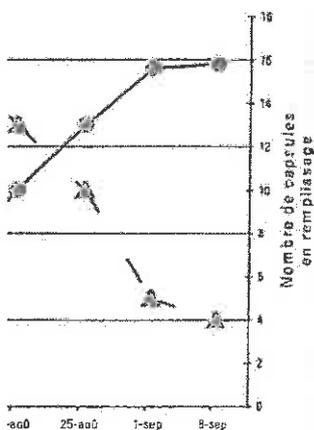
19 Cas des organes aériens passant par une phase d'hétérotrophie avant autotrophie

20 Cas des organes souterrains ou d'accumulation

21 Phase d'hétérotrophie

22 Activité du méristème caulinaire et ramifications

CO₂, eau, éléments minéraux) une source d'assimilats qui, à l'exception des organes qui, soit temporairement, soit définitivement, assimilent à partir des organes sources. Durant la phase végétative, ces assimilats sont dirigés vers les apex des racines, tiges et branches orientés vers les organes reproducteurs d'assimilats (dits de remobilisation). La biomasse des organes de remobilisation est devenue nulle. L'utilisation des assimilats est limitée.



(A) (d'après Guinn, 1985)

Les premiers capteurs photovoltaïques d'installation du couvert, les feuilles par rapport à l'offre d'assimilats, par définition limitée, ne sont pas limitants.

Les organes initiés maintiennent leur fonction, sous forme de réserves.

graphie.

transitoires dans le système vasculaire lui-même. Lorsque la capacité de stockage arrive à saturation, l'offre est réduite par une diminution de l'efficacité photosynthétique.

Lorsque la demande est supérieure à l'offre, les réserves transitoires complètent dans un premier temps l'offre photosynthétique. Cela permet de maintenir la taille des organes formés mais ceux en cours d'initiation voient leur taille potentielle diminuer²³ et leur nombre baisser²⁴. Dans un deuxième temps, une remobilisation peut s'opérer à partir d'autres tissus qui perdent alors leur fonctionnalité. Nombre et taille des organes puits sont réduits.

La notion de stade critique

Certains organes jouent un rôle primordial dans la formation des composantes du rendement. C'est en particulier le cas des organes reproducteurs des espèces à floraison groupée car une éventuelle réduction de leur nombre ou de leur taille ne peut être compensée à un moment ultérieur du cycle. Lorsque ces organes, en plus des problèmes d'adéquation entre l'offre et la demande en assimilats, présentent une forte sensibilité aux conditions climatiques, leur période d'initiation et/ou de formation définit une phase critique.

Chez le maïs par exemple, des conditions hydriques ou thermiques sans conséquence en début de végétation peuvent entraîner une réduction importante du rendement si elles apparaissent pendant la floraison et la fécondation. Plusieurs phénomènes en sont la cause : une réduction du nombre de fleurs initiées, une pollinisation incomplète ou un avortement des graines pendant leur phase de division cellulaire.

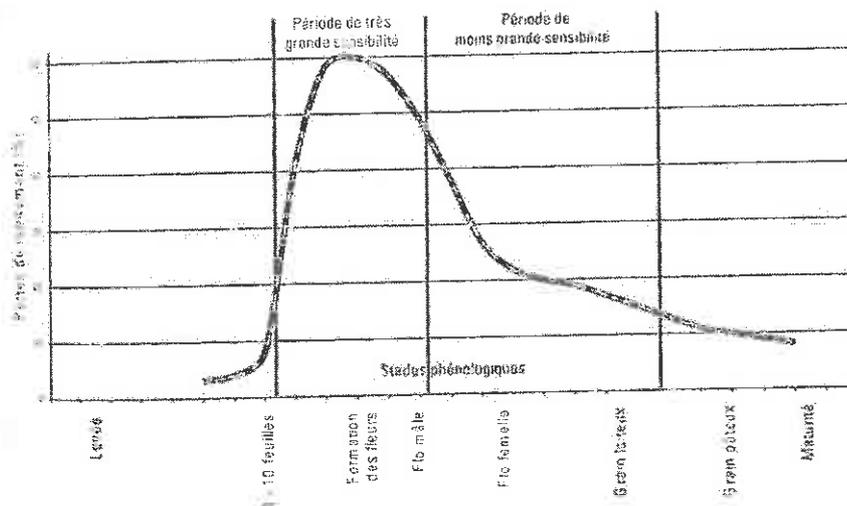


Figure 13: Perte de rendement grain d'une culture de maïs suivant la période d'application d'une contrainte hydrique (d'après Robelin, 1976)

²³ Nombre de cellules réduite.
²⁴ Avortements.

Dès que la graine a franchi le stade limite d'avortement, elle commence sa phase active de remplissage. En cas de contrainte trophique, elle n'avorte plus mais des conditions hydriques limitantes ou des températures excessives perturbent ce remplissage²⁵ et ne permettent pas l'obtention d'une taille maximale de la graine. Le poids d'un grain et le rendement sont alors réduits.

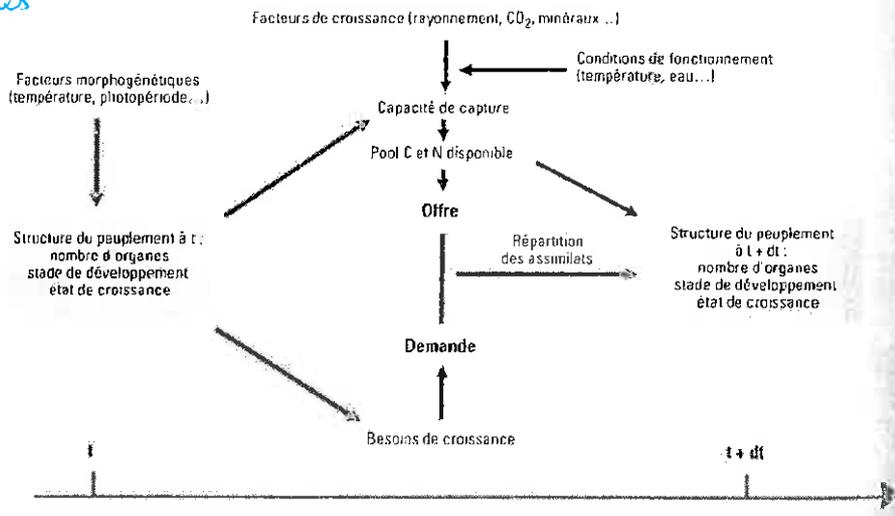
Les plantes à tubercules ne présentent pas de période critique sensu stricto, car le rendement est beaucoup plus lié au poids moyen des tubercules qu'à leur nombre. La phase d'implantation de la culture est la plus déterminante pour le rendement final.

● **La structure du peuplement et l'élaboration du rendement**

Le rendement observé à la récolte est la résultante du programme morphogénétique et des relations puits-sources. Ces interactions peuvent être révélées par un enchaînement de structures de peuplement. Ces structures peuvent être décrites par l'âge, le nombre et la biomasse des organes végétatifs et reproducteurs concourant à la constitution du rendement : nombre d'individus par unité de surface, nombre d'organes de capture ou de stockage par individu.

La structure du peuplement à l'instant t détermine à la fois les besoins de croissance et la capacité de capture des facteurs de croissance²⁷. L'importance et le devenir des assimilats vont alors déterminer la structure du peuplement à l'instant $t + dt$. À la notion de demande correspond celle de composante de rendement et à la notion d'offre correspondent les caractéristiques du milieu.

*demande
les composantes
du rdt
offre
les caractéristiques
du milieu*



➤ **Figure 14 : Evolution de la structure du peuplement végétal et fonctionnement en termes d'offre et de demande (d'après Masle et Fleury, 1994)**

25 Phénomène d'échaudage
26 Par le nombre et l'activité des organes puits.
27 Par le nombre et l'activité des organes sources.

elle commence sa phase active, avorte plus mais des conditions perturbent ce remplissage²⁵ et la graine. Le poids d'un gramme

de critique sensu stricto, car les tubercules qu'à leur nombre. La plante pour le rendement final

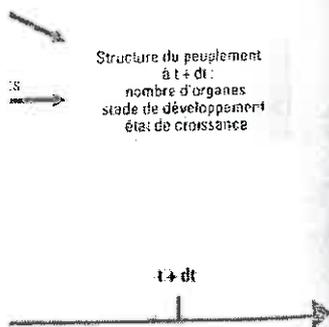
rendement

programme morphogénétique et être révélées par un enchaînement de phases. Elles peuvent être décrites par l'âge, les caractéristiques des producteurs concourant à la constitution de la surface, nombre d'organes de

à la fois les besoins de croissance. L'importance et le devenir des organes à l'instant $t + dt$. À la notion de rendement et à la notion

ix.)

Conditions de fonctionnement (température, eau...)



int

Deux phases constituent la vie d'une plante. Au début de cycle cultural, la plante se ramifie et multiplie ses organes végétatifs²⁶. C'est la période végétative. Ensuite, elle fabrique les organes reproducteurs dans lesquels la matière sèche s'accumulera. C'est la période reproductrice. L'analyse de la formation du rendement dépend du mode d'enchaînement de ces deux phases.

Dans le cas des plantes à croissance déterminée (céréales), ces deux phases se succèdent sans se chevaucher. On distingue donc une première phase de mise en place d'une capacité de capture²⁷ et du nombre d'organes reproducteurs, suivie d'une phase d'utilisation de ce potentiel pour remplir les grains formés. Dans le cas des plantes à croissance indéterminée (légumineuses, cotonnier), ces deux phases se chevauchent partiellement. Leur durée dépend des rapports entre le développement reproducteur et l'offre par les capteurs.

En conditions limitantes, le rendement des plantes à croissance déterminée est moins pénalisé²⁸ car le basculement complet de la croissance végétative à la croissance reproductrice permet l'obtention d'indices de récolte et de rendements plus élevés. En revanche, le rendement des plantes à croissance indéterminée est moins pénalisé par un stress pendant la floraison car le prolongement de cette dernière permet de compenser les pertes de fleurs ou les avortements occasionnés.

Chez les plantes à réserves (pomme de terre par exemple) on peut, comme chez les espèces à croissance déterminée, distinguer deux phases successives : une phase d'incubation où se forment le nombre de tubercules par unité de surface²⁹, suivie d'une phase de grossissement des organes unitaires dépendante des capacités d'offre du couvert.

Comprendre les déterminants de la production

En étudiant le fonctionnement du peuplement végétal, l'agronome cherche à comprendre les déterminants de la production végétale. Pour chaque espèce cultivée, les règles régissant l'élaboration du rendement sont fixées génétiquement, mais leur expression en termes d'états successifs du peuplement dépend des conditions de milieu rencontrées par la culture au cours de son cycle. Ces conditions de milieu s'exercent au travers du climat, du sol et des pratiques culturales adoptées.

L'étude du fonctionnement du peuplement végétal permet d'appréhender cette interaction entre sol, plante, climat et pratiques ainsi que ses variations dans le temps. Elle reconstruit le lien non univoque entre une production déficiente³⁰, le dysfonctionnement physiologique qui l'a provoqué³¹ et l'origine du dysfonctionnement³². Ce diagnostic permet d'adapter les pratiques aux problèmes rencontrés : suppression d'une carence par un apport de matière fertilisante, correction d'une hydromorphie par drainage, choix d'une espèce mieux adaptée à un type de sol.

²⁵ Mise en place des capteurs.

²⁶ Mise en place de la surface foliaire.

²⁷ Sans réserve d'éviter un stress pendant la floraison.

²⁸ Fonction de l'aptitude du tubercule-mère à mobiliser ses réserves et de la vitesse de croissance.

²⁹ Rendement réduit, teneur en huile insuffisante, préjudice environnemental.

³⁰ Mise en place d'une surface foliaire insuffisante, remplissage des grains pénalisé.

³¹ Par exemple une nutrition minérale déficiente liée à une compaction du sol.

Les indicateurs utilisés pour l'étude du fonctionnement du peuplement végétal doivent être pertinents par rapport au processus étudié. Par exemple, la mesure de l'activité photosynthétique et le suivi de l'accroissement de biomasse en réponse à l'alimentation hydrique renseignent sur le même processus de fixation de carbone mais avec des temps de réponse et un caractère intégratif différents. En outre, la mesure de ces indicateurs doit pouvoir être suffisamment répétée pour intégrer la variabilité spatiale et temporelle du système étudié.

Bibliographie

- COMBE L. et PICARD D., 1994 – *Elaboration du rendement des principales cultures annuelles*. INRA Ed. 191 p.
- LOOMIS R.S. et CONNOR D.J., 1992 – *Crop ecology : productivity and management in agricultural systems*. Cambridge University Press, 520 p.
- VARLET-GRANCHER C., BONHOMME R. et SINOQUETH., 1993 – *Crop structure and light microclimate Characterization and applications*. INRA Ed. 518 p.

2 phases : végétative et reproductive
plantes à croissance déterminées (céréales)
→ les 2 phases se succèdent
→ supporte un peu les cond° limitantes
plantes à croissance indéterminées (légumineuses)
→ les 2 phases se chevauchent
→ supporte un peu le stress
plantes à réserve (patates)
→ 2 phases se succèdent (incubation puis grossissement)

Les plantes, marchandes du sol et de l'air

ETUDE DU FONCTIONNEMENT DU PEUPEMENT CULTIVE

Température et plantes : importance agronomique

de Parcevaux, S., & Huber, L.

Chapitre de l'ouvrage :

de Parcevaux, S., & Huber, L. (2007) Bioclimatologie: Concepts et applications (pp. 153-170).

qu'il a subi des fluctuations. L'analyse de ces fluctuations est bien difficile de définir les causes, car la forte variabilité inter-annuelle masque les changements. En France, par exemple, les températures d'une année à l'autre, de varier de quelques dixièmes de degré, ou pluridécennale les écarts

qui dépassent largement une telle durée. Les données sont prises régulièrement que l'on dispose de quelques rares données critiques rigoureuses. Aussi l'investigation indirecte qui se fait, tels que, l'analyse historique ou à dire l'analyse systématique des sédiments, la méthode du carbone 14 dans les sédiments océaniques ou les glaces polaires profondes, l'analyse des carottes anciennes. L'ensemble de ces données montre des oscillations significatives à long terme, sur des millions d'années, tout au moins. Ces travaux font apparaître l'amplitude des températures et une dizaine de degrés sur les périodes particulièrement moyennes étant peu éloignées de la limite. Les mêmes limites conduisent tantôt à des changements importants, tantôt à des changements importants, tantôt à des changements importants. Par ailleurs, la périodicité serait relative (quelques 80 000 ans) et les dernières, suivant certains auteurs, à 20 000 ans. Il est admis que depuis qu'on a débuté il y a quelques millions d'années il y a eu une majeure partie du Nord, il y aurait eu une dizaine de degrés dans les deux hémisphères et dont la période est de 100 000 ans.

On peut identifier plusieurs périodes sensibles des températures. La période la plus précieuse des températures du passé est traduite en France par une progression des glaciers alpins

qui engloutirent plusieurs hameaux. C'est ce que les historiens qualifient de Petit Âge glaciaire. Depuis, les températures moyennes se sont progressivement relevées de quelques dixièmes de degré, réchauffement modeste mais plus sensible dans les régions subpolaires.

Si l'histoire du climat de notre planète, même en remontant aux ères géologiques, commence à être appréciée de façon satisfaisante, les causes des fluctuations ainsi mises en évidence sont loin de faire l'unanimité. De multiples hypothèses ont été formulées dont chacune recèle probablement une part de vérité. Parmi les causes les plus souvent avancées, citons les variations de l'activité solaire, les modifications des paramètres de l'orbite terrestre, les fluctuations de l'activité volcanique et du champ magnétique ou la variation propre du système climatique.

À moyen terme, pour les quelques décennies ou les quelques siècles à venir, de nombreuses incertitudes existent encore quant à l'évolution du climat mondial. Cependant, les experts du groupe intergouvernemental sur le changement climatique envisagent, au moins jusqu'au milieu du XXI^e siècle, un réchauffement global de notre atmosphère dont la fourchette, quelques dixièmes de degré à quelques degrés, est encore incertaine. Ce réchauffement probable est attribué à l'accroissement, d'origine anthropique, de la concentration de composants mineurs de l'air donnant lieu à effet de serre : gaz carbonique, chlorofluorocarbène, méthane, oxydes d'azote. Outre une certaine élévation du niveau des océans due à la fusion partielle des glaces polaires continentales, une telle évolution thermique aura des conséquences significatives sur la production agricole mondiale et divers mécanismes d'interaction entre la biosphère et l'atmosphère.

► Température et plantes : importance agronomique

Les plantes sont le siège de réactions chimiques complexes dans le cadre de la multiplication cellulaire, de la respiration et de la photosynthèse. Ces deux types de phénomènes caractéristiques du développement des êtres vivants sont dépendants de la température. Le **développement** est l'ensemble des manifestations morphologiques et physiologiques successives d'un organisme au cours de sa vie. On distingue les modifications quantitatives, augmentation des dimensions en longueur, en surface, en volume ou en masse, dont l'ensemble constitue la **croissance**, et les modifications qualitatives, qui se traduisent par l'apparition de propriétés nouvelles, morphologiques ou fonctionnelles, de nouveaux organes (feuilles, racines, fleurs...) et que l'on inclut dans le terme de **différenciation**. La croissance et la différenciation sont en fait des phénomènes liés. Considérée à un certain niveau d'organisation, la croissance implique des processus de différenciation au niveau d'organisation inférieure ; ainsi, la croissance végétative d'un végétal implique la formation d'organes (rameaux, feuilles, racines...) qui font partie de la différenciation. De même, considéré au niveau de l'organe, l'allongement d'une racine est un processus quantitatif (croissance) ; considéré au niveau cellulaire, il implique la formation des tissus nécessaires à l'édification des nouvelles parties formées : le processus est alors qualitatif (différenciation). De la même façon, une modification qualitative ne peut avoir lieu qu'après une phase de variation quantitative : un arbre ne fleurit qu'après quelques années de croissance

dvp = différenciation + croissance

en fait tout ça c'est une question d'échelle

végétative. Il y a donc dépendance entre croissance et différenciation et l'ensemble constitue le développement.

Si la température est élevée, l'activité vitale des organismes est plus grande, les besoins en énergie sont également importants. En conditions naturelles il y a généralement une certaine corrélation entre la température et l'énergie disponible. (Les températures rencontrées dans l'univers évoluent de quelques kelvins dans les espaces interstellaires à environ 6 000 K à la surface du soleil et plus d'un million de kelvins au sein des réactions nucléaires dont l'intérieur des étoiles est le siège.) Sur la terre les températures varient actuellement d'environ -70°C à environ $+50^{\circ}\text{C}$. Les températures vitales sont plus restreintes, d'environ -5°C à $+40^{\circ}\text{C}$. L'action de la température sur les plantes présente un optimum et des limites extrêmes. L'optimum varie au cours de la vie du végétal selon l'état de la différenciation, d'où l'importance du thermopériodisme de grande période (saisonnier ou annuel). Il varie aussi au cours de la journée (thermopériodisme nycthéméral).

Action sur la croissance durant une phase de différenciation

La croissance correspond à une augmentation irréversible de la taille, de la surface ou de la masse d'un organe, d'un organisme vivant ou d'une population en fonction du temps. Elle se traduit par une courbe qui a la forme d'un S, souvent appelé sigmoïde (fig. 3.9). On ajuste généralement cette courbe à la fonction logistique. En fait de nombreuses fonctions mathématiques simples se représentent graphiquement par des S réguliers (tangente hyperbolique, probabilité totale, sinus, arc-tangente, etc.). Il n'est pas possible de dire que tel ajustement à une courbe soit meilleur qu'un autre. Il serait d'ailleurs vain d'espérer que la croissance, fonction de nombreux facteurs internes et externes, puisse être traduite exactement par une fonction simple du temps. Il n'en reste pas moins que les ajustements à l'une ou l'autre de ces courbes sont très satisfaisants : ils traduisent donc bien, mais sans l'expliquer, le phénomène de la croissance. Les paramètres de ces courbes dépendent, entre autres, des conditions du milieu.

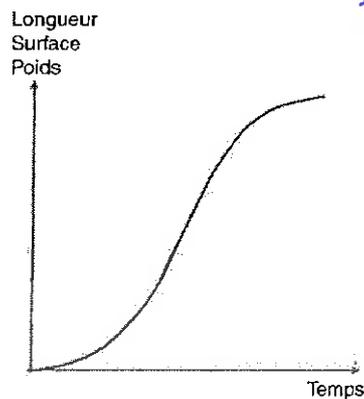


Figure 3.9. Évolution de la croissance.

SUPER ~~---~~

et différenciation et l'ensemble

smes est plus grande, les besoins naturels il y a généralement énergie disponible. Les températures kelvins dans les espaces l et plus d'un million de kelvins étoiles est le siège. Sur la terre -70 °C à environ + 50 °C. Les -5 °C à + 40 °C. L'action de la les limites extrêmes. L'optimum différenciation, d'où l'importance (par ou annuel). Il varie aussi au l).

se de différenciation

sible de la taille, de la surface ou l'une population en fonction du d'un S, souvent appelé sigmoïde et fonction logistique. En fait de représentent graphiquement par totale, sinus, arc-tangente, etc.). une courbe soit meilleur qu'un naissance, fonction de nombreux : exactement par une fonction ajustements à l'une ou l'autre de ne bien, mais sans l'expliquer, les courbes dépendent, entre autres,

On peut exprimer la longueur l d'un organe en fonction du temps t et de sa longueur finale L sous forme d'une tangente hyperbolique :

$$l = \frac{L}{1 + e^{-c(t-t_{1/2})}}$$

ou en linéarisant (fig. 3.10)

$$\log \frac{l}{L-l} = c(t-t_{1/2})$$

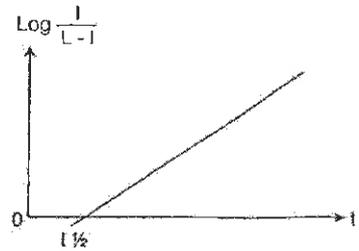


Figure 3.10. Croissance en longueur.

La vitesse ou le taux de croissance s'obtient en dérivant l'équation précédente :

$$V = \frac{dl}{dt} = cl \left(1 - \frac{l}{L} \right)$$

Le second membre de cette relation est l'équation d'une parabole (fig. 3.11). Le paramètre c dépend de la température. La vitesse de croissance est maximale lorsque les organes ont atteint la moitié de leur dimension finale.

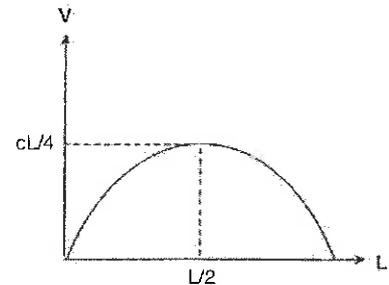


Figure 3.11. Vitesse et longueur.

Bien que les vitesses de réactions chimiques simples croissent exponentiellement avec l'augmentation de la température, la plupart des réactions biologiques présente un optimum thermique. La vitesse de réaction décroît avec la température au-delà de l'optimum. Ce phénomène est dû à différentes raisons. Les réactions biologiques dépendent généralement d'enzymes dont les propriétés catalytiques peuvent être détruites par des températures élevées. La croissance résulte aussi de la combinaison de divers phénomènes : les uns comme la photosynthèse provoquent un accroissement de la matière disponible, les autres comme la respiration correspondent à une disparition de matière. Il suffit alors que la respiration augmente plus vite que la photosynthèse avec la température pour que le bilan global fasse apparaître une diminution de la vitesse de croissance. Il s'ensuit que la courbe traduisant la variation de la vitesse maximale ou de la vitesse moyenne de croissance d'un organe présente une forme caractéristique (fig. 3.12).

→ Somme des températures (cas où la variation est linéaire)

On peut noter sur la figure 3.12 une zone où la vitesse de croissance augmente de façon pratiquement linéaire avec la température dans une large gamme et pour des valeurs habituellement rencontrées dans les conditions naturelles. Dans cette zone on peut écrire :

$$V = \frac{dl}{dt} = a(T - T_0)$$

d'où
$$l = a \int (T - T_0) dt = a(T - T_0) t \cong a \sum (\bar{T} - T_0) \Delta t$$

Ainsi pour une période donnée Δt, la croissance d'un organe, la réalisation d'une phase de développement, est proportionnelle à la somme des écarts positifs entre les

→ Temps

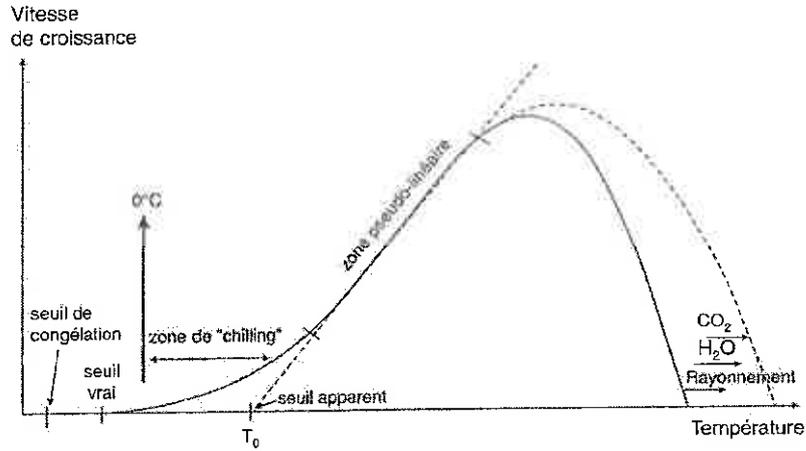


Figure 3.12. Variation de la vitesse de croissance d'un végétal avec la température.

températures moyennes quotidiennes et une température de référence T_0 , appelée **seuil apparent de végétation**. Les écarts négatifs ne sont pas pris en compte dans le calcul.

Pour chaque phase de développement d'un végétal, il existe un seuil thermique et une somme des températures caractéristiques (tabl 3.4). Rappelons que l'utilisation de cette notion suppose, au moins en première approximation, que la vitesse de développement est proportionnelle à la température, ce qui est à peu près réalisé dans une certaine gamme de température qui dépend de l'espèce étudiée.

L'unité utilisée pour exprimer les sommes des températures est le **degré-jour**. Un degré-jour (symbole : $^{\circ}\text{C} \cdot \text{j}$ ou mieux $^{\circ}\text{C} \cdot \text{d}$) correspond à un écart de un degré Celsius entre la température moyenne journalière de l'air et une température de référence (seuil T_0) correspondant au **zéro de végétation**. Pour le maïs, par exemple, le seuil de 6°C étant adopté, on exprime les besoins thermiques pour accomplir une phase phénologique en degrés-jours base 6.

Il est évident que pour des températures basses ou élevées, la courbe d'action de la température sur la vitesse de développement n'est plus linéaire : on ne doit plus utiliser la notion de somme de températures.

Tableau 3.4. Somme des températures.

	Blé d'hiver	Lin
Germination	40	
Semis - levée	150	100
Levée - montée	500	110
Montée - floraison	850	640
Floraison - maturation	850	600
Total	2 350	1 450

PPPP trop chiant ces papiers...

*degré jour
zéro de végétation*

No
Por
son
la v
des
vite

et,

La
per
les
pré
pet
pet
vo
bre
tra
obt
ils
et i

Ac

Du
tio
ter
lev

La
vég
ert
se
un
de
pa
lev
do
ra
ap
ce

Le
es
qu
l'e

Notion de Q_{10} : cas où la variation est exponentielle

Pour les températures basses au printemps, aux latitudes élevées ou en montagne, la somme des coefficients de température Q_{10} , basée sur une variation exponentielle de la vitesse de développement avec la température, est mieux adaptée que la somme des températures. Dans ce cas, la vitesse de croissance peut s'écrire comme une vitesse de réaction :

$$V = c e^{aT}$$

et,

$$Q_{10} = \frac{V_{T+10}}{V_T} = e^{a(T+10-T)} = e^{10a}$$

La somme des Q_{10} peut être utilisée au printemps pour prévoir les phases de développement des arbres fruitiers et mieux mettre en œuvre les techniques de lutte contre les gelées de printemps. Les sommes de températures sont couramment utilisées pour prévoir les dates de récolte du lin et pour échelonner convenablement les semis de petits pois de façon à approvisionner régulièrement les usines de conserverie. Elles peuvent servir à mieux estimer les chances de succès d'une nouvelle culture que l'on voudrait introduire dans une région où elle n'est pas encore pratiquée. Les nombreuses applications de ces notions peuvent contribuer à améliorer la planification des travaux culturaux. Ces méthodes doivent être utilisées avec prudence. Les résultats obtenus dans une région donnée ne doivent pas être généralisés à d'autres régions. Ils seront généralement reproductibles d'une année à une autre dans le même lieu et à la même époque car les facteurs climatiques varient relativement peu.

Action sur la différenciation

Durant une phase de développement, d'un stade à un autre, pour que la différenciation puisse se réaliser, il faut qu'une croissance minimale se réalise. Par ailleurs la température, et généralement les basses températures, déclenche la différenciation, lève les dormances.

La **dormance** est un état de vie ralenti d'une graine ou d'organes végétaux (bourgeon végétatif, bouton floral, bulbe, tubercule...). La dormance implique un arrêt de la croissance visible ; en fait l'activité métabolique, physiologique et la différenciation se poursuivent mais à un rythme très ralenti. La température joue presque toujours un rôle important dans les phénomènes de dormance. La plantule de pêcher issue de la germination d'un noyau reste en rosette, la tige ne croît pas tant qu'elle n'aura pas subi l'action de basses températures ; les noyaux doivent être mis à stratifier pour lever cette dormance. La germination des graines de muguet présente une double dormance d'abord de la radicule, puis de la gemmule ; deux périodes, où la température doit être de l'ordre de 5 °C, séparées par une période où la température doit approcher 25 °C, sont nécessaires pour lever cette double dormance. Il va de soi que ces espèces ne peuvent se développer en zone tropicale.

Les boutons floraux des arbres fruitiers, de la vigne, du lilas et de beaucoup d'autres espèces vivaces de nos climats se forment en été et ne peuvent se développer qu'après avoir subi des températures hivernales basses. Chez les plantes supérieures, l'entrée en dormance est due à certaines conditions physiologiques et à l'action des

températures élevées au cours de l'été, généralement au mois d'août. La levée de dormance s'opère en hiver, novembre et décembre, par les faibles températures, avec un optimum d'efficacité entre 5 et 7 °C. En région tropicale, la dormance peut être levée par la sécheresse (cacaoyer). La dormance peut être considérée comme une forme d'adaptation des végétaux à l'environnement.

On appelle **vernalisation** un traitement par le froid ou parfois par le chaud d'une graine en voie de germination ou d'une plantule pour modifier le déroulement saisonnier du développement de la plante. On dit aussi printanisation et plus rarement jarovisation. Les cultures d'hiver (certaines céréales, le colza,...) ont besoin d'une vernalisation pour fleurir. Cette vernalisation se réalise dans les conditions naturelles sous nos climats pour des semis faits à l'automne : un blé d'hiver restera en herbe jusqu'à l'année suivante s'il est semé au printemps ; il en est de même pour un certain nombre d'espèces cultivées et sauvages. Le **thermopériodisme annuel** est une condition indispensable au développement normal de certaines plantes. Dans les climats défavorables il est possible de lever les dormances qui empêchent la culture de certaines espèces en les vernalisant artificiellement.

La **diapause** est un arrêt de l'activité et du développement d'un insecte à un stade déterminé. La diapause résulte de l'interruption prolongée d'un processus métabolique interne sous l'influence de facteurs du milieu extérieur : photopériode, température, qualité de l'alimentation. La diapause peut être embryonnaire, larvaire, nymphale ou imaginaire selon les espèces.

La **quiescence** est un état de vie ralentie d'un organisme vivant, sous l'influence directe des conditions du milieu. Le froid ou la sécheresse peuvent conduire à la quiescence, mais celle-ci s'interrompt dès que les conditions redeviennent favorables à l'activité de l'espèce, contrairement à la diapause ou à la dormance, qui exigent des conditions préalables de levée.

Thermopériodisme

Les alternances de température de rythme nyctéméral ou annuel provoquent une action biologique que l'on appelle le thermopériodisme. Les conséquences globales sur les rendements des végétaux du thermopériodisme nyctéméral sont peu étudiées et pourtant les pertes de matière sèche dues à la respiration nocturne en zone tropicale peuvent dépasser la moitié de la matière accumulée par la photosynthèse durant la phase diurne ; même sous des latitudes tempérées, les nuits chaudes peuvent induire une baisse de la teneur en sucre de la betterave à sucre. Le thermopériodisme annuel joue un rôle essentiel dans les phénomènes de vernalisation, de dormance, d'hibernation.

Accidents dus aux températures extrêmes et concernant les plantes

Les températures extrêmes agissent en détruisant les protéines dans les cellules par une coagulation souvent consécutive à une dessiccation. Cette destruction mortelle est précédée de phénomènes dépressifs. La durée d'action d'une température défavorable, basse ou haute, a une grande importance sur le résultat biologique effectif.

La dormance est quiescence
Malgré le cycle nyctéméral

Pa
Il y
rar
tor
Ce
de
se
à l
au
Le
pa
Le
loj
di
du
ca
tic
C
à
ur
C
êt
di
s'
de
la
m
de
q
m
T
q
le
tr
ri
d
T
P
e
c
F
c
F
e

soût. La levée de
les températures,
la dormance peut
considérée comme

er le chaud d'une
déroutement sai-
et plus rarement
ont besoin d'une
ditions naturelles
restera en herbe
me pour un cer-
annuel est une
antes. Dans les
achent la culture

ecte à un stade
cessus métabo-
période, tem-
naire, larvaire,

ous l'influence
e conduire à la
ent favorables
e, qui exigent

voquent une
nces globales
ent peu étu-
arne en zone
otosynthèse
ales peuvent
périodisme
dormance,

es plantes

cellules par
m mortelle
re défavo-
effectif.

Par le froid

Il y a deux sortes d'accident dus aux basses températures. Le premier qui est courant pour les plantes d'origine tropicale, comme les haricots, le maïs, le riz, les tomates... s'appelle en anglais le *chilling*, mot qui n'a pas d'équivalent en français. Ce phénomène se manifeste par un flétrissement ou une inhibition de la croissance, de la germination, de la reproduction ou même par la mort complète des tissus. Il se produit chez les espèces sensibles lorsque la température des tissus est inférieure à 10 °C ; ce seuil varie avec les espèces et leur degré d'acclimatation. Si l'exposition aux basses températures est de courte durée, les dégâts sont généralement réversibles. Le *chilling* correspond à une altération des propriétés des membranes cellulaires, en particulier de leur perméabilité.

Le second type d'accident dû aux basses températures est lié au gel qui se produit lorsque l'eau des tissus se congèle. Une évaluation précise de la sensibilité au gel des diverses plantes est difficile à faire car les dégâts réels dépendent autant de la vitesse du dégel que de la température la plus basse subie par les organes végétaux. Dans ce cas aussi il y a altération des membranes. Quand la température baisse, à la cessation de la surfusion, les cristaux de glace se forment dans les méats intercellulaires. Comme la glace a une pression de vapeur – et donc un potentiel chimique – inférieure à celle de l'eau liquide à même température, la congélation extracellulaire provoque un déplacement de l'eau intracellulaire vers les cristaux de glace extracellulaires. Ce phénomène conduit à une déshydratation cellulaire. La quantité d'eau qui peut être perdue par une cellule dépend de la température et des propriétés osmotiques du suc cellulaire. L'eau se déplace jusqu'à ce que le potentiel de l'eau cellulaire s'équilibre avec le potentiel de la glace extracellulaire. Le potentiel de l'eau pure décroît d'environ 1,2 MPa · °C⁻¹ au-dessous de 0 °C. L'accroissement équivalent de la concentration d'un soluté donné par l'équation de Van't Hoff est approximativement de 530 osmol · m⁻³ par °C d'abaissement de la température. La concentration de la solution cellulaire étant inversement proportionnelle au volume, il s'ensuit que de relativement grands changements du volume cellulaire sont nécessaires pour maintenir l'équilibre.

Tant que l'abaissement de la température est relativement lent (< 1 °C · h⁻¹), ce qui est le cas habituel des conditions naturelles, ce phénomène est prépondérant et les altérations restent généralement réversibles si la plasmolyse cellulaire n'est pas trop forte. La mort des cellules intervient par congélation intracellulaire lorsque le refroidissement est très rapide ou lorsque la plasmolyse devient trop forte. Dans ce dernier cas, la mort cellulaire est en fait due à une dessiccation.

Tout tissu en voie de croissance est sensible au gel par température négative. Pour la plupart des plantes non acclimatées, c'est-à-dire qui n'ont pas subi un endurcissement, les tissus sont détruits par un gel à des températures de -1 °C à -3 °C. L'endurcissement est une augmentation de la résistance à des conditions climatiques défavorables. Lorsqu'un organisme vivant est soumis à des conditions progressivement de plus en plus défavorables (gel, sécheresse, vent...), il réagit dans certaines limites par un endurcissement. Un changement brutal de conditions ne permettant pas l'endurcissement est souvent dommageable, voire catastrophique aussi bien pour les animaux que pour les végétaux. Selon les espèces et les tissus

après acclimatation et donc endurcissement, la résistance au gel devient beaucoup plus importante : beaucoup de semences, par exemple, à cause de leur faible teneur en eau, supportent sans dommage la température de l'azote liquide ($-196\text{ }^{\circ}\text{C}$), de nombreux tissus naturellement endurcis peuvent supporter des températures de $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ et même plus basses.

Chez les espèces herbacées des températures nocturnes inférieures à $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ avec ou sans gelée blanche bloquent la croissance des plantes pour au moins 24 h, quelque soit la température maximale de la journée. Cette observation n'a pas donné lieu à des expérimentations complémentaires.

Seuils de résistance

Les seuils de résistance des végétaux varient beaucoup avec leur état physiologique et les conditions climatiques : intensité et durée du froid, vitesses de refroidissement et de réchauffement. Si la résistance des bourgeons est généralement importante pendant le repos hivernal, la sensibilité au gel évolue très rapidement au printemps au réveil de la végétation. La figure 3.13 est une illustration de l'évolution des seuils de résistance des bourgeons floraux du poirier en fonction du stade de développement phénologique. Les températures minimales indiquées dans cette figure correspondent aux valeurs lues sur des thermomètres placés en indice actinothermique à 40 cm au-dessus du sol ; elles sont valables dans les conditions climatiques habituelles de la France. Au printemps les stades se succèdent assez rapidement et la sensibilité au gel s'accroît. Un décalage de quelques jours dans cette évolution peut avoir des conséquences très importantes sur les dégâts d'une nuit de gel.

Tous les végétaux n'ont pas la même résistance en hiver. Au stade le plus résistant, le bouleau, le hêtre résistent à $-45\text{ }^{\circ}\text{C}/-50\text{ }^{\circ}\text{C}$; le seigle à $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$; beaucoup d'arbres fruitiers, le blé tendre, le triticale à $-25\text{ }^{\circ}\text{C}/-30\text{ }^{\circ}\text{C}$; la vigne, le pêcher, le fraisier, l'orge, le colza à $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, le figuier, l'avoine, le blé dur, le pois, la féverole à $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$, l'olivier à $-13\text{ }^{\circ}\text{C}$; les plantes de grandes cultures gèlent entre $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ et $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$, les choux rouges et les choux de Bruxelles entre $-13\text{ }^{\circ}\text{C}$ et $-15\text{ }^{\circ}\text{C}$, le laurier tin vers $-12\text{ }^{\circ}\text{C}$, le laurier-rose, le mimosa, l'acacia, l'artichaut vers $-9\text{ }^{\circ}\text{C}$, l'eucalyptus et les orangers vers $-6\text{ }^{\circ}\text{C}$, le haricot et la pomme de terre vers $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$.

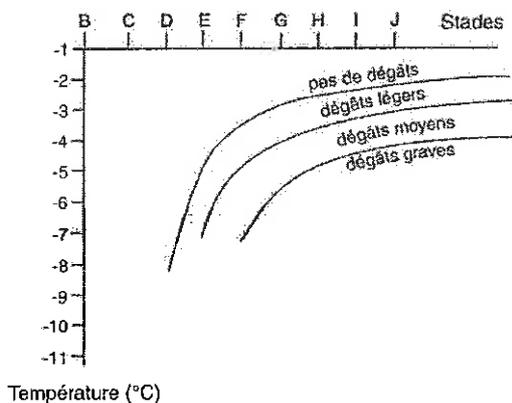


Figure 3.13. Seuils de résistance du poirier.

devient beaucoup
leur faible teneur
de (-196 °C), de
températures de

à 0 °C avec ou
ins 24 h, quelque
pas donné lieu à

at physiologique
de refroidissement
ment importante
ant au printemps
olution des seuils
de développement
de correspondent
ermique à 40 cm
es habituelles de
at et la sensibilité
on peut avoir des

le plus résistant, le
beaucoup d'arbres
cher, le fraisier,
éverole à -15 °C,
-10 °C et -20 °C,
le laurier tin vers
leucalyptus et les

résistance du poirier.

On a découvert que certaines bactéries, appelées **bactéries glaçogènes** et notamment *Pseudomonas syringae*, normalement présentes sur les arbres fruitiers, étaient susceptibles de provoquer une cessation prématurée de la surfusion de l'eau à des températures de l'ordre de moins 3 ou moins 4 degrés Celsius. Ce phénomène accroît la sensibilité au gel.

On appelle plante rustique dans une zone une plante qui résiste aux températures habituelles enregistrées sous abri dans la région considérée : soit -20 °C dans l'Est de la France, -17 °C dans la région parisienne, -12 °C dans le Midi de la France, -6 °C à -10 °C en Bretagne, -5 °C sur la Côte d'Azur.

Gelées de printemps

On a souvent l'habitude de classer les gelées en deux types : les gelées d'advection ou **gelées noires** ou encore gelées de plein vent et les gelées de rayonnement ou **gelées blanches**. Cette classification est assez arbitraire, car la plupart des gelées résultent de l'advection d'une masse d'air froid et d'un rayonnement correspondant à une perte de chaleur de la part du sol. La part de l'un ou de l'autre de ces phénomènes peut être plus ou moins grande. Les gelées dues à un rayonnement intense sont généralement caractérisées par un vent presque nul et un dépôt abondant de gelée blanche ; les gelées d'advection au contraire sont caractérisées par un vent assez fort et sec empêchant toute condensation. Les gelées de printemps, contrairement aux gelées d'hiver à dominance advective, sont généralement à dominance radiative, ce qui permet d'envisager une lutte efficace. Ce type de gelées a une grande importance agricole. Elles sont souvent localisées et touchent des productions exploitées en monoculture (vigne, arbres fruitiers, cultures maraîchères...).

Conditions de formation des gelées de printemps

Elles se produisent par ciel clair, absence de vent et humidité de l'air et du sol faibles. La nuit, le rayonnement net est d'autant plus grand que la nébulosité est faible (cf. fig. 1.32) : le sol et les plantes perdent beaucoup d'énergie et se refroidissent rapidement. En absence de vent, les couches d'air d'altitude plus chaudes ne peuvent apporter de chaleur à la surface qui se refroidit (fig. 3.14).

La surface du sol en se refroidissant atteint la valeur du **point de rosée**, température pour laquelle la vapeur d'eau atmosphérique est saturante. Elle joue alors le

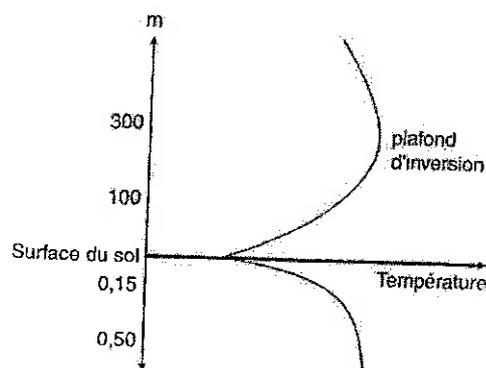


Figure 3.14. Profils thermiques dans l'air et le sol au cours d'une nuit de rayonnement.

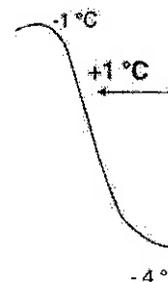
rôle de paroi froide et la vapeur diffuse dans l'air pour venir se condenser sous forme liquide au-dessus de 0 °C, puis solide ensuite par température négative. Or le passage de l'eau vapeur à l'eau liquide s'accompagne d'une libération d'énergie importante (2,5 MJ·kg⁻¹ d'eau). De même le passage de l'état liquide à l'état solide libère 0,334 MJ·kg⁻¹ d'eau. Ainsi une gelée blanche qui dépose sur le sol l'équivalent d'une lame d'eau de 0,1 mm d'épaisseur apporte donc sur un hectare un mètre cube d'eau, soit à peu près 2 850 MJ. Cette chaleur correspond aux pertes par rayonnement de cette même surface pendant 3/4 d'heure. Cette condensation freine considérablement le refroidissement. Par ailleurs, plus l'air est humide, plus il absorbe le rayonnement émis par le sol et plus il réémet vers le sol, diminuant ainsi le rayonnement net.

Le sol accumule d'autant plus de chaleur au cours de la journée et la restitue d'autant mieux la nuit qu'il est plus conducteur et qu'il a une plus grande capacité calorifique. L'eau contribue à augmenter ces deux caractéristiques. Un sol mouillé fournit donc plus de chaleur, la nuit, qu'un sol sec ; il limite le refroidissement. L'évaporation, le jour, est plus intense et l'air se trouve plus chargé en vapeur d'eau, ce qui accroît l'apport radiatif et donc limite le refroidissement nocturne.

Les gelées de printemps ont un caractère très local : dans un même verger ou une même vigne, on peut observer des zones détruites par le gel et d'autres restées intactes. En effet certaines conditions locales peuvent aggraver le risque. Ce sont essentiellement la nature de la surface du sol et la topographie.

Nature de la surface du sol. Le sol fournit par conduction, en moyenne, 80 % de l'énergie perdue par sa surface, l'air fournissant le reste par conduction, convection et par condensation de vapeur d'eau. Si, par un moyen quelconque, on empêche la chaleur du sol de remonter, l'air devra fournir la totalité de la chaleur perdue et, par conséquent, se refroidir d'une manière intense. Un sol sec accumule et restitue moins bien la chaleur qu'un sol humide parce qu'il a une capacité d'accumulation plus faible et qu'il est moins bon conducteur. Toutes les conditions qui diminuent ces deux propriétés contribuent donc à augmenter localement le risque de gel. C'est le cas d'un sol fraîchement travaillé et surtout d'un sol enherbé ou paillé (tabl 3.5).

Influence de la topographie. Au cours d'une nuit de gelée, c'est au niveau du sol que l'air est le plus froid. Il est de ce fait plus dense que l'air situé immédiatement au-dessus. Sur un terrain plat, à l'inverse de ce qui se passe dans la journée, la densité de l'air va en diminuant au fur et à mesure que l'on s'élève. C'est une situation stable, difficile à perturber. Sur un terrain en pente, cet air froid a tendance à s'écouler le long des pentes et à s'accumuler dans les bas-fonds et derrière les obstacles (mur,



haie par exemple les petites dépressions véritables

Cet air s'écoule mais que l'on appelle vents importants (2) chaude. L'écoulement versant une base que dans les fond des vallées dessus de cette long des versants limite supérieur de versant, donc mentales confort important car printanières se taller des espèces

Les deux effets s'associer pour prairie ou une dessous ; au contraire reconstitution par rapport à effet presque de bois et de des parcelles sensible, le risque

Tableau 3.5. Gélivité.

État du sol	Fréquence des années dangereuses	Nombre de gelées en 100 ans
Sol nu tassé	1/7	17
Sol labouré	1/4	35
Sol enherbé	1/2	102

se condenser sous température négative. Or libération d'énergie et passage de l'état liquide à l'état solide se dépose sur le sol. On trouve donc sur un hectare de neige qui correspond aux pertes de chaleur. Cette condensation de l'air est humide, plus que sur le sol, diminuant

la restitue d'autant la capacité calorifique. Le soleil fournit donc de la chaleur. L'évaporation, de l'eau, ce qui accroît

même verges ou une et d'autres restées le risque. Ce sont

moyenne, 80 % de la convection, on empêche la chaleur perdue et le sec accumule et la capacité d'accumulation des conditions qui augmentent le risque sur un sol enherbé ou

au niveau du sol que immédiatement au jour, la densité est une situation stable, l'air est donc à s'écouler le long des obstacles (mur,

gelées en 100 ans

17

35

102

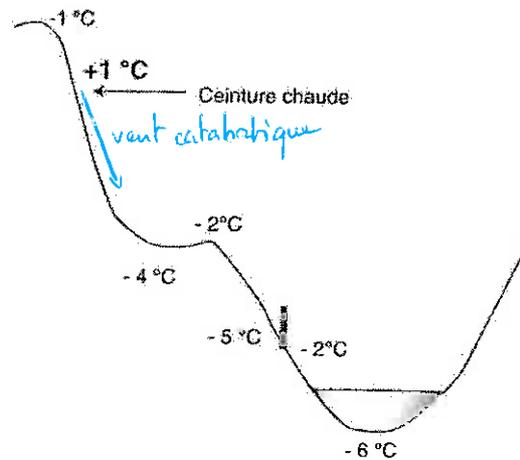


Figure 3.15. Écoulement de l'air le long d'une pente et formation d'un lac d'air froid.

haie par exemple) pour retrouver sa stabilité. Il se produit ainsi des trous froids dans les petites dépressions et derrière les obstacles ; dans le bas des pentes, se constitue un véritable lac d'air froid (fig. 3.15).

Cet air s'écoule à une vitesse généralement faible ($0,5$ à $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$), à peine perceptible, mais que l'on peut mettre en évidence avec de la fumée. Ces vents de pente sont appelés vents catabatiques. Dans les montagnes, ils peuvent atteindre des vitesses importantes (3 à $4 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$). Ces vents peuvent engendrer le phénomène de ceinture chaude. L'écoulement de l'air froid le long des pentes conduit à avoir le long des versants une bande altitudinale au niveau de laquelle la température est plus élevée que dans les zones supérieures ou inférieures. En effet, l'air froid s'accumule au fond des vallées avec l'établissement d'un profil thermique d'inversion. Mais au-dessus de cette inversion, la température décroît normalement avec l'altitude le long des versants. On conçoit donc qu'il puisse exister une zone qui se trouve à la limite supérieure du microclimat de fond de vallée et à la limite inférieure de celui de versant, dans laquelle les températures soient plus élevées. Les mesures expérimentales confirment ce raisonnement. Ce phénomène de ceinture chaude est très important car il permet de définir des zones dans lesquelles les risques de gelées printanières sont réduits. Il est possible de profiter de la ceinture chaude pour installer des espèces sensibles au gel.

Les deux effets de mauvaise conductibilité du sol et de la topographie peuvent s'associer pour augmenter ou diminuer les risques de gel. C'est ainsi qu'une prairie ou une friche déverse par exemple de l'air froid sur les cultures situées au-dessous ; au contraire, l'air peut se réchauffer au contact d'un sol nu. Lors de la reconstitution du vignoble de l'Aube, on a pu croire à une modification du climat par rapport à la période précédant la crise phylloxérique. Les vignes gelaient en effet presque chaque année. En réalité, ces accidents étaient dus à la présence de bois et de friches entourant les parcelles. Le défrichage et le regroupement des parcelles de vignes à sol pratiquement nu a permis de réduire, d'une façon sensible, le risque de gel.

Le risque de gel

Comme on vient de le voir la probabilité de geler en un point dépend de nombreux facteurs et peut varier d'un point à un autre d'une même culture. Le risque de gel résulte de la combinaison de trois probabilités. La première est d'ordre climatique, c'est la probabilité d'avoir un certain jour un minimum inférieur à une valeur donnée (fig. 3.16). La seconde est d'ordre biologique, c'est la probabilité pour la plante d'être, ce même jour, à un stade de développement donné ; à titre d'illustration, la date de floraison des arbres fruitiers peut varier de plus d'un mois d'une année à une autre, ce qui ne facilite pas les prévisions. La troisième enfin est d'ordre physiologique, c'est la probabilité que le minimum atteint soit inférieur au seuil de résistance défini par le stade de développement (cf. fig. 3.13).

Les températures indiquées sur la figure 3.16 sont les indices actinothermiques à 40 cm au-dessus d'un sol gazonné. La lecture de ce graphique conduit aux remarques suivantes. Après le 15 avril, date moyenne de floraison des poiriers, on a la quasi-certitude d'observer au moins un minimum inférieur à 0 °C. Il y a près de 70 chances sur 100 que ce minimum soit inférieur à -2 °C et seulement 25 chances sur 100 qu'il soit inférieur à -4 °C. Quinze jours plus tard, ces probabilités sont déjà sérieusement réduites. De plus si on peut relever la température de 2 °C, le risque d'avoir une température inférieure à 0 °C tombe à 70 %, celui d'avoir une température inférieure à -2 °C passe à 25 % et il y a très peu de chance d'avoir une température inférieure à -4 °C. Les accroissements de température à prévoir pour se protéger contre les gelées sont minimes.

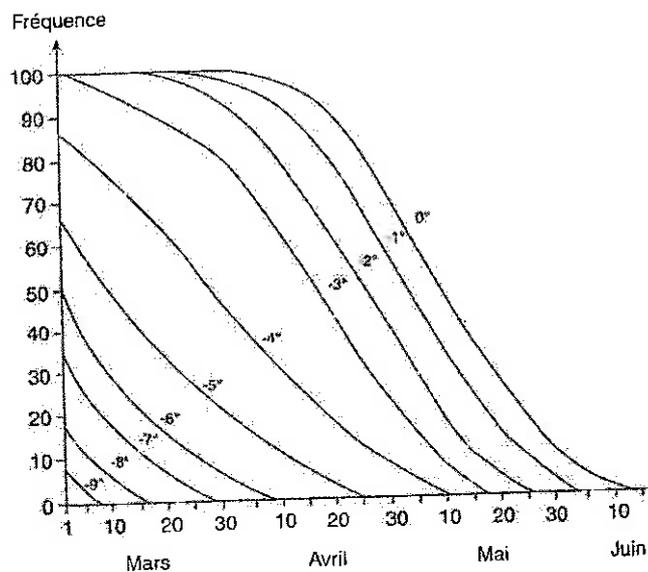


Figure 3.16. Probabilité d'observer, après une date donnée, une ou plusieurs gelées inférieures à diverses valeurs.

Méthodes de lutte

Les méthodes passives, soit de certaines passives consistant à refroidir le sol, à supprimer, en matière de l'effet d'accroissement de la pénétration peut réduire l'impact de la pluie peut être permis de ce qui suffit pour la durée et le

La technique gélifique au mois de mai se réalise de

- par écrans sensibles: des feuilles de

- par nuages les pertes par est couvert (5 à 40 µm), être centré à transparent d'action radiatif obtenu au moment. Tou pulvérisé à la pas seulement latente de CO₂. Les brouillards sur le plan de et surtout il n'y a pas de zones à

- par panne notamment l'énergie néc

Méthodes de lutte contre les gelées

Les méthodes de lutte contre les gelées sont des techniques, soit préventives ou passives, soit curatives ou actives, visant à prévenir ou à réduire les risques de gel de certaines productions agricoles. Les techniques de **lutte préventive ou de lutte passive** consistent à aménager le terrain par des pratiques simples destinées à réduire le refroidissement. Un sol nu, tassé et humide restitue plus de chaleur qu'un sol enherbé, labouré et sec. Il convient aussi d'éviter de planter dans les bas-fonds, de supprimer, en aval de la plantation, les obstacles qui pourraient conduire à la formation de lacs d'air froid et, en amont, les taillis ou broussailles qui auraient pour effet d'accentuer le refroidissement de l'air. Dans le même esprit une création ou un renforcement de haies ou de brise-vent en amont est recommandé pour réduire la pénétration de l'air froid sur la plantation. Enfin le mode de conduite des arbres peut réduire le risque : la plantation d'arbres haute tige, plaçant les organes fragiles loin du sol, peut être plus favorable que les autres formes : la pratique de taille tardive peut être recommandée. Ces techniques préventives, simples et peu onéreuses permettent de réduire de un à trois degrés l'abaissement de la température nocturne, ce qui suffit pour diminuer le risque de gel de près de 50 %, et donc pour abaisser la durée et le coût de la lutte active.

Les techniques de **lutte curative ou de lutte active** consistent à modifier le bilan énergétique au moment du gel, soit en limitant les pertes de chaleur par rayonnement, soit en les compensant par des apports de chaleur. Ces techniques de lutte peuvent se réaliser de différentes manières :

- par **écrans solides** placés au-dessus des cultures fragiles pour leur envoyer un rayonnement sensiblement égal à celui qu'elles émettent. On peut utiliser des toiles, du papier, des feuilles de plastique... Cette technique nécessite beaucoup de main-d'œuvre ;
- par **nuages ou brouillards artificiels** qui jouent le rôle d'écran radiatif. En effet les pertes par rayonnement varient de un à plus de cinq selon que le ciel nocturne est couvert ou non. En fait pour arrêter le rayonnement infrarouge thermique (5 à 40 μm), le spectre des diamètres des gouttelettes du brouillard artificiel doit être centré autour de dix micromètres. Sinon, bien qu'opaque à l'œil, il peut être transparent dans l'infrarouge ; c'est le cas général des fumées qui ont de ce fait une action radiative nulle. Même si le brouillard artificiel présente un spectre satisfaisant, obtenu au moyen de noyaux hygroscopiques ou par pulvérisation à haute pression, l'épaisseur optique produite est trop faible pour arrêter plus de 20 % du rayonnement. Toutefois des essais ont conduit à conclure qu'un brouillard d'eau pure pulvérisé à haute pression, qui a un effet positif sur les organes végétaux, n'agirait pas seulement par effet radiatif comme attendu, mais surtout par effet de chaleur latente de condensation : la température de l'air dans un brouillard est homogène. Les brouillards artificiels pourraient ainsi se révéler plus intéressants que l'aspersion sur le plan des quantités d'eau nécessaires. Mais les coûts d'installation sont élevés et surtout il n'est actuellement pas possible de maintenir un tel brouillard au-dessus des zones à protéger dès le moindre vent ;
- par **panneaux radiants à infrarouge**. Ce procédé n'est pas rentable, par suite notamment d'un investissement à l'hectare trop élevé, si l'on veut apporter toute l'énergie nécessaire pour lutter efficacement contre le refroidissement ;

mais aussi
parfois des hivers
très froids les hivers

- par combustion de fuel, de gaz ou autres produits pétroliers. C'était le procédé le plus répandu avant la crise pétrolière de 1973 mettant en œuvre des chaufferettes au fuel, des bougies de paraffine et autres dispositifs appropriés. Pour lutter efficacement contre l'abaissement de température, il faut apporter en moyenne 15 000 MJ (3600 thermies) par hectare et par heure, ce qui correspond à la combustion complète d'environ 375 litres de fuel. On a utilisé localement d'autres combustibles meilleur marché (vieux pneus, sciure de bois...);

- par brassage de l'air. Cette technique consiste à pulser l'air situé à 20 ou 30 m d'altitude vers le sol où la température est plus basse. Ce procédé est d'autant plus efficace que l'inversion thermique est importante et le vent faible. Les conditions météorologiques et économiques favorables à cette technique sont plus fréquentes en Californie ou en Australie qu'en France. Des ventilateurs fixes ou des hélicoptères peuvent être utilisés pour provoquer ce brassage.

À ces techniques de lutte physique contre le gel, il convient d'ajouter les techniques de **lutte biologique ou chimique**. Préventives ou curatives, elles consistent, soit à retarder le débournement par une taille tardive ou par des hormones de synthèse, soit à favoriser le développement parthénocarpique des fleurs gelées. En fait, ces techniques sont délicates à mettre en œuvre et de nombreuses expérimentations sont encore nécessaires pour préciser leurs conditions d'emploi et leur efficacité pratique. La lutte contre les gelées de printemps est donc techniquement réalisable, mais elle pose de délicats problèmes de rentabilité.

Par le chaud (échaudage physiologique)

Il y a échaudage chaque fois que de mauvaises conditions de nutrition entraînent une diminution de l'accumulation des réserves en amidon du grain. Cet accident peut être dû à une attaque parasitaire, c'est l'échaudage pathologique, ou à un coup de chaleur, c'est l'échaudage physiologique que nous envisagerons maintenant. Il se traduit par l'aspect ridé du grain, le sillon étant alors creux et évasé, et une vitrosité plus ou moins accusée. Il s'ensuit une diminution du poids de 1 000 grains, donc du rendement.

L'étude des courbes de développement (fig. 3.17) montre que la variation de la quantité d'eau contenue dans le grain présente un palier caractéristique. Ce palier commence environ 25 jours après la floraison. Le grain a achevé sa phase de formation proprement dite; il est au stade laiteux et devient vert jaune. Le palier dure 8 à 12 jours selon la température; il se termine au début du stade pâteux; la maturation physiologique est proche. L'échaudage se produit quand un coup de chaleur survient au moment de ce palier.

Par coup de chaleur il faut entendre une période d'au moins deux jours consécutifs, avec maximum de température sous abri météorologique supérieur à 30 °C. Cet accident consiste en une perte d'eau importante du grain qui n'est pratiquement pas réversible chez les variétés sensibles; cette déshydratation ne permet plus le remplissage complet du grain qui se présentera à la récolte ridé et avec une faible teneur en amidon. Par contre chez les variétés résistantes, le phénomène est réversible et le rendement n'est pas atteint.

Le stade de correspond à contre en fin coup de chal même perme quoi deux c avec la mê même coup présenter de dage tout à un cas et m; suffit pour ce soient suffise entraîner u une semaine maximale. l considérable est appauvri racinaire es (piétin, nén contre ce ty utiliser ou c génétique c On peut au semis afin que la phas coup de cha

La zone c vées pour est déprimé (cf. fig. 3.12 tures maxir connus; les qui les préc pourtant de chaud. On p ainsi qu'un

Modifica

Brise-ve

La présenc concerne le versent en mètres, le l

prolières. C'était le moment où les dispositifs appropriés de régulation de température, il faut compter, et par heure, ce qui est de l'ordre de quelques dizaines de degrés de fuel. On a vu que les pneus, sciure

à 20 ou 30 m de hauteur est d'autant plus élevée. Les conditions de culture sont plus fréquentes et plus fréquentes, ou des hélicop-

les techniques de culture consistent, soit à utiliser des produits de synthèse, soit à utiliser des produits naturels. En fait, ces techniques de culture sont plus pratiques. Elles sont plus pratiques, mais elle

on entraîne un certain accident. Cet accident est dû à un coup de chaleur. Il se manifeste par une vitrosité des feuilles, donc du

l'absence de la chlorophylle. Ce palier est dû à une formation de matière dure 8 à 10 jours de maturation. Ce palier survient

consécutifs, à 30°C. Cet accident est dû à une absence de remplissage de la teneur en eau. Il est réversible et

Le stade de sensibilité maximale correspond au début du palier ; par contre en fin de palier l'effet d'un coup de chaleur sera nul. Ce phénomène permet de comprendre pourquoi deux champs voisins cultivés avec la même variété soumis au même coup de chaleur, peuvent présenter des dégâts dus à l'échaudage tout à fait opposés : nuls dans un cas et maximaux dans l'autre. Il suffit pour cela que les dates de semis soient suffisamment différentes pour entraîner un décalage d'environ une semaine du stade de sensibilité maximale. L'échaudage peut être considérablement aggravé si le sol est appauvri en eau ou si le système racinaire est partiellement détruit (piétin, nématodes...). Pour lutter contre ce type d'échaudage, on peut utiliser ou chercher à créer par voie génétique des variétés résistantes. On peut aussi agir sur la date de semis afin que la probabilité pour que la phase critique échappe à un coup de chaleur soit maximale.

La zone des températures élevées pour laquelle la croissance est déprimée est très peu étudiée (cf. fig. 3.12) : les seuils de températures maximales critiques sont mal connus ; les phénomènes dépressifs

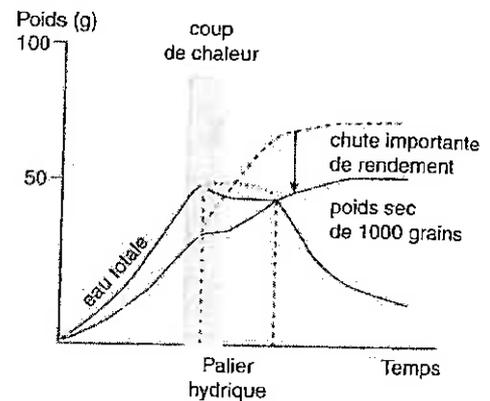
qui les précèdent sont-ils plus ou moins réversibles ? La réponse à ces questions a pourtant des conséquences importantes sur la conduite des serres en été par temps chaud. On peut toutefois dire qu'une bonne alimentation en eau et en gaz carbonique ainsi qu'une bonne lumière augmentent le niveau du seuil létal.

Modifications du microclimat thermique

Brise-vent et bocage

La présence d'un bocage induit des variations du microclimat thermique. En ce qui concerne les températures de l'air, les différences entre bocage et zone ouverte s'inversent en fonction de l'altitude et selon le jour ou la nuit. En dessous de quelques mètres, le bocage apparaît plus chaud le jour et plus froid la nuit. L'amplitude de

Variété sensible : Vilmorin 23



Variété résistante : Vilmorin 27

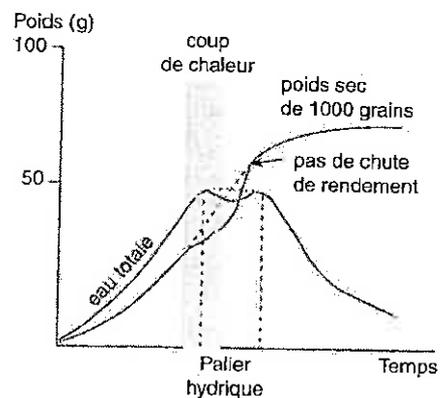


Figure 3.17. Effet de l'échaudage sur des variétés de blé résistante et sensible.

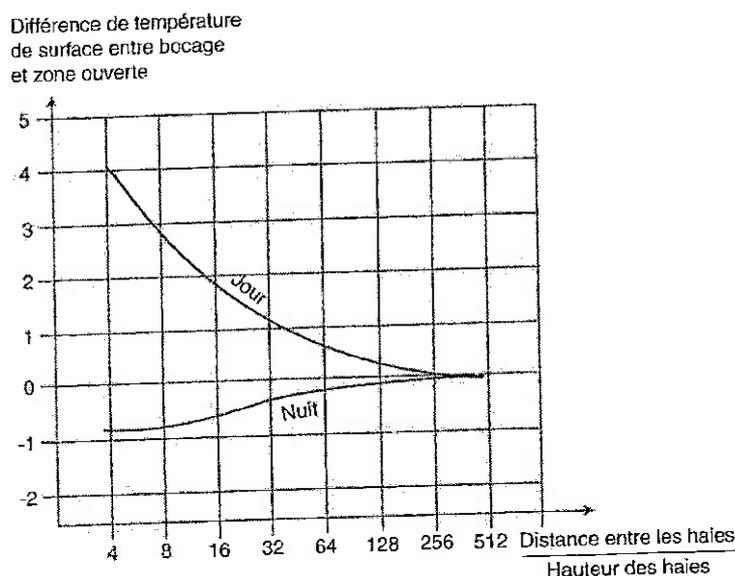


Figure 3.18. Évolution de l'écart de température de surface entre le centre d'une parcelle de bocage et une zone dégagée en fonction de l'espacement des haies.

température ou la continentalité est accrue. Plus en altitude, on observe l'inverse. Durant la nuit, et par temps clair, le centre de la parcelle du bocage est plus froid que la zone dégagée. Cet écart est pratiquement constant toute l'année (0,8 °C environ). Au lever du soleil, l'écart s'inverse rapidement et atteint son maximum vers midi (de 1 à 4 °C selon la saison et les conditions climatiques).

Au milieu de la parcelle, l'effet des haies sur la température du sol décroît rapidement avec la densité du réseau de haies (fig. 3.18). Du bocage dense (espacement des haies égal à 4 fois leur hauteur) au bocage lâche (espacement de 32 hauteurs), l'augmentation maximale de la température dans le bocage pendant la journée passe de 4 à 1 °C.

L'influence des haies du bocage se traduit globalement à l'échelle régionale, par une élévation des températures maximales et un abaissement plus faible des températures minimales. Le bocage est plus « continental » avec une plus forte température moyenne, mais avec un risque de gelées nocturnes légèrement accentué.

Serre

Une serre est une enceinte dont la couverture, transparente à la lumière naturelle, permet la culture de végétaux à des périodes ou en des régions où le climat l'interdirait en plein air. Certains matériaux ont la propriété d'absorber les rayonnements infrarouges thermiques (rayonnement terrestre et rayonnement atmosphérique) alors qu'ils laissent passer, sans atténuation exagérée, le rayonnement solaire (cf. p. 49). Leur utilisation permet une réduction des déperditions d'énergie et donc une

élévation d
Les dimens
l'utilisation
s'établit à l
limitation c
Des équipe
artificialisa

À cause de
plus élevée
rature - ray
exigeantes
exigeantes
peut comp
ralement p
pour active
qui n'exige
ture due à
éviter, la t
technique l
extérieur à
résulte, d'a
la tempéat
favorables :

terme angl
peut aussi
et refroidis
de chaleur
plastique c

► Conc

S'il est rela
et refroidi:
l'humidité
croissance

La tempér
la végétati
différentes
espèce a d
des condit
lesquelles
transfert d
dépendent
culièrement
tropicale. l

élévation des températures au niveau du sol ou du couvert végétal (cf. fig. 1.35). Les dimensions des serres sont telles que le personnel peut y circuler debout et que l'utilisation du matériel agricole motorisé y est possible. Le « climat spontané » qui s'établit à l'intérieur d'une serre se différencie du climat extérieur en raison de la limitation des échanges convectifs et des modifications apportées au bilan radiatif. Des équipements de climatisation peuvent être associés à la serre et permettre une artificialisation plus complète de l'environnement climatique des cultures.

À cause de l'effet de serre et éventuellement du chauffage en hiver, la température est plus élevée à l'intérieur de la serre qu'à l'extérieur ; il en résulte un équilibre température - rayonnement qui convient bien aux espèces de type tropical relativement peu exigeantes en lumière, tels que les concombres, les tomates. Par contre, les espèces exigeantes en lumière, comme la plupart des graminées, viennent mal en serre. On peut compenser ce défaut par la lumière artificielle, mais cette opération n'est généralement pas rentable à l'échelle agricole, sauf s'il s'agit de modifier la durée du jour pour activer des phénomènes photopériodiques (floraison des chrysanthèmes...), ce qui n'exige que de faibles intensités. En été, par beau temps, l'élévation de température due à l'effet de serre pourrait provoquer des accidents de végétation : pour les éviter, la technique la plus classique, consiste à aérer largement la serre ; une autre technique beaucoup plus efficace consiste à aspirer grâce à des ventilateurs, l'air extérieur à travers des paillassons sur lesquels coule de l'eau. L'évaporation qui en résulte, d'autant plus active que l'air est plus sec, conduit à la fois à un abaissement de la température et à une humidification de l'air ; ces deux phénomènes sont également favorables à la croissance des végétaux. Cette technique couramment désignée par le terme anglo-saxon de *cooling* correspond à un refroidissement par évaporation. On peut aussi limiter l'effet de serre en utilisant des matériaux absorbant l'infrarouge et refroidis par un courant d'eau. En hiver, pour éviter les déperditions excessives de chaleur, il est intéressant de doubler intérieurement le vitrage par un film de plastique convenablement disposé ou des écrans thermiques.

S'il est relativement classique de maîtriser la température d'une serre par chauffage et refroidissement par évaporation, il est beaucoup moins fréquent de contrôler l'humidité ou la teneur en gaz carbonique, qui joue pourtant un grand rôle dans la croissance et dans la productivité des cultures sous serre.

►► Conclusion

La température joue un rôle essentiel dans la répartition temporelle et spatiale de la végétation. Les caractéristiques biologiques (génétiques et physiologiques) des différentes espèces leur permettent de s'adapter à des conditions diverses. Chaque espèce a des conditions optimales pour se développer. L'évolution dans le temps des conditions thermiques permet de définir des périodes de l'année pendant lesquelles la végétation est active (croissance, présence d'organes chlorophylliens, transfert de métabolites vers les organes de réserve). Ces périodes de végétation dépendent des espèces et surtout de la rythmicité des facteurs climatiques, particulièrement de la température en zone tempérée et des facteurs hydriques en zone tropicale. La vie du sous-bois dépend des variations de lumière dues à l'apparition,

entre les haies
et des haies

d'une parcelle de bocage

on observe l'inverse.
Le jour est plus froid que
la nuit (0,8 °C environ).
Le minimum vers midi (de

Le sol décroît rapide-
ment (espacement
moyen de 32 hauteurs),
avant la journée passe

est régionale, par une
faible des tempéra-
tures forte température
accentué.

La lumière naturelle,
où le climat l'inter-
dit les rayonnements
atmosphérique) alors
est solaire (cf. p. 49).
L'énergie et donc une

au développement et à la chute des feuilles de la strate arborescente. Dans les cultures et les prairies, les interventions culturales rythment la période de végétation. Mais la feuillaison des arbres comme la date des interventions culturales pour une large part sont liées aux saisons. Ce sont donc les variations saisonnières des facteurs climatiques qui déterminent directement ou non, les durées des périodes de végétation.

La **saison de croissance** correspond à la période où la croissance est active ; en général, en France métropolitaine, durant le printemps et l'été. La **saison de végétation** correspond à la période pendant laquelle les conditions climatiques permettent une activité vitale normale des végétaux. C'est la période de l'année pendant laquelle la température au niveau de la végétation cultivée et les disponibilités en eau des cultures restent suffisamment élevées pour permettre à la plante de croître. Cette conception importante en climatologie agricole pêche par son vague et sa complexité. Dans certains pays, on définit la « durée moyenne de la saison de croissance », comme le nombre de jours entre les dates moyennes du dernier gel meurtrier du printemps et le premier gel meurtrier automnal (saison sans gel). Le manque de définition positive et pratique du gel meurtrier (ainsi que les moyens de le déterminer) limite l'utilisation scientifique de cette définition.

Afin de lui donner quelque signification économique, la saison de croissance réelle est définie comme la durée de la saison de croissance qui prévaut dans 80 ou 90 % des années. Dans d'autres cas on définit la saison sans gel, comme l'intervalle entre la dernière fois où la température de zéro degré Celsius est atteinte au printemps et la première fois à l'automne. Cette détermination est exacte, mais sa relation avec le microclimat local est variable et ne tient pas compte des types de végétation.

La définition de la période végétative ou du cycle végétatif tient compte du retard général de développement provoqué par les basses températures ; on la considère comme la période estivale comprise entre deux dates d'occurrence de température moyenne quotidienne au moins égale à 6 °C. Chacune des définitions ci-dessus est plus un indice de durée de la saison de croissance qu'une mesure directe de celle-ci. En principe, la « saison de croissance des plantes » et le gel « meurtrier » devraient être définis biologiquement plutôt que météorologiquement et devrait tenir compte du microclimat particulier, de la résistance au gel de la plante, du taux de croissance et d'autres facteurs dont les besoins en eau.

Dans d'autres pays, le facteur essentiel limitant la croissance n'est pas la température, mais la pluie. La saison de croissance des végétaux est alors liée à la répartition spatio-temporelle des précipitations (indice d'aridité ou de sécheresse).

Les saisons de croissance et de végétation et la répartition spatiale des températures conduisent à des **limites de végétation**. La température intervient très souvent dans ces limites. C'est en montagne et sur le littoral qu'elles sont généralement les plus nettes. Les limites de végétation, en plaine, de la vigne et de l'olivier par exemple, sont cependant bien connues. L'amélioration génétique (du maïs ou du soja par exemple) a parfois visé et conduit à déplacer les limites de végétation et à étendre ainsi les aires de végétation. Le sol, de par sa faculté de régulation hydrique et thermique joue un rôle non négligeable dans ce zonage.

► Exe

1. Le ray
 - a. Quelle l'humidit
 $r_a = 40 \text{ s}$
 $T_f - T_a =$
 - p la mas:
vapeur d
entre l'ai
 - b. La ten
2. Le ta
0,19 mgC
(75,4 kJ·
3. En utili

- tracer
- tracer l
températ
de rugosi
- 4. Il est
est-elle v
- 5. Si les t
et 15 °C,
jusqu'à 3
0,008 m²

NUTRITION CARBONÉE

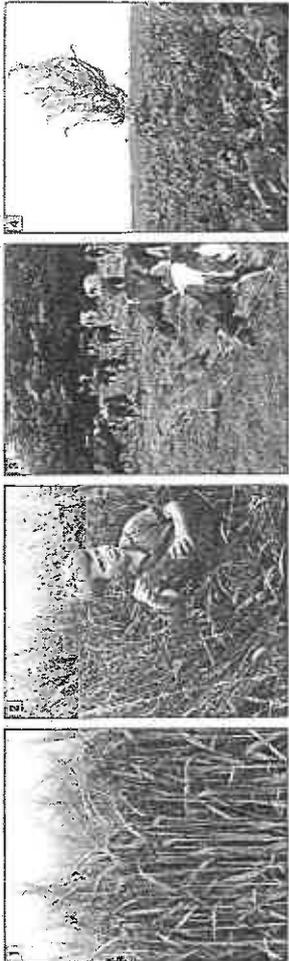
Bioclimatologie

Soltner, D.

Chapitre de l'ouvrage :

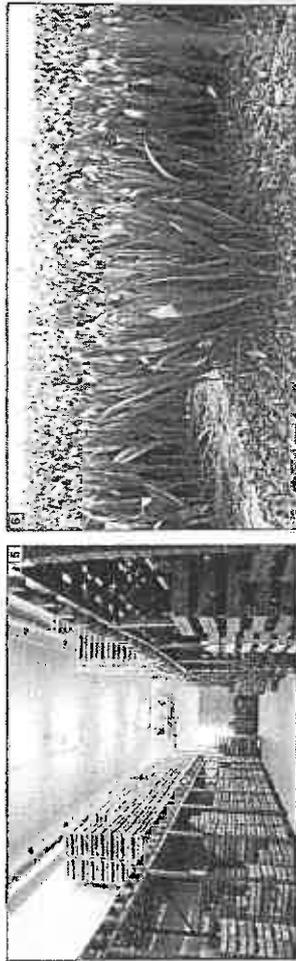
Soltner, D. (2007) Les bases de la production végétale Tome 2: le climat: météorologie, pédologie, conservation des sols, bioclimatologie, agronomie, carbone (9th ed., pp. 258-275). Paris: Lavoisier.

Planche 7-4 - LE THERMOPÉRIODISME ANNUEL - LA VERNALISATION



Si certaines plantes comme l'orge de printemps (photo 1) ou le ray-grass d'Italie alternatif type "Westervold" (photo 2) n'ont pas besoin, pour monter à graine, d'une période de froid, pour beaucoup d'autres, la mise à fleur ne se déclenche qu'après action du froid. C'est le cas des Graminées dites "non alternatives" qui, semées au printemps, ne donnent que des feuilles au cours de leur 1^{re} année (photo 3). Le blé d'hiver est dans ce cas ainsi que le dactyle, la féverole, la fêve... C'est aussi le cas de la betterave, plante bisannuelle. Mais certaines betteraves au caractère "annuel" peuvent monter à graine dès la 1^{re} année (photo 4), caractère évidemment défavorable que l'on cherche à combattre (voir cette culture dans Les Grandes Productions Végétales, 2^e édition, 2005).

L'exposition au froid ou vernalisation forcée, est employée pour accélérer la mise à fleur. C'est le cas par exemple pour les tulipes forcées : le passage des bulbes en chambre froide (photo 5) après une phase de chauffage, permet de déclencher leur mise à fleur hivernale en serre (photo 6).



Les variétés de blé dites "hiver", les plus nombreuses et les plus productives, ont besoin d'une exposition suffisante au froid (photo 7) pour épié rapidement et abondamment (photo 8).

En Russie, la destruction des semis de blé d'hiver était fréquente avant l'utilisation de variétés résistantes au froid.

TYPE	TEMPÉRATURE	HUMIDITÉ NECESSAIRE DU GRAIN	POIDS D'EAU PAR QUINTAL	DURÉE DU TRAITEMENT
Blés d'hiver	0 à 2°	55 %	35 kg	40 jours
Blés alternatifs	3 à 5°	50 %	33 kg	25 jours
Blés de printemps	5 à 10°	48 %	31 kg	10 jours

Pour y remédier, la "jarovisation" ou traitement des semences par le froid, a été mise au point par Gassner et Lyssenko.

Les normes de traitement par le froid après humidification des semences sont variables.

(Tableau d'origine extrait du manuel Écologie Agricole, de G. Azzi, Éditions J.B. Baillière, 1964).

I - La température et son action sur les plantes

A - L'ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LE DÉVELOPPEMENT : THERMOPÉRIODISME ET VERNALISATION

1 - Le thermopériodisme ANNUEL : les exigences en froid de la mise à fleur

On sait depuis longtemps par expérience que beaucoup de plantes ne peuvent fleurir et donc fructifier que si elles ont été soumises à une température suffisamment basse pendant un temps assez long : elles sont sensibles à l'alternance période froide-période chaude. C'est le thermopériodisme annuel.

Certaines espèces sont indifférentes ou peu sensibles à ce besoin en froid. Elles sont dites alternatives. C'est le cas des blés et orges de printemps et du ray-grass d'Italie alternatif type Westervold, qui fleurissent même, semés après l'hiver.

D'autres au contraire ont des besoins en froid absolus. C'est le cas des betteraves et autres plantes bisannuelles qui ne peuvent fleurir la 1^{re} année. A moins qu'un semis

très précoce n'expose les graines au froid d'un hiver tardif. Dans ce cas on observe un certain pourcentage de montée à graines dès la 1^{re} année (1).

C'est aussi le cas de la plupart des Graminées fourragères "non alternatives" qui, semées au printemps, ne fournissent que des feuilles (donc n'épiant pas) la 1^{re} année, ne montant à graines qu'après un 1^{er} hiver ;

Pour d'autres espèces enfin, le froid ne produit qu'une accélération de la mise à fleur. C'est le cas pour la plupart des céréales d'hiver. Ainsi le seigle Petit peut déclencher sa montaison dès la 7^e feuille s'il a subi l'action du froid, alors qu'il doit attendre la 25^e feuille dans le cas contraire.

2 - La VERNALISATION : traitement des semences ou des plants par le froid

a) La jarovisation des semences de céréales

La destruction fréquente des semis de céréales d'hiver par le froid a amené les Russes à s'intéresser au traitement par le froid des semences de céréales d'hiver, pour les faire épié rapidement en cas de semis de printemps.

Semées au printemps en effet, les céréales d'hiver mettraient trop de temps à épié, ce qui les exposerait à l'échaudage en fin de printemps ou début d'été.

Le procédé appelé "jarovisation" (du nom de Jar, dieu du printemps dans la mythologie slave) a été mis au point en Russie par Gassner et Lyssenko. Il consiste à humidifier les semences, ce qui amène un très léger débourrage de la germination, puis à les soumettre à une certaine durée de froid. Les normes varient beaucoup selon le type de blé et surtout selon les variétés. Le tableau de la planche 7-4 donne un aperçu de ces normes.

La jarovisation est une vernalisation (du latin ver, le printemps). La vernalisation désigne tout traitement par le froid, des semences ou des plants.

b) Le forçage des tulipes (2)

Pour obtenir une floraison très précoce des tulipes en serre, (avant décembre), ou précoce, (à partir de janvier), il faut faire subir aux bulbes une préparation thermique. Celle-ci intervient sur des bulbes ayant atteint le "stade G" : le bourgeon floral formé dans le bulbe.

A ce stade, atteint vers le mois de juillet, les bulbes sont

arrachés et mis en haute température : 30° pendant une semaine, puis 17 à 20° pendant 2 semaines. Après quoi ils subissent une température basse : 5° pendant 9 à 12 semaines selon les variétés. Après ce traitement, les bulbes mis en culture en serre se développent et fleurissent précocement.

c) Les "plants frigo" de fraisiers.

La plantation précoce des fraisiers (dès mars pour les remontants, dès juin-juillet pour les non remontants) permet d'accélérer la mise sur le marché.

Les non remontants sont habituellement plantés en fin d'été automne en stolons de l'année dits "plants frais" pour une production printanière en mai-juin. Si l'on veut rendre la production plus précoce, il faudrait planter dès juin-juillet, époque à laquelle, les plants sont encore peu abondants sur les pieds-mères.

On plante alors des "plants frigo" conservés en chambre froide depuis décembre-janvier. Leur démarrage en végétation est très rapide, et ils produisent dès septembre une petite production. Puis au printemps suivant leur production est très abondante et précoce.

Pour les remontants, qui peuvent produire dès l'année de plantation, les plants récoltés à l'automne sont mis en chambre froide dès novembre-décembre. Ils peuvent être plantés dès mars pour une abondante production toute la saison, de juin à octobre.

(1) Cette montée à graine la 1^{re} année, évidemment possible car les racines deviennent fibreuses et naouves en serre, n'est pas due seulement à la vernalisation des semences précoces. Elle se complique du fait de la présence, en région betteravière, de betteraves sauvages, annuelles, dont montent à graine, capables de s'épié annuellement. On lutte actuellement contre ces "montées" par l'éclaircie systématique en culture, afin d'éviter à la betterave d'être affectée par les maladies de betteraves (2). Voir à ce sujet "Recherches sur les plantes à bulbes en France, par l'INRA et l'ITITF".

Planche 7-5 - L'ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA CROISSANCE

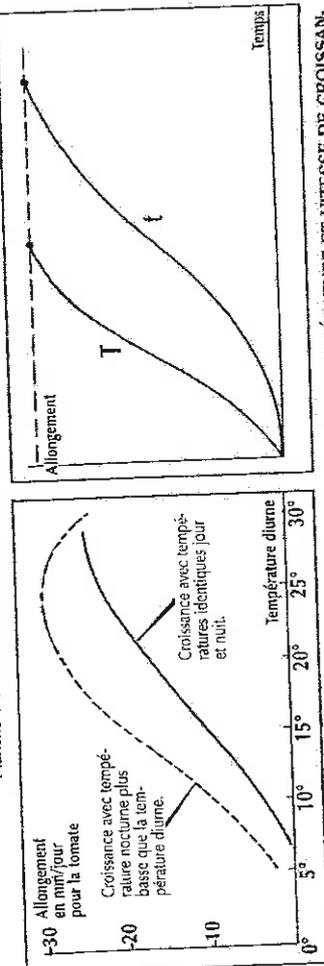


Figure 7-6 - THERMOPÉRIODISME JOURNALIER ET CROISSANCE DE LA TOMATE (D'après Went cité par Jean Duthil, *Éléments d'Écologie et d'Agronomie*, Ed. Bordiers, 1970).

La croissance est améliorée si la température nocturne est plus basse que la température diurne. Dans l'expérience, la croissance optimale était obtenue avec une température diurne de 26,5° et une température nocturne de 17 à 20°. L'effet s'explique sans doute par une réduction des pertes par respiration nocturne si la température est plus basse.

Figure 7-8

LE PRINCIPE DE LA METHODE DES SOMMES DE TEMPERATURES



Tableau 7-9

EXIGENCES EN SOMMES DE TEMPERATURES DE QUELQUES VARIÉTÉS DE MAÏS, AUX TARDIVES

(Extrait de la revue *Perspectives Agricoles*, Janv. 1979).

Les chiffres donnent les sommes de températures nécessaires entre la floraison femelle et plusieurs sixièmes de maturité (40 % d'humidité, 38 %, 35 %, ...).

1	Méthode 1	to = 5°C	40%	38%	35%	97% du poids maximum de 1.000 grains
	Cargill Primor 170 (*)	639°C	888°C	735°C (157°C)	732°C (825°C)	468°C
	LG 7 (**)	671°C	718°C	833°C	758°C	501°C
	LG 11 (**)	690°C	737°C	818°C (874°C)	749°C (825°C)	481°C
	Imra 280 (**)	710°C	759°C	835°C (889°C)	809°C	584°C
	Royal 285 (**)	720°C	778°C	822°C	822°C	548°C
	Ster 304 (***)	743°C	778°C	833°C	822°C	564°C
	Mentor Inra 402 (***)	689°C	739°C	814°C	874°C (814°C)	576°C
	Inra 508 (***)	738°C	783°C	858°C (833°C)	874°C (814°C)	599°C
	Funk 6 5384 (***)	789°C	838°C	898°C	1.017°C	610°C
	Méthode simplifiée (to = 10°C; tin > 10°C; tin < 30°C)					
	Cargill Primor 170 (*)	414°C	440°C	484°C	468°C	
	LG 7 (**)	437°C	470°C	527°C	501°C	
	LG 11 (**)	453°C	485°C	541°C	481°C	
	Inra 280 (**)	473°C	507°C	554°C	584°C	
	Royal 285 (**)	485°C	521°C	568°C	548°C	
	Sar 304 (***)	510°C	535°C	574°C	576°C	
	Mentor Inra 402 (***)	464°C	493°C	540°C	564°C	
	Inra 508 (***)	536°C	565°C	614°C	610°C	
	Funk 6 5384 (***)	600°C	677°C	690°C	711°C	

entre parenthèses : résultats obtenus dans les essais de 1971 à 1976. (*) grain comé (***) grain duré

B - L'ACTION DE LA TEMPÉRATURE SUR LA CROISSANCE

S (Tm - To)

S = somme de température d'une période
Tm = température moyenne de la journée
To = zéro de végétation de la culture.

Si le zéro de végétation est 0°, on dit que l'on est "en base 0°". Si l'on choisit 6°, on est "en base 6", et si l'on adopte 10°, "en base 10".

On peut ainsi mesurer :

- les exigences totales en chaleur de telle culture ou de telle variété ;
- l'état d'avancement de la culture en cours par rapport à son besoin total de température.

5 - Une application de cette méthode : les UNITÉS DE CHALEUR dans la CULTURE DU MAÏS.

Les variétés de maïs sont de plus en plus caractérisées, entre autres critères, par le nombre d'unités de chaleur, ou tout simplement par la somme de températures en degrés au-dessus d'un seuil (6° ou 10° selon les méthodes), nécessaire entre le semis et la maturité (tableau 7-9).

En outre, l'AGPM (Association Générale des Producteurs de Maïs) a établi, d'après étude statistique en liaison avec la Météorologie Nationale, des cartes de France donnant par régions les sommes de températures atteintes à cours des périodes de culture du maïs, avec une probabilité de 4 aux sur 5 (80 %).

A partir de ces cartes, et connaissant les exigences en chaleur des variétés de maïs, l'agriculteur peut choisir avec plus de précision la variété qui aura le plus de chances de mûrir chez lui (1).

Enfin, s'il peut s'astreindre à mesurer chaque jour les températures maxima et minima, et la pluviométrie, et porter ces relevés sur un graphique (figure 2-33), l'agriculteur peut affiner d'une année sur l'autre la connaissance de son climat local.

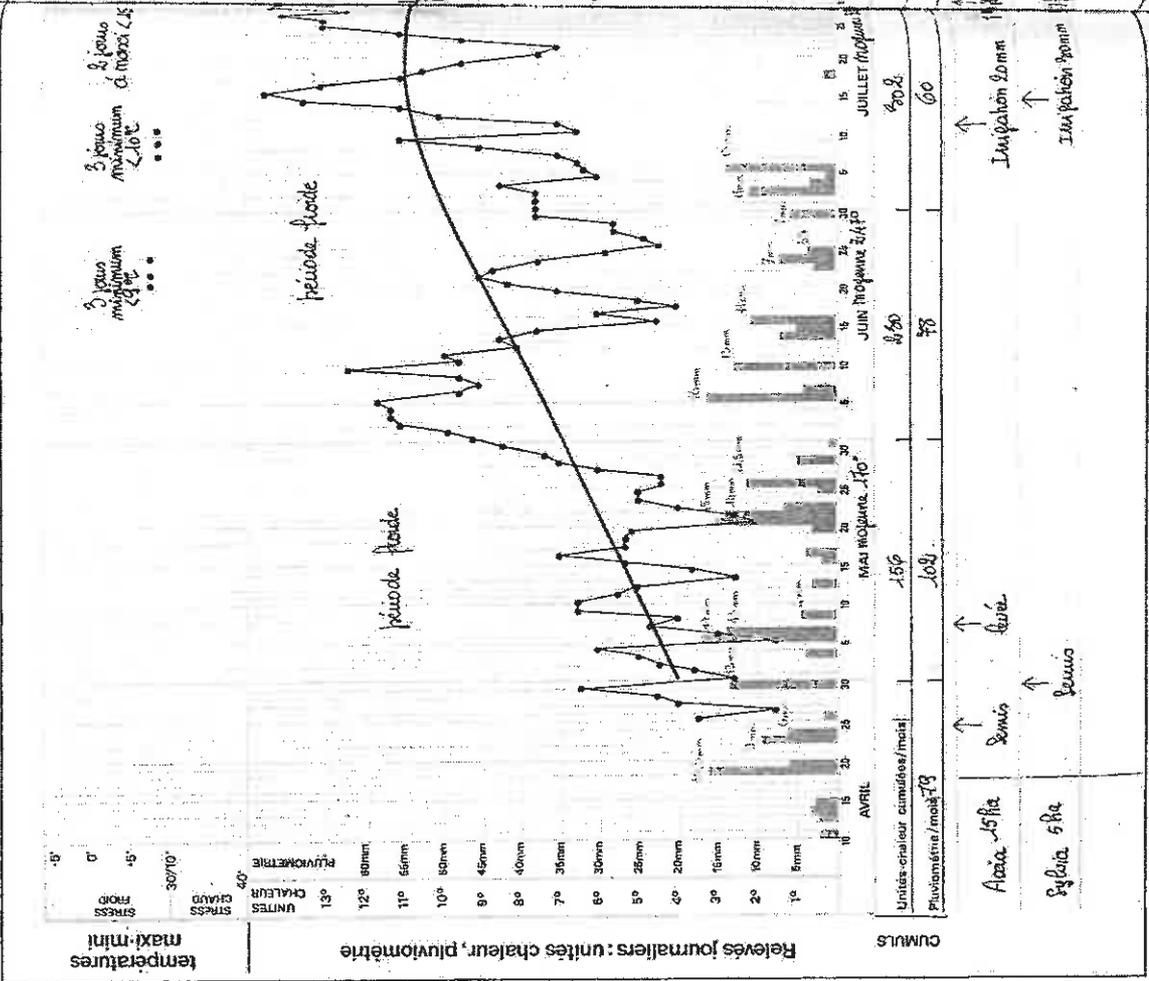
La méthode de prévision du temps à long terme décrite pages 42 et 43 fournit en outre à l'agriculteur des courbes de cumul thermique lui permettant de prévoir, pour sa région, de quelles quantités de chaleur disposera son maïs en fonction de la date de semis, et donc de choisir encore plus sûrement ses variétés.

C - L'ACTION DU GEL SUR LES PLANTES (Voir chapitre 8, "Accidents climatiques")

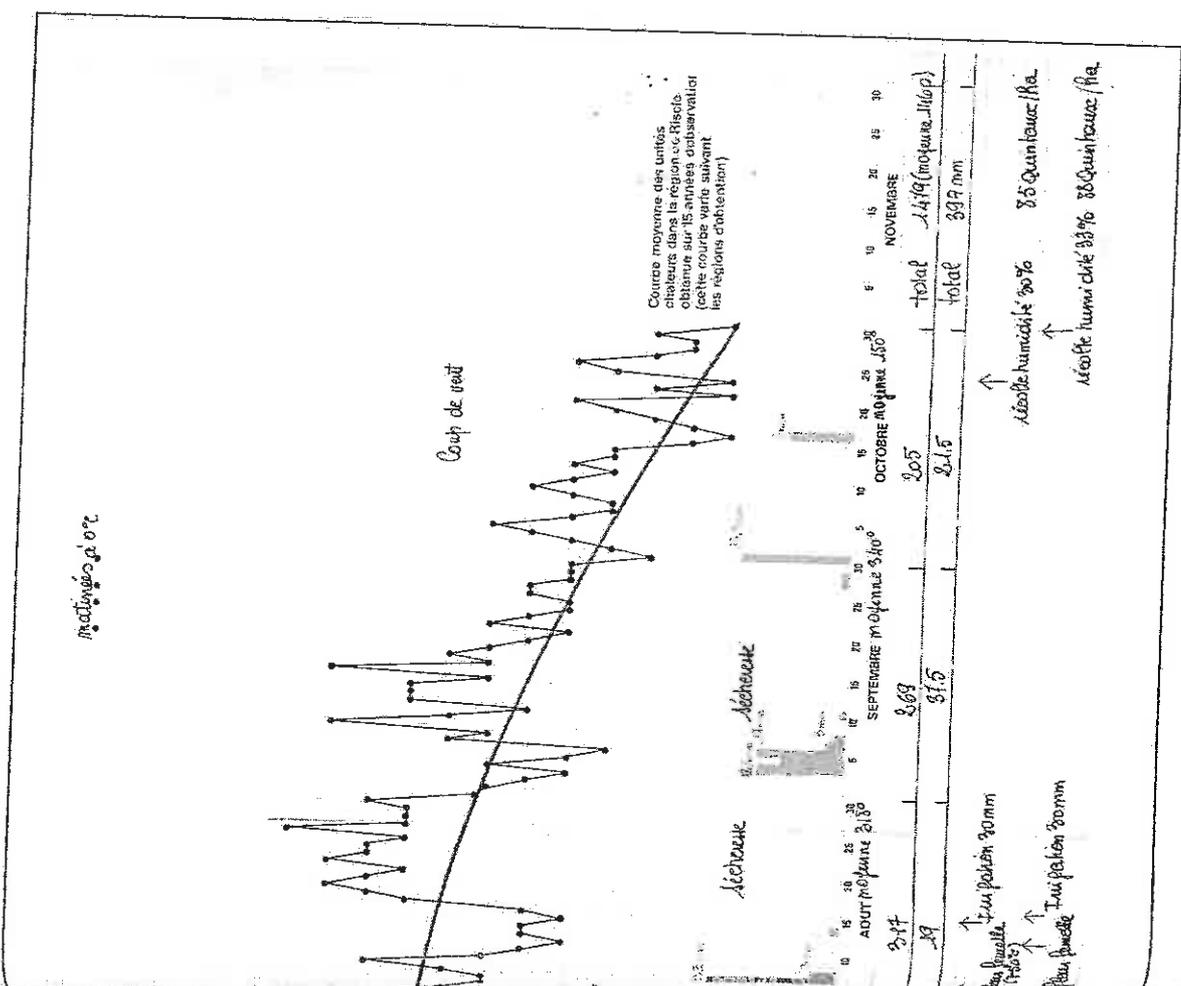
(1) Deux documents sur la méthode des sommes de températures appliquée au maïs : Contribution à l'étude agronomique du maïs en France (AGPM, ITCF, Météorologie Nationale), diffusée par l'ITCF, 8, avenue du Président Wilson, 75116 Paris. Documents Maïs-Marko, diffusés par France-Maïs, 100, allée de Barcelone, 31059 Toulouse cedex.

Planche 7-10 - UN DIAGRAMME POUR L'ENREGISTREMENT DES SOMMES DE TEMPÉRATURES

Pour suivre les conditions climatiques d'une année (unités de chaleur, pluviométrie, coups de chaleur ou de froid...) en parallèle avec les stades végétatifs du maïs, une société productrice de semences de maïs a mis au point un diagramme météorologique qu'un agronome ou un technicien pourrait remplir tout au long de l'année. Il faut disposer d'un équipement météorologique minimal : pluviomètre et thermomètre à maximum-minimum.



Un exercice très formateur à réaliser sur l'exploitation des écoles d'agriculture. L'étude de ce diagramme en fin de campagne, et d'une année sur l'autre, permet d'analyser les causes de réussite ou d'échec de la culture, et peut aussi aider à des choix tels que celui de variétés. Ce diagramme et sa méthode d'utilisation ont été proposés par la société France-Maïs, de Toulouse, en 1980.



Courbes moyennes des unités
chaleurs dans la région de Biscle
obtenues sur 15 années d'observation
(cette courbe varie suivant
les régions d'abandon)

↑
Aérolite humidité 30%
↑
Aérolite humidité 33% 38 Quantitatives / ha

II - La lumière et son action sur les plantes

A - L'ACTION DE LA LUMIÈRE SUR LE DÉVELOPPEMENT : LE PHOTOPÉRIODISME

1 - L'exemple du CHRYSANTHÈME, plante de jours courts

Pourquoi les chrysanthèmes ne fleurissent-ils qu'à la Toussaint ? On a pensé d'abord qu'il leur fallait pour fleurir une somme de températures élevées, accumulées durant l'été.

Mais si l'on réduit artificiellement la durée du jour à 8 heures à partir de leur repiquage, ils fleurissent en juillet avec une somme de températures quatre fois plus faible.

2 - L'exemple du BLÉ et de l'OLIVIER, plantes de jours longs

Le blé d'hiver est le type de la plante de jours longs : sa floraison est en effet favorisée par l'allongement du jour. De ce fait la limite Nord de cette culture remonte très haut. En effet, plus on remonte au Nord, moins la quantité de chaleur disponible pour la culture est grande, mais plus la durée du jour s'accroît, ce qui accélère la mise à fleur et donc la possibilité de culture.

Le chrysanthème est donc typiquement une plante à courte durée du jour, c'est-à-dire dont la floraison est induite par la réduction de l'éclairement.

C'est d'ailleurs en modulant cette durée que les producteurs de chrysanthèmes obtiennent la floraison à la date voulue de vente (Planche 7-11).

L'olivier est aussi une plante à jours relativement longs. Mais son aire Nord est limitée très vite par l'exigence en chaleur. Les essais de culture de l'olivier plus au Sud de la région méditerranéenne, en zone tropicale, ont été infructueux (1) : l'arbre pousse mais produit peu de fleurs et de fruits, car plus on se rapproche de l'équateur, plus la durée du jour diminue et devient égale à celle de la nuit.

3 - Le PHOTOPÉRIODISME - Les plantes de jours longs et de jours courts

On appelle photopériodisme la sensibilité des plantes à des durées variables du jour et de la nuit. Cette durée influe sur le développement de divers organes : dormance ou éclosion des bourgeons, tubérisation, chute des feuilles, et sur tout mise à fleur.

Les exigences en photopériode permettent de distinguer des plantes de jours courts, des plantes de jours longs, et des plantes indifférentes.

Ainsi la laitue, plante de jours longs, c'est-à-dire dont la montée à graine est favorisée par l'augmentation de la durée du jour, présente de grandes différences selon les variétés :

- les laitues d'été peuvent, malgré une durée du jour de 15 à 16 heures, ne monter à graine qu'au bout de 3 à 3,5 mois après les semis ;

- les laitues d'hiver par contre, bien résistantes au froid, sont plus sensibles à l'allongement du jour : plantées en été, elles monteront à fleurs deux mois à peine après le semis, sans produire une quantité suffisante de feuilles, donc sans pommer.

Le photopériodisme explique donc pourquoi il est difficile de cultiver certaines cultures sous d'autres latitudes que celles dont elles sont originaires.

Le maïs par exemple, plante d'origine tropicale, donc à jours courts, a dû subir une longue sélection pour pouvoir s'étendre vers des latitudes plus élevées. Le même effort se poursuit pour le soja.

4 - L'effet combiné température - durée du jour

Pour certaines cultures, les exigences photopériodiques s'ajoutent aux besoins de vernalisation. C'est le cas du blé d'hiver qui exige, pour fleurir rapidement, d'abord l'action du froid puis l'augmentation de la durée du jour.

L'influence de l'augmentation de la durée du jour et de celle de la température sont des caractères variétaux :

- Une variété précoce de blé est une variété plus sensible qu'une variété tardive, soit à l'augmentation de la durée du jour, soit à celle de la température. Une variété précoce canadienne par exemple, très sensible à l'accélération de la durée du jour, peut s'avérer tardive cultivée en région méditerranéenne, faute d'une durée du jour suffisante au printemps.

- Une variété précoce méditerranéenne au contraire, sensible surtout à l'augmentation de la température, peut s'avérer tardive cultivée au Canada, faute de chaleur suffisante.

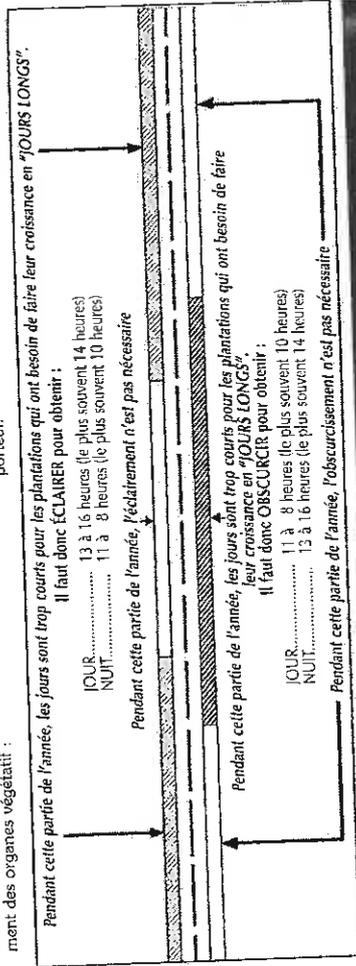
(1) Ecologie Agricole, G. Azzi - Editions Baillyère
(2) Les Graminées Fourragères, Michel Gillier - Editions Gauthiers-Villars, 1980

Planche 7-11 - UNE APPLICATION PRATIQUE DU PHOTOPÉRIODISME : LA CULTURE FORCÉE DU CHRYSANTHÈME

Le chrysanthème est une plante de jours courts : quand la durée du jour diminue et tombe au-dessous de 13 heures, les plantes forment leurs boutons floraux sous l'influence d'une hormone, le phytochrome.

Grâce à l'utilisation maîtrisée de l'éclairage et de l'obscurcissement, il est possible d'étendre la période de floraison du chrysanthème, au lieu de la voir limitée aux deux ou trois mois d'automne, à jours courts. Une même plantation de chrysanthèmes passe alors successivement par :

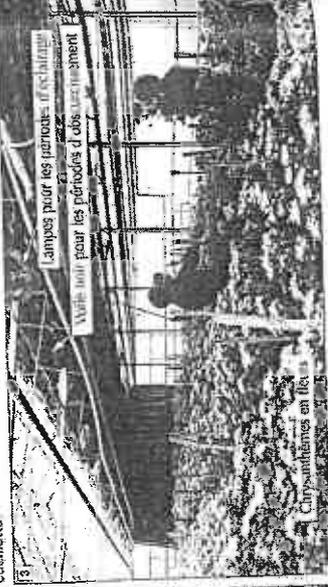
- une période de jours longs (naturels ou artificiels) de 4 à 7 semaines selon saison, qui correspond à la période de développement des organes végétatifs ;



L'éclairage (photos 1 et 2) est soit continu (à partir de 22 h pour bénéficier des "heures creuses") soit le plus souvent cyclique : 10 minutes d'éclairage puis 20 minutes d'obscurité.

La durée d'éclairage nocturne varie selon les saisons de 2 à 6 heures (schéma). Sur la photo 2, la présence simultanée du rideau noir d'obscurcissement et de l'éclairage s'explique par le fait qu'à, en pleine nuit, le rideau joue un rôle de protection thermique en réduisant le volume de la serre.

L'obscurcissement est obtenu par de grands rideaux de polyéthylène noir déroulés électriquement de manière à créer non un simple ombrage mais un noir complet, même en plein jour (de 18 h le soir à 8 h le matin). Ce rythme de jours courts est maintenu jusqu'à la coloration des boutons, période proche de la cueillette.



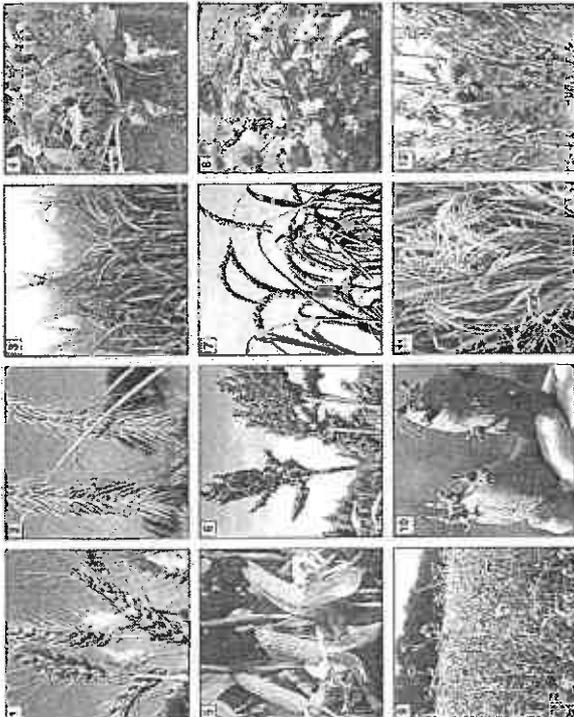
Lampes pour les périodes d'obscurité

Rideau noir pour les périodes d'obscurité

Chrysanthèmes en fleur

Chrysanthèmes en phase de cueillette

Planche 7-12 - L'INFLUENCE DE LA DURÉE DU JOUR
 Tableau 7-13 - PLANTES À JOURS LONGS, À JOURS COURTS, ET INDIFFÉRENTES
 (D'après *Éléments d'Écologie et d'Agronomie*, de Jean Dutheil, Ed. Baillière - 1970)



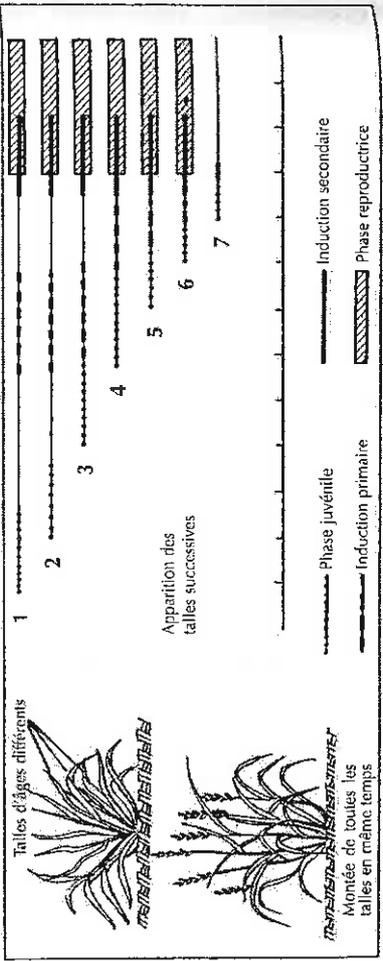
Les plantes "à jours longs" demandent, pour épier, un allongement de la durée du jour. C'est le cas des céréales, qu'elles soient d'hiver (blé, seigle, photos 1 et 2) ou de printemps (orge photo 3). Le cas aussi des betteraves (photo 3), du trèfle et de la luzerne, de certaines variétés de riz.

Les plantes "à jours courts" demandent, pour épier, une diminution, même minime, de la durée du jour. C'est le cas du maïs, du sorgho, du millet, du coton (photos 5 à 8). Également, rien, certaines variétés de soja et de tabac... bref des espèces à culture estivale.

Les plantes indifférentes peuvent se cultiver quelle que soit la saison, pourvu que la température, la disponibilité en eau et l'ensoleillement soient suffisants. Par exemple le sorgho, les pommes de terre, et des variétés de riz et de soja (photos 9 à 12). Ces plantes permettent donc plusieurs cultures par an.

Figure 7-14 - LE GROUPE DES MONTAISONS CHEZ LES GRAMINÉES FOURRAGÈRES
 (D'après Michel Gillet, "Les Graminées Fourragères", Ed. Gauthiers-Villars - 1980)

Les talles, d'âges différents, n'ont pas reçu la même quantité de froid et de "jours courts". Pourtant elles montent toutes en même temps. Cette montée est induite par l'allongement des jours, dite "induction secondaire". Il est probable aussi que les hormones provoquant la montée soient mises en commun au niveau d'une même plante. Par contre, lorsque la montaison est avancée, les apex des épis sécrètent une hormone inhibitrice qui stoppe l'émission de nouvelles talles et même entraîne la régression de talles qui ne seraient pas encore montées (voir aussi *Les Grandes Productions Végétales*, chapitre 13).



B - L'ACTION DE LA LUMIÈRE SUR LA CROISSANCE : LA PHOTOSYNTÈSE

L'étude des mécanismes de la photosynthèse concerne la biologie végétale. Se reporter par conséquent au Tome III - La Plante. Nous n'étudions donc ici que l'influence des facteurs climatiques sur l'intensité de la photosynthèse.

De plus, la photosynthèse étant le mécanisme par lequel le carbone contenu dans le dioxyde de carbone CO₂ devient du carbone organique, nous concluons, par l'étude du cycle du carbone, à ce que l'on appelle aujourd'hui L'AGRONOMIE DU CARBONE : entendons par là l'étude de la contribution de l'agriculture, d'une part à la conversion de l'énergie lumineuse en énergie de la biomasse, d'autre part à la lutte contre l'effet de serre par la "séquestration" de CO₂ dans la biomasse et dans les sols. Ces mécanismes sont d'une telle importance, pour l'avenir de la planète que nous en ferons un chapitre à part :

le chapitre 9 - L'AGRONOMIE ET L'ÉCOLOGIE DU CARBONE

1 - L'influence conjuguée de la teneur de l'air en CO₂ et de l'intensité lumineuse

A. La teneur moyenne de l'atmosphère de 0.03 % de CO₂, c'est seulement dans la zone des faibles intensités lumineuses (1/10 de l'éclairement d'un jour ensoleillé) que les accroissements de lumière sont efficaces. Autrement dit la lumière n'est généralement pas le facteur limitant de la photosynthèse : les courbes de la figure 7-16 atteignent vite un palier.

2 - Le rendement de la photosynthèse

L'énergie solaire reçue au sol varie beaucoup selon les saisons : de 60 cal/cm² en décembre, à près de 500 en juin, en région parisienne. Cette énergie représente l'ensemble du spectre, visible et non visible.

La figure 1-5 donne la répartition de l'énergie solaire parvenu au sol. Le rayonnement visible (lumière blanche), le seul susceptible d'agir sur la photosynthèse, en représente 45 %.

A peu près 80 % de ce rayonnement, soit 35 % du rayonnement global arrivant au sol, sont absorbés par la feuille et utilisables pour la photosynthèse. Les chloroplastes absorbent ces rayons surtout dans les couleurs bleu et rouge du spectre. La photosynthèse donne lieu alors à deux réactions ou phases :

- une réaction dite claire ou photochimique, dont l'intensité dépend de l'énergie lumineuse reçue, et non de la température ;
- une réaction dite sombre ou enzymatique, qui dépend de l'intensité de la réaction photochimique, de la fourniture de CO₂, de la température, et de l'état de turgescence des cellulales.

Comment va évoluer le rendement énergétique de la photosynthèse au cours de ces deux réactions :

a) Le rendement de la lumière absorbée par la CELLULE chlorophyllienne est en moyenne de 20 % (de 10 à 40 %). Autrement dit 20 % en moyenne de l'énergie lumineuse visible absorbée par la feuille sont transformés en énergie chimique.

C'est une valeur élevée, que n'atteignent pas encore les photoplans. Mais que devient ce rendement si on le rapporte à la feuille, à la culture, à la surface terrestre ? Beaucoup moins :

Par contre une augmentation de la teneur en CO₂ permet d'élever ce palier, d'augmenter l'intensité de la photosynthèse. C'est l'un des effets favorables des serres, qui maintiennent à la disposition des plantes le CO₂ émis par le sol et par la respiration des plantes elles-mêmes. Dans certains cas la teneur en CO₂ est augmentée artificiellement.

b) Le rendement énergétique de la photosynthèse à l'échelle de la feuille.

Ramené à l'ensemble de l'énergie lumineuse, visible et non visible, le rendement de conversion de l'énergie lumineuse devient 35 % x 20 % = 7 %. Une valeur moyenne qui peut varier de 2 à 3 % jusqu'à 12 à 15 % dans les cas suivants :

- Aux très faibles intensités lumineuses (2.000 lux), l'énergie fixée par rapport à l'énergie reçue par la feuille peut atteindre le chiffre élevé : 12 à 15 %. Tout se passe comme si la plante, tournant à faible régime, avait le temps de "bien travailler", avec un approvisionnement parfait en eau, en CO₂ et en éléments minéraux.

A mesure que la lumière s'accroît, les approvisionnements peuvent ne pas suivre assez vite, et le taux de conversion énergétique diminue (malgré une augmentation importante en valeur absolue de la photosynthèse, car c'est seulement le rendement qui diminue) : pour beaucoup de plantes des pays tempérés (blé, ray-grass anglais, dactyle, trèfles...) la feuille est saturée en lumière aux environs de 20 à 30.000 lux, alors qu'une journée ensoleillée d'été permet d'enregistrer des éclaircissements voisins de 90.000 lux. Le rendement énergétique de la photosynthèse tombe alors à 2 à 3 % de l'énergie reçue.

C'est ce que confirme la station d'Aberystwith : sur de jeunes plantules isolées de Ray-grass cultivées tout au long de l'année sans limitation d'eau ni de température, la conversion d'énergie lumineuse en matière sèche varie de 12 à 15 % en hiver à 2 à 3 % en été.

Par contre des Graminées d'origine subtropicale telles que Cynodon dactylon, maïs, canne à sucre, sorgho... contiennent à accroître leur activité photosynthétique jusqu'à 60.000 lux, et peuvent atteindre à ces éclaircissements des taux de conversion de 5 à 6 % de l'énergie lumineuse reçue.

Planche 7-15 - L'INTENSITÉ ET LE RENDEMENT DE LA PHOTOSYNTÈSE

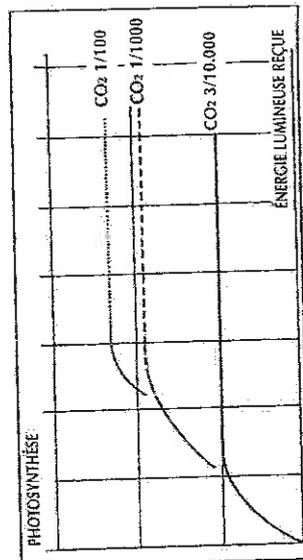


Figure 7-16

INTENSITÉ DE LA PHOTOSYNTÈSE EN FONCTION DE LA TENEUR DE L'AIR EN CO₂

(D'après J. Duthil, "Éléments d'Écologie et d'Agronomie", Ed. Baillière - 1970)

On voit que la teneur en CO₂ se comporte en facteur limitant : lorsque l'intensité lumineuse s'accroît, la photosynthèse augmente mais atteint très vite un palier dont le niveau dépend de la teneur de l'air en CO₂.

Figure 7-17

ABSORPTION ET RÉFLEXION DE L'ÉNERGIE SOLAIRE VISIBLE ET INFRA-ROUGE PAR UNE CULTURE DE MAÏS

(D'après C. Costes, "Photosynthèse et production végétale", Éditions Gauthier-Villars - 1978)

Seul le rayonnement visible est utilisé pour la photosynthèse. On voit que, par rapport au rayonnement solaire total, 36 % seulement sont utilisés par la feuille.

Mais le rayonnement infra-rouge a d'autres fonctions, en particulier l'apport de chaleur.

La part de la lumière visible absorbée par la feuille n'étant que de 20 % (de 10 à 40 %), ce sont donc 7 % en moyenne (de 2 à 15 %) de l'énergie solaire totale qui sont transformés en énergie chimique par la feuille.

Un rendement faible en apparence, mais qui suffit à faire du végétal un excellent capteur énergétique.

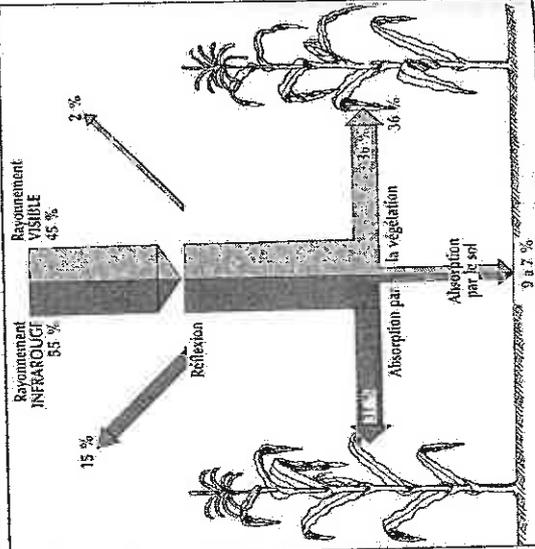
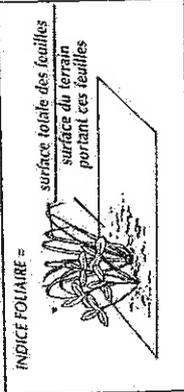


Figure 7-18

VARIATION DE LA PHOTOSYNTÈSE VRAIE, DES PERTES PAR RESPIRATION, ET DE LA PHOTOSYNTÈSE NETTE, EN FONCTION DE L'INDICE FOLIAIRE.

(D'après J. Duthil, références ci-dessus).

Il existe un indice foliaire optimal, qui est par exemple de 3 à 4 m² de feuillage/m² de sol pour des plantes couvrantes comme le trèfle, et de 7 à 8 pour des plantes dressées comme les Graminées.



Ce taux de conversion est un caractère génétique qui peut être amélioré par sélection. Mais évidemment il dépend surtout de la satisfaction des besoins pouvant se comporter en facteurs limitants : l'eau, le CO₂, les éléments minéraux.

En même temps que s'élève l'intensité lumineuse, s'élève la température du jour et parfois le vent : la fermeture des stomates, réaction de défense de la plante contre le dessèchement, ferme du même coup l'approvisionnement de la feuille en CO₂, d'où chute de la photosynthèse (voir Les Bases de la Production Végétale tome II). Il est de même en cas d'insuffisance d'approvisionnement en eau, comme le montre la figure 7-19.

c) La photosynthèse nette

Les rendements dont nous avons parlé sont ceux de la photosynthèse nette, c'est-à-dire ce qui reste après que la feuille ait puisé, de jour comme de nuit, les éléments nécessaires à son fonctionnement. La photosynthèse nette est donc la différence :

synthèse chlorophyllienne - pertes par respiration

Ces pertes sont estimées sur 24 heures au 1/3 de l'énergie fixée, ce qui est évidemment considérable, mais inévitable. C'est en tout cas très inférieur à ce que consomment les animaux pour leur entretien : un bovin de boucherie de 500 kg dépense autant d'énergie pour s'entretenir que pour produire 1 kg de croissance.

d) Le rendement énergétique de la photosynthèse à l'échelle d'une culture.

Une culture est la superposition de feuilles dont la surface totale est supérieure à celle du champ. On appelle indice foliaire le rapport :

surface totale des feuilles / surface de terrain occupé. Pour un maïs par exemple, cet indice passe de 0 à 3 au cours de la culture (figure 7-18). Et dans le même temps, le pourcentage d'énergie lumineuse absorbée par la culture de maïs augmente.

Mais à mesure qu'il s'élève s'entrecroisent, se recouvrent, se font de l'ombre, les feuilles sont moins éclairées, ce qui, en faisant baisser l'intensité lumineuse reçue, augmente le rendement de la photosynthèse jusqu'à un seuil au-dessous duquel, par manque de lumière, le rendement de la photosynthèse diminue de nouveau.

Si par exemple une feuille isolée en pleine lumière ne convertit l'énergie qu'au taux de 3 %, les feuilles moins exposées la convertiront au taux de 5 à 6 %.

Pourtant ce qui va faire chuter le plus le rendement de la photosynthèse par unité de surface cultivée, c'est le période d'interruption de la culture.

Une culture de betterave, de maïs, de pommes de terre, a beau avoir en période de croissance active et de pleine végétation un taux de conversion élevé de 5 à 6 % de l'énergie lumineuse reçue (ce qui correspondrait à 200 kg de MS/ha/jour en été sous climat tempéré), le sol sera dégradé pendant de longs mois. La conversion d'énergie lumineuse par la culture, ramenée à l'unité de surface, va donc chuter de 1 à 2 %, et même moins de 1 %.

Et nous verrons au chapitre 9, que l'un des piliers de "l'agriculture du carbone" est de chercher une couverture verte du sol la plus grande partie de l'année, par les "couverts végétaux". Et nous avons vu au chapitre 6 combien cette couverture était importante pour la conservation des sols.

3 - La photosynthèse est-elle un bon moyen pour capter l'énergie solaire ?

Dans les éditions précédentes, ce thème était abordé dans un chapitre spécial, le chapitre 9 - L'AGRONOMIE ET L'ÉCOLOGIE DU CARBONE.

Figure 7-19 - L'INTENSITÉ ET LE RENDEMENT DE LA PHOTOSYNTÈSE (suite)

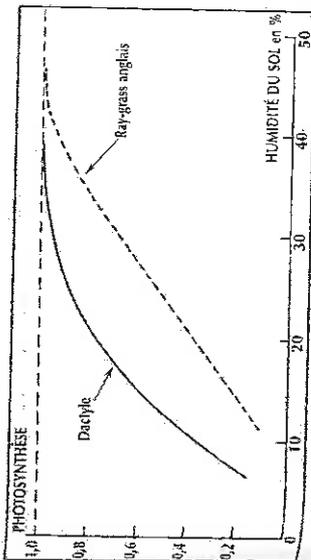


Figure 7-20 - INTENSITÉ DE LA PHOTOSYNTÈSE EN FONCTION DE L'HUMIDITÉ DU SOL, ET SELON LES ESPÈCES VÉGÉTALES

Quand le sol s'assèche, la photosynthèse diminue : le plant n'est plus suffisamment alimenté. Mais on voit que les plantes résistent différemment : le dactyle (photo 1) est moins affecté par la sécheresse que le ray-grass anglais (photo 2). Le premier se flétrit en sols et sous climats plus secs, à l'inverse du second.

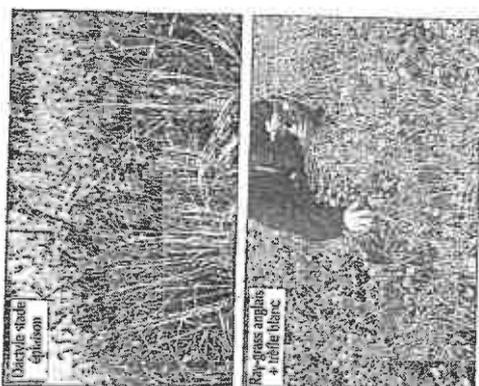
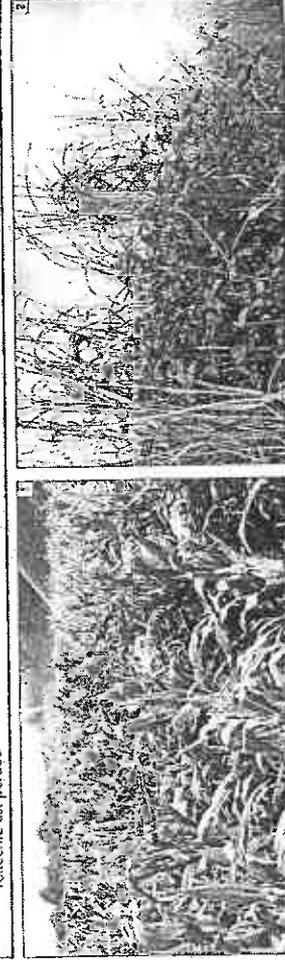
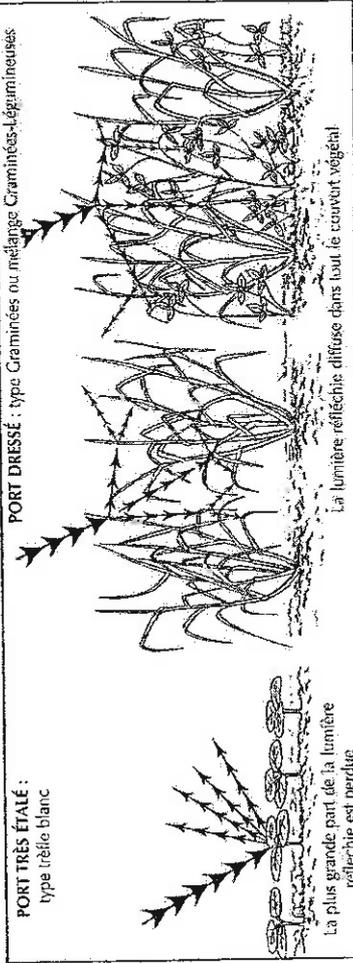


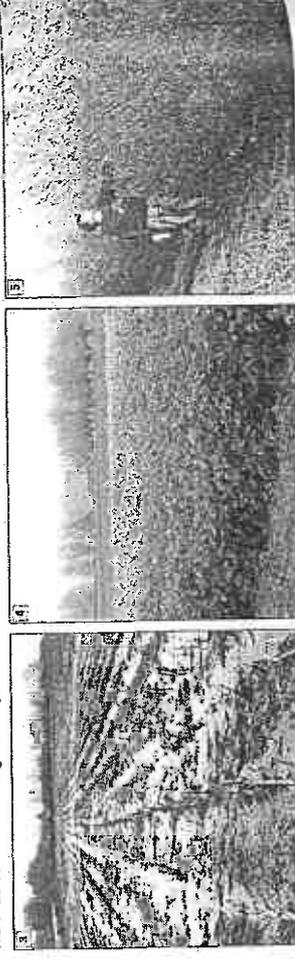
Planche 7-21 - L'INFLUENCE DU PORT DES PLANTES ET DE LA DURÉE DE VÉGÉTATION SUR LE RENDEMENT À L'HECTARE DE LA PHOTOSYNTÈSE

L'INRA étudie l'influence du port des plantes sur l'intensité et le rendement de la photosynthèse. On pense que les plantes à port dressé auraient un meilleur rendement de photosynthèse que les plantes à port étalé. D'où la recherche possible, par sélection, de variétés à port plutôt dressé. Cette recherche porterait notamment sur le maïs (photo 1 et les plantes prairiales (photo 2)).



Mais sans minimiser l'intérêt de ces recherches, il semble aussi important de s'interroger sur le rendement annuel de la photosynthèse par hectare et par an. Une culture aura beau avoir en période de croissance active un rendement élevé de la conversion de l'énergie lumineuse en MS, si le sol reste nu pendant de longs mois (photo 3), la conversion d'énergie lumineuse ramené à l'année restera moyenne. D'où l'intérêt soit des cultures pérennes en particulier les prairies, soit des couverts végétaux (photo 4), soit même des productions intensives de lignine comme les taillis de saule à courte révolution (photo 5).

Car à quoi sert l'énergie captée par la photosynthèse ? A transformer le CO₂ de l'air en produits carbonés : les aliments, les carburants végétaux y compris le bois de chauffage, mais aussi l'humus. Avec le réchauffement climatique par excès de libération atmosphérique du carbone des carburants fossiles, l'agronomie fixatrice de carbone dans les sols prend une place dont le chapitre 9 de ce livre va souligner l'importance.



III - L'eau et son action sur la croissance et le développement

Les mécanismes d'absorption de l'eau sont à étudier en biologie végétale (tome III). L'étude de l'évapotranspiration et des rapports de l'eau et du sol ont été traités dans le tome I, au chapitre de l'économie de l'eau et de l'irrigation. Nous allons donc aborder ici l'action du manque ou de l'excès d'eau sur la croissance et le développement des plantes.

A - L'EAU ET LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES

1 - Dans quelques cas, un certain "besoin de sécheresse" favorise la mise à fleurs. C'est le cas par exemple pour la luzerne dont la production de graines est stimulée par une légère sécheresse en préfloraison.

De même pour les arbres fruitiers, la sécheresse de l'été favorise l'induction florale. Pour l'orange et le citronnier, on cesse dans ce but l'irrigation quelques semaines avant la période d'induction florale. Cet effet favorable d'une période sèche serait dû à un ralentissement de la croissance végétative favorisant le passage à l'état reproducteur.

Un excès d'eau en période de floraison se traduit aussi par la couleure, ou mauvaise fécondation des fleurs.

2 - Mais très souvent le manque d'eau agit défavorablement sur la mise à fleurs, en limitant le nombre d'ébauches florales formées, ou le nombre de fleurs fécondées. Tout se passe comme si la plante atteinte par la sécheresse

limitait d'elle-même les fleurs, donc les futurs fruits et grains, qu'elle aura à nourrir.

La période au cours de laquelle la sécheresse peut perturber le plus la mise à fleurs, la fécondation, donc le rendement, est dite "PÉRIODE CRITIQUE".

Elle est d'autant plus courte que la plante n'émet qu'une seule inflorescence ou épis (cas du maïs) et d'autant plus longue que sa floraison est plus étagée (sorgho, soja...).

L'incidence de la sécheresse est évidemment plus grave dans le 1^{er} cas que dans le second : une plante à une seule inflorescence ou épis ne peut rattraper sa fécondation si elle s'est trouvée perturbée par la sécheresse, alors qu'une plante à floraison étagée peut mettre à profit une période plus humide succédant à la sécheresse pour émettre et féconder de nouvelles fleurs, et compenser ainsi (plus ou moins) l'effet de la sécheresse.

B - L'EAU ET LA CROISSANCE

1 - Le coefficient de transpiration ou EFFICIENCE de l'eau

Les courbes de la figure 7-29 font ressortir deux grandes constatations :

- certaines cultures exportent davantage d'eau que certaines autres ;
- cette exportation se répartit sur des périodes différentes selon qu'il s'agit de cultures à courte ou à longue saison de végétation ; en juin par exemple dans la région de Clermont-Ferrand, un maïs ne consomme que les 2/3 de l'eau nécessaire à un blé, alors qu'en juillet la consommation du blé n'attendra plus que la moitié de celle du maïs, elle-même à cette date encore inférieure à celle de la betterave sucrière et du tournesol.

La quantité d'eau que la plante évapore pour synthétiser 1 g de MS est variable selon les cultures. C'est le coefficient de transpiration. Cette quantité, toujours importante, oscille entre 300 et 700 g d'eau/g de MS formé.

Org.	310 à 523 (1)	Riz	env. 682
Blé de printemps	338 à 650	Maïs	env. 239
Seigle	353 à 634	Mais	env. 336
Avoine	376 à 604	Sorgho	280 à 370
Pomme de terre	499 à 650	Pois chiche	env. 490
Betterave à sucre	370 à 580	Lentille	env. 595
Luzerne	626 à 920	Tomate	env. 570
Colza	env. 568 (2)	Courgette	env. 700
		Poisvert	env. 810

(1) Chiffres de différents auteurs cités par Jean Duhal, Éléments d'Écologie et d'Agroécologie, Éditions Baillière - 1970
 (2) Chiffres de différents auteurs cités par A. Demolon, Croissance des Végétaux Cultivés, Éditions Dunod, 1956

La quantité d'eau évaporée ne dépend pas que de l'espèce, mais aussi :

- de l'abondance de l'eau du sol : la plante fait une "consommation de luxe" si le sol est très humide. L'abaissment du plan d'eau par le drainage diminue le coefficient de transpiration (Figure 7-27).
- de la richesse du sol et de la fertilisation : la fumure diminue le coefficient de transpiration.

Le coefficient de transpiration est aussi appelé "efficacité de l'eau". Pour les Graminées fourragères par exemple, l'efficacité de l'eau varie de 0 à 2,5 g de MS par kg d'eau consommé par la plante (D'après M. Gillet, "Les Graminées Fourragères", Éd. Gauthier-Villars (1960)).

L'efficacité de l'eau est d'autant plus forte que la demande est faible. Autrement dit (Figure 7-28) :

- Quand la demande est faible (hiver), du fait d'une faible évapotranspiration, la croissance de l'herbe est généralement faible par manque de chaleur et de lumière, mais le poids de MS formé par rapport à l'eau consommée est élevé : l'efficacité de l'eau est forte.
- Quand la demande est très forte (été), la croissance peut être élevée grâce à la chaleur et à la luminosité. Mais la transpiration de l'eau est si forte que l'efficacité de cette eau est fortement diminuée. Et si l'approvisionnement en eau faiblit, la production de MS diminue !
- Quand la demande est moyenne (printemps), l'efficacité de l'eau est moyenne, mais comme l'approvisionnement en eau, la température et l'éclairement sont bons, la production de MS est généralement maximale.

Planche 7-22 - L'EAU ET SON ACTION SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA CROISSANCE

Figure 7-23 et 7-24
AU COURS DU DÉVELOPPEMENT, L'EAU INTERVIENT PARTICULIÈREMENT AU COURS DE PÉRIODES CRITIQUES

L'effet dépressif d'une période de sécheresse sur le développement est différent :

Pour le maïs (dessin N° 1), la période de plus grande sensibilité va du stade 10^e feuille à la floraison.

Pour le tournesol (dessin N° 2), si la sécheresse intervient entre 7 et 12 semaines, autour de la floraison, c'est le rendement en grains qui sera affecté. Si la sécheresse intervient plus tard, entre 12 et 15 semaines, c'est la teneur en huile qui est diminuée.

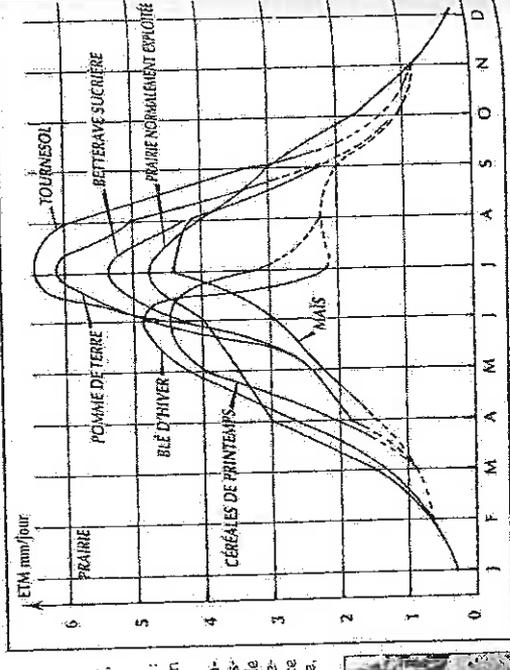
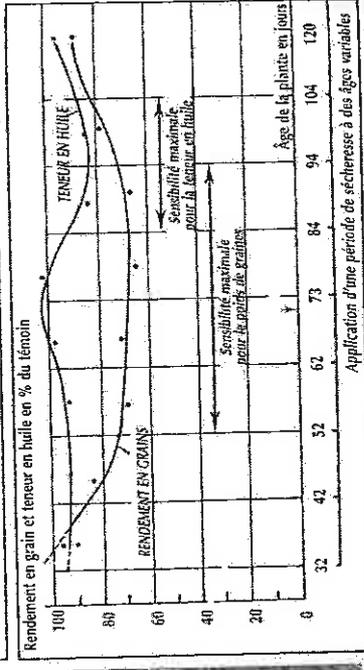
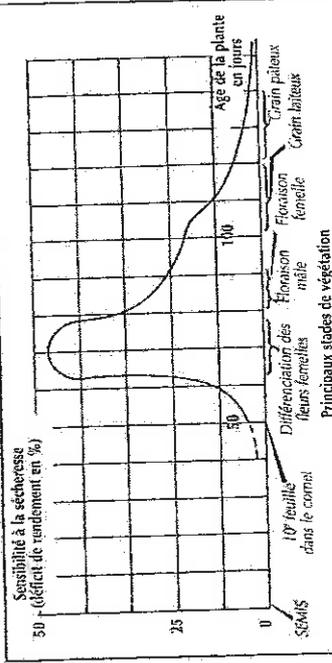
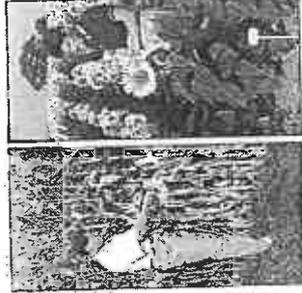


Figure 7-25
ÉVAPOTRANSPIRATION MAXIMALE RÉELLE (ETM) DE DIFFÉRENTES CULTURES
(D'après "L'eau et la production agricole", INRA 1979)

On voit que la consommation d'eau est très différente en quantité selon les cultures ; se répartit à des périodes différentes de l'année, ce qui permet de distinguer des cultures à croissance de printemps (les céréales principalement) et des cultures à croissance surtout estivales (pommes de terre, maïs, betteraves).

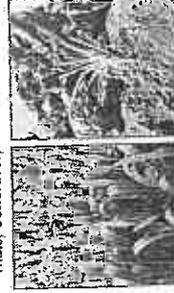


Planche 7-26 - L'EAU ET SON ACTION SUR LE DÉVELOPPEMENT ET LA CROISSANCE (suite)

Figure 7-27

INFLUENCE DE LA PROFONDEUR DU PLAN D'EAU SUR LE COEFFICIENT DE TRANSPIRATION

(D'après Burgein et Héhin)

L'abaissement du plan d'eau, en permettant aux racines de travailler plus profondément, diminue le coefficient de transpiration : la plante n'a pas besoin d'évaporer autant d'eau pour former 1 g de MS.

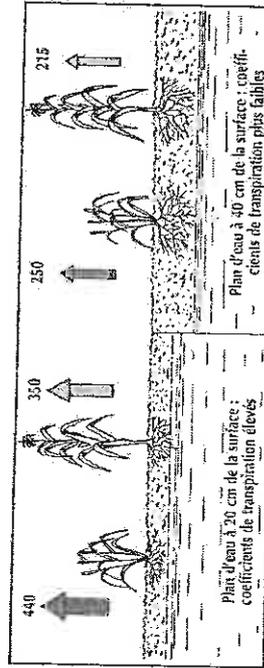


Figure 7-28

INFLUENCE DE L'OFFRE ET DE LA DEMANDE D'EAU SUR LA CROISSANCE

(D'après Michel Gillet, "Les Graminées Fourragères" Éd. Gauthier-Villars - 1980)

De ces courbes il ressort qu'une même consommation d'eau (Q) donne un rendement R1 si la demande est faible (printemps) et un rendement R3 moins élevé si la demande est forte (été).

Chacun a pu remarquer que l'eau d'arrosage est bien plus efficace en période fraîche que par temps très chaud.

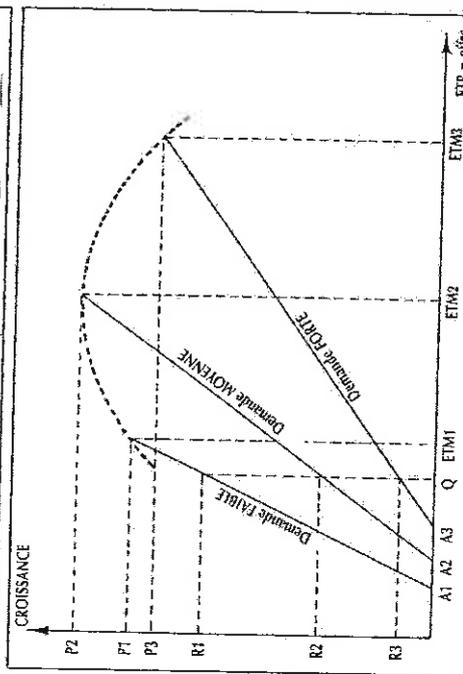
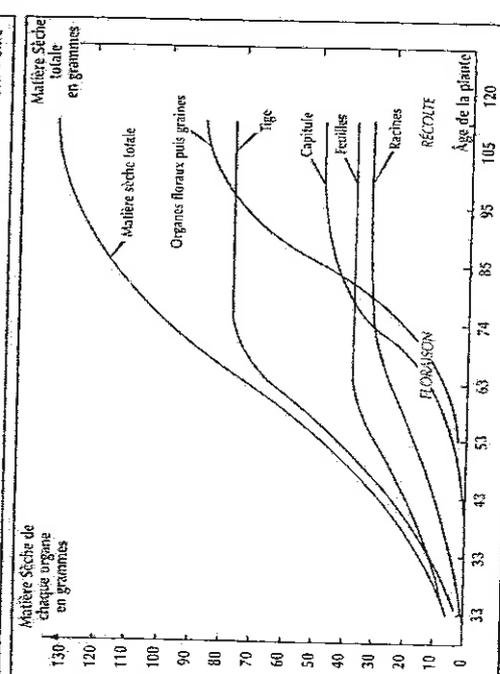


Figure 7-29

CROISSANCE DES DIFFÉRENTS ORGANES ET ÉVOLUTION DE LA MS TOTALE DU TOURNESOL

(D'après "L'eau et la Production Agricole" INRA - 1979)

On remarque bien les deux stades de croissance de la plante : d'abord la croissance active des organes végétatifs : les racines, les tiges, les feuilles ; puis la croissance active des organes reproducteurs : les fleurs et les graines.



Tableaux 7-30 - L'EAU ET LA QUALITÉ DES PRODUCTIONS VÉGÉTALES

	Racines t/ha	Richesse %	Sucrose t/ha
Témoin	47,7	15,5	7,4
7 arrosages (280) (mm)	78,1	16,2	12,7
9 arrosages (360) (mm)	84,3	15,9	13,4

I - IRRIGATION, RENDEMENT, ET TENEUR EN SUCRE DES BETTERAVES SUCRIÈRES (Essais de l'ITB en 1975)

On voit que le rendement en sucre est amélioré par l'irrigation, malgré une légère baisse de la richesse en sucre des racines.

II - EFFETS DE L'IRRIGATION SUR LE RENDEMENT ET LA QUALITÉ DES POIRES DOYENNÉ DU COMICE

Apport d'eau (en % de ETP)	Rendement par arbre (kg)	Diamètre moyen des fruits (cm)	Sucres solubles (%)	Acide malique (g/l)
20	26,36	74,96	14,88	2,24
50	30,82	78,93	14,39	2,39
100	33,43	78,61	14,35	2,29

On note ici encore une légère baisse des taux de sucres solubles et d'acide malique pour de fortes irrigations.

Tableaux 7-31 - L'EAU ET LA QUALITÉ DES PRODUCTIONS ANIMALES

ESPECES	PRODUCTION DE MATIERE SECHE kg/ha						Moyenne
	En tonnes de matière sèche par hectare	Féruque	Dactyle	Ray-Grass	Luzeine	Mais	
Labeur + Fumier	1971	14,4	14,7	12,1	15,2	13,3	13,9
	1972	9,1	7,9	3,7	11,5	8,7	8,0
	1973	11,0	9,3	8,9	8,1	13,2	10,1
Travail super-ficiel	1971	14,0	13,2	11,6	14,4	10,8	12,8
	1972	8,2	6,6	4,5	11,6	7,2	7,6
	1973	9,6	8,5	8,2	7,2	11,4	9,0

Des tableaux 1 et 2, il ressort que le climat de l'année influe beaucoup plus sur la production fourragère que l'espèce cultivée et que le type de culture adoptée. De nombreux autres essais conduisent aux mêmes conclusions.

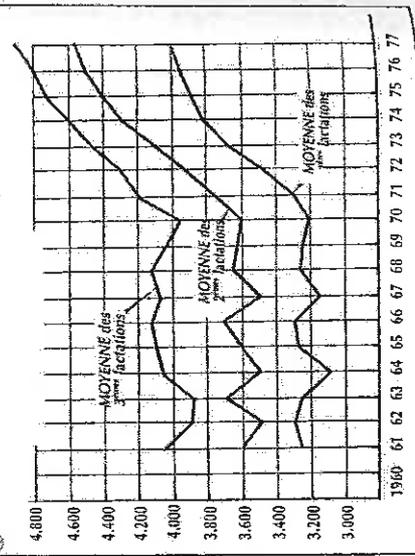
Par contre les résultats du contrôle de croissance (tableau 3) et de contrôle laitier (courbes 4) semblent ne pas répercuter cette influence du climat de l'année : la fameuse sécheresse de 76 est à peine décelable. Les raisons en sont multiples :

- surtout l'effort des éleveurs pour compléter l'alimentation ;
- mais aussi la valeur supérieure des fourrages les années sèches ;
- un peu aussi l'aptitude des animaux à amortir les déficits alimentaires en prenant sur leurs réserves pour la production de lait, et pour les animaux à viande, la "croissance compensatoire", prise de poids supérieure après une période de disette.

3 - GAINS MOYENS JOURNALIERS DES BOVINS

DATES DES PESSES	10-12 MOIS	13-18 MOIS	19-24 MOIS	+24 MOIS
1 Mars	546	525	242	205
9 Juin	762	791	951	1100
7 Septembre	737	586	578	564
2 Décembre	597	539	343	367
1 Mars	575	395	214	303
9 Juin	588	661	623	782
7 Septembre	578	530	482	507
3 Décembre	599	572	480	492
1 Mars	594	556	423	378
9 Juin	675	739	668	879
7 Septembre	655	482	449	367
4 Décembre	641	511	414	451
1 Mars	566	522	401	350
9 Juin	610	689	669	790
7 Septembre	—	—	—	—
5 Décembre	—	—	—	—
1 Mars	718	586	585	420
9 Juin	679	732	726	825
7 Septembre	632	433	210	46
5 Décembre	607	459	495	392

4 - Contrôle laitier : évolution des lactations sur 10 ans, race FFPN - Maine et Loire



2 - Les plantes répondent différemment au manque d'eau

Les courbes de la figure 7-25 montrent bien les deux stades de croissance d'une plante, ici le tournesol :

- d'abord une croissance très active des organes végétatifs, racines, tiges et feuilles ;
- puis une croissance très active des organes reproducteurs, les fleurs puis les graines ou les fruits.

Mais l'effet du manque d'eau sur la croissance totale de la plante et en définitive sur son rendement, se répercute de manière différente selon les cultures :

- Certaines, nous l'avons vu, ont de faibles possibilités de rattrapage du rendement si une période humide succède à une sécheresse frappant la plante en "période critique" ; car la sécheresse a perturbé alors non seulement la croissance mais aussi le développement des organes floraux. C'est typiquement le cas du maïs, incapable de rattraper par les pluies de septembre une sécheresse de juillet et août.
- D'autres ont de bien meilleures possibilités de rattrapage. Ce sont soit celles qui ont une floraison étagée, soit celles

C - L'EAU ET LA QUALITÉ DES PRODUCTIONS VÉGÉTALES

On sait par expérience et constatations empiriques que la qualité de la plupart des produits végétaux dépend d'une certaine sécheresse :

- Pour les betteraves, la teneur en sucre est meilleure s'il ne pleut pas trop, et les éleveurs savent bien que ces racines sont plus nutritives en années sèches. Pourtant l'eau peut améliorer la teneur en sucre comme l'indiquent les résultats d'essais d'irrigation de l'Institut Technique de la Betterave (tableau 7-30) ;
- pour les arbres fruitiers on cherche à obtenir des fruits dont la grosseur dépend davantage de la division des cel-

D - L'EAU ET LA QUALITÉ DES PRODUCTIONS ANIMALES

- 1 - Les productions fourragères sont très dépendantes du climat.

Lorsque l'on examine tous les facteurs qui peuvent faire varier le tonnage et les dates de pâture ou de récolte des fourrages, on s'aperçoit que c'est de loin l'influence de l'année, donc un certain type de climat, qui est responsable des plus grandes variations.

- 2 - Pourtant les productions animales sont beaucoup plus stables.

Les enregistrements du contrôle laitier et de croissance font souvent ressortir ces variations, mais d'une manière moins nette. Par exemple sur les chiffres de contrôle du département de Maine et Loire on ne décale pas ou très peu l'influence défavorable de la fameuse sécheresse de 1976, incidence pratiquement inapparente sur les résultats du contrôle laitier, et peu marquée pour le contrôle de croissance. Les animaux n'ont-ils pas accusé le coup cette année-là ? Cette moindre dépendance du bétail vis-à-vis du climat s'explique de plusieurs manières :

- d'abord par les efforts considérables des éleveurs pour compléter la production fourragère déficiente pendant la

dont on récolte non les graines mais des organes végétatifs. C'est le cas des betteraves sucrières ou fourragères, des choux fourragers et des plantes prairiales. L'arrêt de végétation lié à la sécheresse peut être suivi d'une bonne reprise de la croissance avec le retour des pluies.

D'où l'importance de l'enracinement :

- les Graminées à fort enracinement comme le dactyle résistent mieux à la sécheresse que les ray-grass à enracinement plus faible et qui se renouvelle chaque été ;
- le tournesol, par son puissant enracinement, les céréales d'hiver qui ont plus de temps que les céréales de printemps pour descendre profondément leurs racines, résistent mieux à la sécheresse.

Un enracinement qui dépend aussi de la structure du sol : les semelles limitant l'enracinement augmentent la sensibilité des cultures à la sécheresse.

hules que du grossissement de celles-ci. Or ce grossissement excessif qui nuit au goût et à la conservation déparade des irrigations tardives et des fortes fumures potassiques, le potassium diluant les cellules. D'où la recherche, par espèce, de périodes les plus favorables d'irrigation.

Pour la vigne, le rapport inverse de l'apport d'eau et de la qualité du vin semble couramment admis. Pourtant d'après les travaux de l'INRA la qualité dépend de l'interaction de nombreux facteurs : l'eau, le cépage, le sol, l'ensoleillement et la température, la surface foliaire donc les techniques de taille...

sécheresse : utilisation des stocks d'hiver, achat de compléments et de paille, la vente de bétail en surnombre ;

- ensuite par le rattrapage du déficit fourragère grâce à une fin d'été et un automne suffisamment pluvieux qui ont permis une végétation exceptionnelle ; l'un des effets de la sécheresse et de la chaleur a été la minéralisation plus intense des stocks humiques du sol ;
- mais aussi par la valeur fourragère supérieure du fourrage : une herbe moins aqueuse mais plus nutritive ;

3 - Des "crus" pour les productions animales

Les caractéristiques des sols donnent naissance à des crus de vins, de fruits, de légumes. Or l'eau est l'intermédiaire entre les sols et les productions végétales.

Et comme les productions animales sont issues des fourrages, les qualités des sols et des eaux peuvent donner des crus de lait, de fromages, et bien entendu de viandes.

Le savoir faire agricole, artisanal et industriel, soit aussi valoriser cette influence du terroir, qui permet de labelliser les fromages de pré-salé, les plus de 400 variétés de fromages, les viandes de veau, de bœuf et de volailles. Mais ce sont d'abord aux sols et aux eaux que l'on peut attribuer ces crus.

ALIMENTATION HYDRIQUE

L'eau et les plantes

Lelièvre, F.

Chapitre de l'ouvrage :

G. Grosclaude (1999), L'eau - Tome 1 - Milieu naturel et maîtrise. INRA Editions (pp. 137-157).

L'eau et les plantes

François Lelièvre

La vie est apparue dans l'eau. Puis, les êtres vivants se sont adaptés hors des milieux aquatiques, mais l'extraordinaire diversification des espèces sur les continents au cours de l'évolution n'a pas conduit à des formes de vie active en l'absence totale d'eau. Les êtres vivants, végétaux et animaux, ont conservé dans leurs fonctions essentielles la mémoire de leur milieu aquatique originel : ils ne croissent et ne se multiplient qu'en milieu fortement hydraté, et meurent s'ils se déshydratent. Les espèces qui se sont développées dans les milieux désertiques ont dû mettre en œuvre des systèmes extraordinairement ingénieux pour capter et économiser l'eau, qui reste nécessaire à leur survie.

Les fonctions de l'eau dans la plante

L'eau est un élément constitutif essentiel des tissus végétaux vivants

La teneur en eau de la plupart des plantes se situe entre 50 % et 90 % de leur poids. Si elles se déshydratent au-dessous d'un seuil voisin de 50 %, elles meurent, mais il y a des exceptions remarquables. Certains lichens et certaines mousses supportent une déshydratation quasi-complète sans dommage, les fragments secs étant une forme de dissémination privilégiée avec le vent. Chez les plantes supérieures, le stade particulier de développement qui assure la multiplication-dissémination (embryon en vie ralentie contenu dans les semences) accepte aussi la déshydratation. Enfin quelques espèces des déserts d'Afrique du Sud et d'Australie, appelées *plantes à résurrection*, ont la propriété de pouvoir supporter une déshydratation complète à l'état végétatif sans altération des tissus ; leurs feuilles et leurs tiges se réhydratent et redeviennent fonctionnelles lorsqu'une pluie se produit. Ces exceptions sont étudiées par les scientifiques pour comprendre les mécanismes que peut mettre en jeu le règne végétal au niveau de la cellule, des tissus, et de la plante entière, pour supporter la déshydratation.

L'eau a un rôle mécanique : la pression interne aux cellules permet leur extension, la pénétration des racines dans le sol et le port des plantes

La cellule végétale est entourée d'une paroi pectocellulosique relativement rigide, doublée à l'intérieur d'une membrane souple, la membrane plasmique.

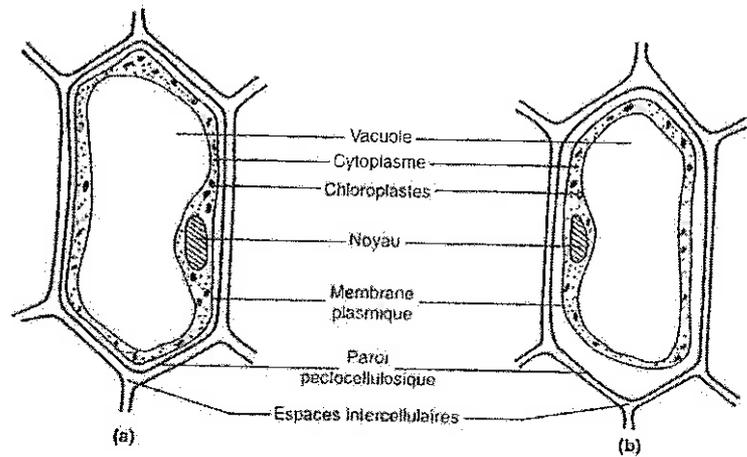


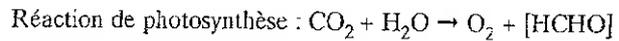
Fig. 8.1. Schéma en coupe d'une cellule végétale normale (a), en plasmolyse (b).

Celle-ci entoure le contenu cellulaire : le noyau, le cytoplasme (renfermant les chloroplastes et d'autres organites), et la vacuole qui occupe l'essentiel du volume (fig. 8.1). La photosynthèse et le métabolisme interne à la cellule maintiennent dans le contenu cellulaire une concentration élevée en sucres et divers solutés, qui crée une pression interne, appelée *pression ou potentiel de turgescence*. Cette pression colle la membrane plasmique à la paroi et augmente la rigidité de cette dernière. Dans les jeunes cellules en croissance, la paroi est peu épaisse et souple : la pression de turgescence tend à l'étendre (comme un ballon gonflé), ce qui est une condition obligatoire pour permettre la croissance. C'est aussi la somme de la pression de turgescence de toutes les cellules en croissance qui permet aux plantes de percer la surface du sol pour germer et aux racines de pénétrer en profondeur dans le sol. Cette pression permet le maintien du port des organes dépourvus de tissus de soutien comme les feuilles et les parties en croissance. Lorsque la plante se déshydrate, la vacuole perd de l'eau et se rétracte (fig. 8.1). La membrane plasmique tend à se détacher de la paroi et la pression sur celle-ci s'annule : les jeunes cellules ne peuvent plus grandir. Puis toutes les cellules perdent leur rigidité et les feuilles flétrissent.

L'eau alimente (avec le gaz carbonique) la réaction de photosynthèse qui fabrique les constituants organiques des plantes

En dehors de l'eau, les tissus végétaux contiennent un ensemble de composés constituant leur matière sèche : ce sont principalement des matières organiques (cellulose, lignine, amidon, glucose, saccharose, chlorophylle, acides aminés, enzymes, etc.), et un peu de matières minérales. Malgré leur diversité, les matières organiques sont élaborées essentiellement avec trois éléments chimiques : du carbone (C), de l'hydrogène (H) et de l'oxygène (O). Ces trois

éléments constituent environ 94 % de la matière sèche végétale (tabl. 8.1). C'est leur mode d'assemblage et la présence éventuelle d'autres éléments chimiques en très faible quantité qui donne la variété des molécules organiques. Ils sont fixés lors du processus de la photosynthèse qui se déroule dans les chloroplastes des cellules foliaires (fig. 8.1). Ceux-ci contiennent de la chlorophylle qui capte l'énergie lumineuse pour dissocier les molécules d'eau (H_2O) et de gaz carbonique (CO_2) qu'elles transforment en oxygène (O_2) libéré dans l'air, et en composés organiques (HCHO) utilisés pour la croissance :



L'eau utilisée est absorbée dans le sol par les racines et transportée vers les feuilles, tandis que le gaz carbonique est absorbé dans l'air par les feuilles. La photosynthèse élimine le gaz carbonique de l'air et produit l'essentiel de la matière sèche (MS) constitutive des plantes. Cette « usine naturelle » a une capacité de production considérable. Sous nos climats tempérés, les couverts végétaux fabriquent entre 6 et 18 tonnes de MS/ha/an. A la période la plus favorable (mai-juillet), la croissance journalière peut dépasser 150 kg MS/ha/jour. En France, 500 à 600 millions de tonnes de matière sèche (MtMS) de produits organiques sont ainsi élaborés chaque année. Environ la moitié est exploitée par les agriculteurs et les forestiers :

- 100 à 150 MtMS constituent la matière sèche des fourrages verts consommés directement par les animaux ; compte tenu de la teneur en eau de l'herbe (70-90 %), ces animaux ingurgitent en réalité 4 à 5 fois cette masse ;

Tableau 8.1. Les éléments chimiques composant la matière sèche végétale, et leur origine

Classe	Éléments		Quantité obtenue par hectare annuel	
	Sym.	% de la masse	% de la masse	kg/ha/an
Éléments majeurs provenant de la photosynthèse	carbone (C)	40 à 45		4400
	oxygène (O)	40 à 45		4400
	hydrogène (H)	5 à 7		600
	Total	environ 94 %		environ 9 400
Éléments majeurs provenant de l'absorption minérale	azote	1 à 4		100 à 400
	potassium	0,2 à 4		20 à 400
	calcium	0,1 à 3		10 à 300
	magnésium	0,1 à 1		10 à 100
	phosphore	0,1 à 1		10 à 100
	soufre	0,1 à 1		10 à 100
	sodium	0,01 à 0,05		10 à 50
	chlore	0,01 à 0,1		1 à 10
Total	5 à 6 %		environ 600	
Éléments mineurs ou oligo-éléments, provenant de l'absorption minérale	fer	0,01 à 0,03		1 à 3
	bore	0,001 à 0,05		0,1 à 5
	manganèse	0,001 à 0,05		0,1 à 5
	zinc	0,001 à 0,01		0,1 à 1
	cuivre	0,001 à 0,005		0,1 à 0,5
	molybdène	moins de 0,001		moins de 0,1
Total	environ 0,1 %		environ 10	

* pour un hectare produisant 10 tonnes de matière sèche par an

- 60 à 80 MtMS sont récoltés sous forme de grains secs (blé, maïs, tournesol...);
- 10 à 20 MtMS dans des produits hydratés consommés directement ou après transformation industrielle : racines (betterave sucrière, carottes), tubercules (pomme de terre), feuilles (salades, choux) et fruits (tomate, pomme, raisin);
- 30 à 40 MtMS de bois exploité;
- les 200 à 300 MtMS restants (racines, chaumes, pailles et rafles, feuilles sèches, bois mort) entrent dans le cycle de décomposition de la matière organique et de l'humification des sols.

L'eau est le milieu dans lequel s'effectuent l'absorption minérale, les transports et les réactions chimiques chez les végétaux

L'eau milieu d'absorption des éléments minéraux

En dehors des éléments C, H, et O, quatorze autres éléments chimiques sont nécessaires aux plantes (tabl. 8.1). Ils constituent au total environ 6 % de la matière sèche, ce qui ne représente que quelques centaines de kg/ha/an. On distingue les *éléments majeurs* intervenant chacun pour au moins 0,1 % de la matière sèche végétale, et les *éléments mineurs* (ou *oligo-éléments*) qui n'interviennent qu'en quantité infinitésimale (0,001 à 0,05 %), mais qui sont cependant absolument nécessaires pour la synthèse et le transport des composés vitaux.

La présence d'eau dans le sol est nécessaire à l'absorption des minéraux car celle-ci ne peut se réaliser que dans la phase liquide, appelée solution du sol. L'eau dissout en petite quantité les éléments chimiques constitutifs de la fraction solide du sol, ces formes dissoutes étant appelées des *ions* car ils portent des charges électriques. On les classe en deux catégories : les *cations* qui portent des charges positives (ex. : l'ammonium NH_4^+ , le calcium Ca^{++} , le potassium K^+ , le sodium Na^+ , etc.) et les *anions* qui portent des charges négatives (ex. : le nitrate NO_3^- , le phosphate H_2PO_4^- , le chlorure Cl^- , etc.). La composition de la solution du sol dépend de la proportion des ions fixés sur les particules d'argile et de matière organique formant le « complexe absorbant du sol », proportion qui dépend elle-même largement de la composition de la roche d'origine et des apports de fertilisants qui ont été faits par l'homme.

L'absorption minérale par les plantes est un mécanisme actif et sélectif ; les ions étant absorbés dans la proportion demandée par le métabolisme. Les ions sont entraînés dans le flux de solution créé par l'absorption vers chaque racine. Certains sont en très faible concentration dans la solution. De plus, la plupart d'entre eux ont leur déplacement ralenti par des liaisons électrostatiques avec les constituants solides du sol, de sorte qu'ils se déplacent vers les racines moins vite que l'eau dans laquelle ils sont dissous. Autour de chaque racine, il y a donc un appauvrissement rapide de la solution du sol en éléments fortement demandés par le métabolisme, surtout s'ils sont peu concentrés et peu mobiles dans la solution (ex. : l'ion phosphate H_2PO_4^-). Il faut une

croissance continue des racines (augmentation de la densité racinaire, ou longueur totale des racines par unité de volume de sol), pour permettre aux plantes de s'approvisionner en minéraux nécessaires à leur croissance.

La croissance est optimale quand la solution du sol est relativement concentrée en ions nécessaires aux plantes. Or elle est naturellement peu concentrée et souvent déficitaire en l'un ou l'autre des éléments. La fertilisation pratiquée par les jardiniers et les agriculteurs, qu'elle soit organique ou minérale, n'a d'autre but que de corriger la solution du sol pour optimiser la croissance des cultures. Mais en élevant la concentration, on accroît le risque de voir, lors de pluies abondantes, des quantités importantes d'ions entraînées en profondeur hors de portée des racines, vers les nappes phréatiques. Le problème est crucial pour l'ion nitrate (NO_3^-) qui est pratiquement libre de toute liaison avec les particules de sol et donc très mobile avec les flux d'eau. Ces risques ont été sous-évalués dans les années 60-70 quand s'est développée l'utilisation intensive des fertilisants chimiques. Aujourd'hui, on établit de nouvelles règles de fertilisation dont un des principes est d'appauvrir la concentration de la solution du sol en nitrates aux périodes où des quantités d'eau significatives sont drainées, en automne-hiver surtout : on limite les apports d'engrais azotés à ces périodes, et on pratique si nécessaire des cultures intercalaires qui absorbent les nitrates résiduels.

L'analyse chimique de la composition des végétaux a permis, en dissolvant dans l'eau des quantités adéquates de minéraux, de constituer des « solutions nutritives » dans lesquelles les plantes poussent de façon optimale. Ces *cultures hydroponiques* sont couramment utilisées au laboratoire, mais aussi en production légumière ou florale « hors-sol » sous serre.

L'eau milieu de transport des éléments minéraux et des composés organiques élaborés

Les éléments minéraux absorbés sont transportés depuis les racines vers les parties aériennes sous forme ionique diluée dans le flux d'eau : c'est la *sève brute*. Elle circule des racines vers les feuilles dans les vaisseaux conducteurs du *xylème*, constitués à partir de files de cellules qui ont perdu leur cloisonnement entre elles et leur contenu cellulaire. Ce sont donc des tissus morts, inertes, et ce transport est physiologiquement passif.

Les molécules organiques issues de la photosynthèse et du métabolisme doivent être transportées vers les lieux d'utilisation, principalement les organes en croissance (jeunes feuilles, extrémités des tiges et racines) et les organes d'accumulation (grains, fruits, tubercules). Ce transport de produits élaborés s'effectue dans le flux de *sève élaborée*, circulant dans des vaisseaux du *phloème*, constitués de cellules vivantes séparées par des parois discontinues et dont le cytoplasme communique. Ce transport est physiologiquement actif.

L'eau régule la température des tissus végétaux

Sous nos climats, ce rôle est surtout important en milieu de journée en été. L'énergie incidente (rayonnement solaire) arrivant sur les feuilles est alors à son maximum, ce qui tend à augmenter de plusieurs degrés la température

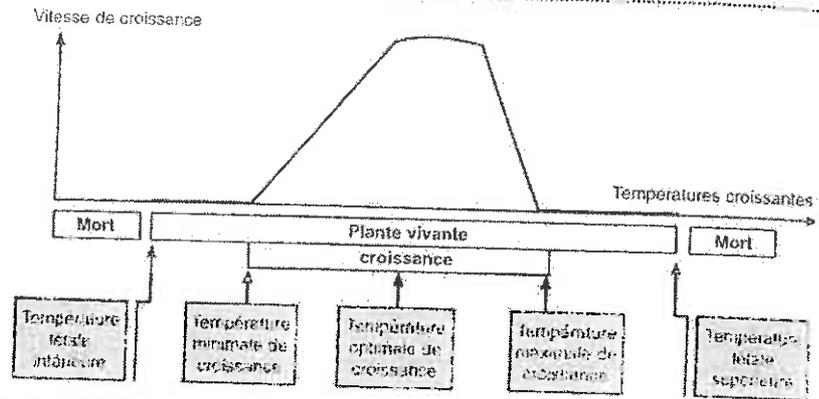


Fig. 8.2. Définition des températures remarquables pour la croissance d'une espèce.

des feuilles par rapport à celle déjà élevée de l'air environnant. L'évaporation de l'eau à leur surface limite l'échauffement. Ainsi, la température foliaire se maintient au niveau de celle de l'air, parfois quelques degrés au-dessous, donc proche de l'optimum de croissance (fig. 8.2). Sans cette régulation, la température foliaire atteindrait fréquemment autour de midi en été des valeurs de 30 °C à 40 °C, alors que la plupart des végétaux des régions tempérées ont une croissance optimale entre 18 et 28 °C, ralentie ou arrêtée par les températures élevées (28 à 35 °C). L'échauffement excessif des tissus est donc une conséquence importante de la sécheresse. Cette régulation thermique est moins importante pour les plantes d'origine tropicale, dont certaines ont été acclimatées en culture d'été dans nos pays (maïs, sorgho, tournesol, riz, tomate, haricot, agrumes) car leur optimum de croissance se situe entre 25 et 35 °C selon les espèces.

Le fonctionnement hydrique des couverts végétaux

Le bilan d'énergie à la surface du sol détermine l'évapotranspiration

Le soleil émet de l'énergie sous forme d'un rayonnement, dont une partie est réfléchi par l'atmosphère et une partie arrive au sol. Cette *énergie incidente, ou rayonnement global incident (RGI)*, est d'autant plus élevée que le rayonnement solaire arrive perpendiculairement à l'atmosphère et au sol, et que l'air est clair. Il est donc fonction de la latitude, de la saison, de l'heure de la journée (maximum au midi solaire, faible le matin et le soir, nul la nuit), et de la clarté de l'air (présence ou non de nuages). En arrivant au sol, le RGI est pour partie réfléchi dans l'atmosphère, et pour partie absorbé par la couverture du sol, selon la nature de celle-ci : la neige n'absorbe que 20 %, l'eau 95 %, les couverts végétaux 80 à 90 %.

Si le sol est nu et sec, l'énergie absorbée est transformée en chaleur. S'il est humide, cette énergie est en grande partie consommée par l'évaporation de l'eau, qui est une réaction très consommatrice d'énergie (il faut 600 calories pour vaporiser un gramme d'eau). La part d'énergie transformée en chaleur étant réduite, le réchauffement est plus lent.

S'il y a une couverture végétale, ce sont les feuilles qui reçoivent et absorbent le rayonnement. Comme elles sont constituées de 70 à 90 % d'eau et en contact étroit avec l'atmosphère, le couvert tend à se comporter comme une surface d'eau libre (lac, rivière) : son évaporation est du même ordre de grandeur, à condition que les feuilles soient réalimentées en eau en continu pour compenser les pertes. *L'évaporation foliaire est appelée transpiration. Elle consomme 2/3 de l'énergie absorbée par les feuilles, environ 1/3 étant transformé en chaleur, et une très petite partie (0,5 à 3 %) captée par la chlorophylle pour la photosynthèse.*

Le feuillage n'absorbant pas la totalité du RGI, une partie parvient au sol où il provoque aussi de l'échauffement et de l'évaporation. *La somme de la transpiration des plantes et de l'évaporation directe par le sol sur une surface portant un couvert végétal est appelée évapotranspiration (abréviation ET).* On la mesure en m³/ha ou en hauteur d'eau (mm). Une ET de 5 mm par jour, courante en juillet-août, correspond à 50 m³/ha d'eau vaporisée dans la journée (0,005 m × 10 000 m²). Quand le couvert végétal est dense, l'énergie parvenant au sol est faible et l'ET est presque exclusivement constituée de la transpiration foliaire. Mais sur de jeunes cultures qui ne couvrent pas complètement le sol, la part de l'évaporation directe du sol dans l'ET est plus importante (voir p. 161).

Le système de circulation liquide des plantes est donc un système ouvert, contrairement à celui des animaux. Son moteur est l'énergie solaire absorbée par les feuilles.

La circulation de l'eau dans l'ensemble sol-plante-atmosphère

Les stomates, lieu de communication contrôlé entre l'atmosphère et la plante

Les plantes échangent des gaz avec l'atmosphère : entrée de CO₂, sortie d'oxygène et d'eau vapeur. Ces échanges se font au niveau des feuilles par des pores qui parsèment l'épiderme, appelés *stomates*. Un stomate est une petite cavité (méat ou chambre stomatique) remplie d'air qui est au contact des tissus internes de la plante (fig. 8.3). L'atmosphère de la chambre sous-stomatique peut se renouveler avec l'extérieur par un passage (*l'ostiole*) entouré de deux cellules dites « de garde » en forme de rein et accolées. En fonction de stimuli externes ou internes à la plante, la pression de turgescence des deux cellules de garde est modifiée : si leur turgescence est positive, elles prennent leur forme de rein et le stomate est ouvert. Si leur turgescence baisse, elles s'aplatissent et le stomate se ferme.

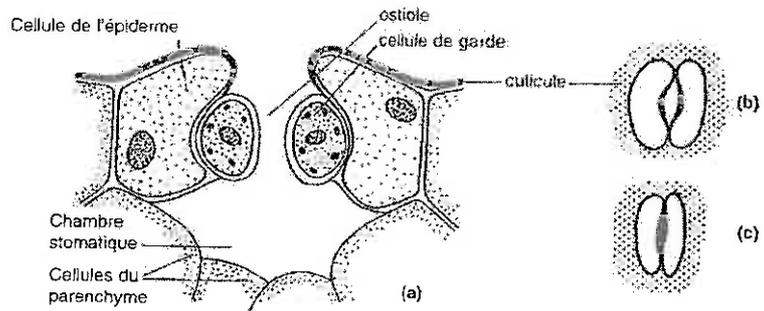


Fig. 8.3. Schéma d'un stomate en coupe (a), vu de dessus (b) et fermé (c).

La taille et la densité des stomates varie beaucoup d'une espèce à l'autre (tabl. 8.2). Ils couvrent entre 0,1 et 5 % de la surface des feuilles. Généralement, il y en a davantage sur la face inférieure que sur la face supérieure, qui peut en être dépourvue. Les plantes cultivées, sélectionnées par l'homme pour leur forte croissance, donc pour leur forte capacité à fixer du CO_2 , ont en général une densité stomatique importante sur les deux faces. Les plantes des milieux secs en ont souvent moins, surtout à la face supérieure, et ont en parallèle une capacité de croissance plus faible. Le reste de la surface des feuilles est constitué d'un épiderme recouvert d'une cuticule cireuse, qui a une épaisseur et une imperméabilité à l'eau et aux gaz variables selon les espèces. Son épaisseur est faible chez beaucoup d'espèces des régions humides ; dans ce cas, une partie des échanges gazeux se fait directement par diffusion à travers l'épiderme. La transpiration foliaire a donc deux composantes : la transpiration stomatique et la transpiration cuticulaire. La seconde est toujours faible comparée à la première ; elle est nulle chez les plantes à cuticule épaisse (feuilles cireuses). Chez les plantes qui ont une

Tableau 8.2. Densité de stomates sur les feuilles de quelques espèces

Espèce végétale	Nombre de stomates par mm^2	
	face supérieure	face inférieure
tomate	15	130
maïs	50	70
blé	35	15
tournesol	170	320
luzerne	170	140
pomme de terre	50	160
dahlia	25	30
pommier	0	300
peuplier	20	115
chêne rouvre	0	450
houx	0	170
lierre	0	350

transpiration cuticulaire, la fermeture des stomates n'arrête donc pas complètement la transpiration : elles ont tendance à se faner rapidement si elles sont soumises à une sécheresse.

La circulation de l'eau du sol à l'atmosphère à travers la plante

Deux théories se complètent pour expliquer cette circulation verticale : l'effet du *potentiel hydrique* et de la *tension-cohésion* de l'eau dans les vaisseaux conducteurs.

Dès que l'eau se lie à un corps, elle acquiert une certaine énergie de liaison, appelée *potentiel hydrique* (P). Un potentiel nul correspond à l'eau libre (eau douce liquide), ou encore à la vapeur d'eau dans l'air quand elle est saturante (hygrométrie de 100 %). Le potentiel est l'énergie qu'il faut pour amener un volume d'eau liée à l'état d'eau libre. Il a la dimension d'une pression, et on l'exprime dans l'unité internationale de pression, le Pascal (Pa) ou ses multiples, le kiloPascal (1 kPa = 10^3 Pa) ou le mégaPascal (1 MPa = 10^6 Pa). On utilise aussi le bar (1 bar = 10^5 Pa). Par définition, il a des valeurs négatives.

Par analogie avec la circulation des courants électriques, la circulation de l'eau se fait sous l'effet de différences de potentiel hydrique (ΔP). Elle rencontre des résistances R . Si s est la section du conducteur, le débit d'eau entre deux points est :

$$Q = s (\Delta P/R)$$

et le flux est :

$$F = Q/s = \Delta P/R$$

Toute différence de potentiel hydrique ΔP , aussi appelée *force de succion*, provoque un déplacement d'eau, toujours dans le sens des potentiels décroissants, c'est-à-dire des états où l'eau est faiblement liée vers ceux où elle est fortement liée. Les plantes étant des conducteurs hydrauliques, sont traversées par un flux d'eau qui est fonction de la différence de potentiel hydrique entre les deux extrémités du système : le potentiel du sol au contact des racines (P_s) et le potentiel de l'air au contact des feuilles (P_a).

Dans un sol humide portant une culture en bon état, l'eau est proche de l'état libre, peu liée aux particules et peu concentrée en ions (P_s se situe entre 0 et -1 bar, voir fig. 4.2). Si le couvert a une transpiration importante, le sol va se dessécher progressivement au voisinage des racines, l'eau restante va être liée de plus en plus fortement au sol (P_s diminue), l'absorption devient difficile et ralentit. Le débit à travers le couvert va diminuer, et quand il va être insuffisant pour compenser la transpiration, les plantes vont fermer leurs stomates pour limiter la déshydratation, ce qui revient à augmenter R et à diminuer s dans les expressions de Q et F ci-dessus. Le dessèchement du sol peut néanmoins se poursuivre lentement à cause de l'évaporation directe sol-atmosphère et de la transpiration cuticulaire. Quand P_s atteint -16 bars environ, le passage de l'eau vers les racines devient très lent, ou ne se fait plus : la plante flétrit et meurt. *Le potentiel hydrique du sol au-dessous duquel les plantes ne peuvent plus absorber l'eau est peu différent pour beaucoup d'espèces : cette limite ($P_s \approx -16$ bars) est appelée « point de flétrissement permanent ».* Au champ, les plantes exploitent l'eau retenue sur 0,50 à 1,50 m de

profondeur, qui représente une réserve de plusieurs centaines de mètres-cubes d'eau par ha. L'ET journalière ne représentant que quelques % de cette réserve, le dessèchement du sol est lent : P_s varie donc lentement.

Le potentiel hydrique P_a de l'air subit par contre des variations rapides. Il décroît considérablement dès que l'air s'assèche un peu. Par exemple à 20 °C : si l'humidité relative est de 100 % (air saturé en eau, début du brouillard), P_a est nul ; mais il passe à -15 bars pour une hygrométrie de 99 %, à -150 bars pour une hygrométrie de 90 % et à -1 000 bars pour une hygrométrie de 50 %. *On est pratiquement toujours en situation où $P_a < P_s$; au travers de la plante, l'eau circule donc du sol vers l'atmosphère (transpiration).*

A l'échelle de la journée, le potentiel hydrique du sol P_s varie peu, alors que P_a varie rapidement : ce sont les variations de P_a qui déterminent les variations de la grandeur $P_s - P_a$. S'il est faible, la transpiration est faible : c'est le cas toute la journée en hiver, ainsi que le soir, la nuit et tôt le matin en été. Quand P_a décroît au cours de la matinée en été, le flux d'eau augmente rapidement, et l'absorption racinaire peut devenir insuffisante.

Les lois physiques que nous venons de décrire ne s'appliquent que s'il y a continuité de la conduction hydrique dans l'ensemble sol-plante-atmosphère, autrement dit si les « colonnes d'eau » dans les vaisseaux du xylème restent en charge depuis les extrémités racinaires jusqu'à la feuille, même à de fortes pressions. Le maintien en charge est assuré par les forces capillaires dans les micropores des tissus foliaires (parenchyme). A ce niveau, autour des chambres sous-stomatiques, l'eau transpirée passe à l'état de vapeur, ce qui provoque le retrait de l'eau liquide dans les micropores du parenchyme. Elle y est soumise à des forces capillaires élevées, car les interfaces air-eau sont des ménisques à très petit rayon de courbure : la tension de surface F suit la loi de Jurin ($F = 2\sigma/r$, σ étant la tension superficielle de l'eau et r le rayon de courbure du ménisque). Cette tension F permet le maintien en charge de la sève brute dans les conducteurs du xylème et sa « traction » contre la pesanteur jusqu'au sommet des plantes (jusqu'à 100 m pour les grands arbres). Un stress hydrique fort ou le gel peuvent créer des entrées d'air dans les vaisseaux (ou *embolies*) qui ne pourront être maintenus en charge. On peut réellement dire que les vaisseaux « claquent » puisqu'on étudie ce phénomène avec des appareils d'enregistrement des sons. L'accident est plus ou moins réversible selon l'espèce et la durée des conditions défavorables.

La régulation stomatique de la transpiration

Si le débit à la sortie (feuilles) devient plus important qu'à l'entrée (racines), la plante commence par compenser en cédant un peu de son eau. La faible diminution de diamètre des tiges et des troncs qui en résulte est exploitée en pratique dans certains systèmes d'irrigation automatisés : sa mesure avec des capteurs de déplacement sensibles déclenche l'arrosage « à la demande des plantes ». Mais la déshydratation serait rapide si cette réponse passive n'était pas vite relayée par une parade active : c'est la *régulation stomatique (ouverture et fermeture des stomates)*. On a vu précédemment que le mécanisme d'ouverture-fermeture est physiquement simple, basé sur l'ajuste-

ment de turgescence des cellules de garde. Mais sa commande est très complexe et encore imparfaitement connue. L'ajustement se réalise par un transport actif de solutés actionné sous l'effet de trois stimuli externes :

- le potentiel hydrique du sol ;
- l'intensité du rayonnement reçu par la plante ;
- l'humidité relative de l'air (son niveau d'hygrométrie) au voisinage des stomates ; la turbulence de l'air est importante car s'il est calme, il se crée à la surface des feuilles une couche-tampon dont l'humidité relative est très supérieure à celle de l'air environnant à cause de la transpiration, ce qui favorise l'ouverture maximale, avantage qui disparaît s'il y a du vent.

Le fait que la plante ajuste l'ouverture des stomates en fonction du potentiel hydrique du sol suppose qu'il y ait une transmission de l'information des racines vers les feuilles. Au moins deux voies sont impliquées dans la transmission du message :

- *voie hydraulique, par le potentiel hydrique (ou tension) de l'eau circulant dans le xylème de la plante.* Comme il se transmet quasi-instantanément des racines aux feuilles, cette voie permet une réponse très rapide. Si le potentiel baisse trop, la fermeture est actionnée ;
- *voie hormonale par la concentration en ABA (acide abscissique) dans la sève brute :* l'ABA est une hormone, dont la synthèse est stimulée dans les racines au contact de zones de sol sec. Cette synthèse, plus la diminution du flux d'eau, augmentent la concentration en ABA dans la sève brute circulant vers les feuilles. L'ABA stimule la fermeture des stomates, ainsi que la sénescence et la chute (« abscission ») des vieilles feuilles, qui jaunissent et tombent plus vite chez les plantes soumises à la sécheresse.

Le cycle journalier et saisonnier des phénomènes

La nuit, en l'absence d'énergie solaire pour assurer les réactions d'ouverture, les stomates se ferment. La surface de la terre, qui ne reçoit plus d'énergie, se refroidit ainsi que l'air proche du sol. L'humidité relative de l'air augmente et peut atteindre 100 % en fin de nuit avec formation de rosée : P_a est élevé (proche de 0) et la transpiration nocturne est nulle ou faible. Cependant, en été si l'air est sec et s'il y a du vent, une transpiration cuticulaire significative peut se maintenir la nuit.

Au lever du soleil les stomates s'ouvrent. Le rayonnement incident augmente ainsi que la température de l'air, ce qui diminue son humidité relative : le potentiel hydrique de l'air P_a s'abaisse, ce qui accroît la transpiration. Si la culture est bien alimentée en eau, la régulation stomatique n'intervient pas, et l'ET est maximale autour du midi solaire. Par belle journée en été, elle peut alors atteindre 1 mm/heure (soit 10 m³/ha/heure). Dans l'après-midi, l'ET chute progressivement et redevient très faible après le coucher du soleil. L'ET cumulée d'une belle journée d'été atteint sous nos climats 4 à 7 mm/jour (40 à 70 m³/ha/jour).

Par temps pluvieux et frais en été, le rayonnement incident est réduit, l'hygrométrie peut rester entre 90 et 100 %, et P_a reste à des valeurs faibles (de -10 à -100 bars). L'ET ne reprend que lentement dans la matinée et

peut ne pas dépasser 0,1 à 0,2 mm/h à midi. L'ET cumulée de la journée sera donc 5 à 10 fois plus faible que s'il fait beau (de l'ordre de 0,5 à 1,5 mm/jour).

En hiver, le rayonnement incident est faible, la température de l'air est basse et son hygrométrie reste élevée: l'ET est faible et n'est significative que durant quelques heures en milieu de journée. Elle ne dépasse pas 1 mm/jour dans les plus belles journées et 0,1 mm/jour dans les journées humides (respectivement 10 et 1 m³/ha/jour).

Alimentation hydrique et croissance

La croissance, qui est le résultat du grandissement des cellules des zones en croissance, ne peut se faire que sous deux conditions : si le contenu cellulaire exerce une pression (ou potentiel) de turgescence positive sur les parois des cellules, et si parallèlement il y a un apport d'hydrates de carbone (HCHO venant de la photosynthèse) pour « construire » l'extension de la paroi ainsi permise. On montre que la relation suivante est toujours vérifiée :

$$P = P_o + P_t, \quad \text{soit encore} \quad P_t = P - P_o$$

où

- P_t est le potentiel de turgescence cellulaire ;
- P est le potentiel de l'eau circulant dans la plante (négatif) ;
- P_o est le potentiel de l'eau dans la cellule ou potentiel osmotique cellulaire, créé par la concentration en solutés divers dans la vacuole de la cellule en croissance. P_o est donc négatif comme P , et varie dans le même sens que P (la perte d'eau augmente la concentration en sucres et solutés divers dans la cellule, et *vice versa*), mais pas à la même vitesse.

En alimentation hydrique optimale, la photosynthèse et l'ensemble du métabolisme de la plante concentrent dans les cellules divers solutés nécessaires à la croissance, et P_o est inférieur à P , ce qui permet la croissance ($P_t > 0$), et une entrée d'eau régulière dans la cellule (sens des potentiels décroissants) au fur et à mesure de sa croissance (fig. 8.1a). Mais si P vient à diminuer rapidement sous l'effet d'une transpiration supérieure à l'absorption, P devient inférieur à P_o . P_t devient négatif, et le déplacement d'eau change de sens, allant de l'intérieur vers l'extérieur des cellules. Le contenu de la vacuole se rétracte et la membrane plasmique tend à se décoller de la paroi pecto-cellulosique : on dit qu'il y a plasmolyse (fig. 8.1b). L'extension des parois n'étant plus assurée, la croissance n'est plus possible, même s'il y a des hydrates de carbone disponibles. S'il y a irrigation ou si la demande climatique diminue, P augmente à nouveau, on retrouve $P > P_o$ et la croissance peut reprendre.

De nombreux résultats expérimentaux ont montré que lors d'une sécheresse, la limitation de la croissance par la réduction de turgescence intervient avant la réduction de la photosynthèse par la fermeture stomatique. Au début des périodes de sécheresse, les plantes ont donc tendance à accumuler des produits de la photosynthèse non utilisés : sucres solubles et leurs polymères comme les fructanes. Cette accumulation participe à l'*ajustement osmotique*. En effet, en réaction à la sécheresse, certaines espèces ont tendance à abaisser fortement leur P_o en concentrant dans leurs cellules des produits à fort

pouvoir osmotique, c'est-à-dire qui se lie fortement à l'eau : des sucres issus de la photosynthèse (glucose, sucrose, fructanes,...), des ions (K^+ , Ca^{++}), et d'autres composés. *Le mécanisme d'ajustement osmotique est très important pour l'adaptation à la sécheresse car les espèces qui ajustent fortement leur Po ont un double avantage : leur croissance se maintient mieux et elles se déshydratent moins vite.*

Alimentation hydrique et production agricole

Évapotranspiration potentielle (ETp), maximale (ETm) et réelle (ET)

L'évapotranspiration « potentielle » (ETp) et l'évapotranspiration « maximale » (ETm) sont définies au chapitre sur l'irrigation (voir p. 161). L'évapotranspiration effective ET (aussi appelée « réelle », ETR) ne peut pas dépasser la valeur maximale (ETm) qui est par définition celle de la même culture bien alimentée en eau et ayant la croissance optimale. *On dit que l'ETm représente les besoins en eau de la culture.* Elle se définit par espèce en fonction du stade de développement. C'est une référence essentielle pour conduire l'irrigation des cultures.

Les cultures d'été en croissance (prairies, maïs, tournesol, betterave,...) représentent (racines incluses) par ha 5 à 15 t de MS (matière sèche) et 15 à 60 t (m^3) d'eau constitutive. Par belle journée d'été, leur croissance est de 100 à 200 kg MS/ha/jour, alors que leur ETm (ET sans contrainte) est de 4 à 6 mm/jour (40 à 60 m^3 /ha/jour). L'ET représente donc chaque jour : 1 à 5 fois le poids d'eau constitutive, 4 à 12 fois le poids de matière sèche présent, 200 à 600 fois le gain journalier de MS.

Selon les régions françaises, l'ETm cumulée en 150 jours de mai à septembre varie de 400 à 700 mm (4 000 à 7 000 m^3 /ha). C'est presque partout supérieur aux pluies de la période. Pour satisfaire leurs besoins et produire à l'optimum, les cultures doivent puiser le complément dans la réserve en eau stockée dans le sol en hiver et au printemps. Dans beaucoup de régions, c'est insuffisant et l'irrigation est souvent nécessaire pour maintenir la croissance optimale en été.

Réponse des cultures à la sécheresse

Une sécheresse peut être définie comme une période pendant laquelle un couvert végétal ne peut satisfaire ses besoins en eau (ETm). La croissance est alors ralentie par le cumul de la baisse de turgescence des cellules et de la fermeture stomatique qui réduit la photosynthèse. S'y ajoute la réduction de l'interception de la lumière par diminution de la surface foliaire, résultant de la réduction de surface des nouvelles feuilles et de la sénescence accélérée des plus anciennes. Cet effet se prolonge bien au-delà de la période sèche (arrière-effet). La sécheresse étant un phénomène progressif, on peut distinguer :

– *une phase d'installation de la sécheresse* : au départ, les conditions défavorables à la croissance (potentiel de turgescence négatif et fermeture des stomates) ne se produisent que pendant quelques heures en milieu de journée. Les plantes continuent de pousser le matin, l'après-midi, ainsi que la nuit en utilisant les produits de la photosynthèse stockés pendant la journée. Au fil des jours, les périodes journalières favorables vont se réduire, se limiter autour du lever du soleil, puis devenir nulles. Tant que la sécheresse n'est pas trop sévère, la chronologie du développement (rythme d'émission des feuilles et des organes reproducteurs) est sauvegardée, mais les organes formés sont petits et deviennent rapidement sénescents. Pendant cette phase, beaucoup d'espèces ont une croissance racinaire qui se maintient mieux que la croissance aérienne, car la turgescence se maintient mieux dans les zones du sol les plus humides, à la base du front racinaire. La sénescence des vieilles feuilles s'accélère par rapport au rythme normal, puis l'émission de nouveaux organes est elle-même bloquée ;

– *une phase de survie*, pendant laquelle la croissance n'est plus possible, à aucun moment de la journée, pas même au niveau racinaire. La sénescence aérienne se poursuit, puis les racines les plus fines se dessèchent. L'ET devient très faible. Progressivement, le métabolisme est affecté, et les plantes finissent par mourir. La vitesse de cette évolution varie beaucoup d'une espèce à l'autre. Certaines ont une durée de survie de quelques heures, d'autres peuvent survivre plusieurs mois dans un état de vie ralentie, qu'on dit quiescent ou dormant.

Les plantes répondent donc à la sécheresse par une forte réduction de surface foliaire et du rapport entre l'appareil aérien (qui transpire) et l'appareil souterrain (qui absorbe l'eau). Cette plasticité de la croissance-sénescence, qui permet de modifier les surfaces d'échange selon un ordre précis au fur et à mesure de l'évolution des ressources hydriques, constitue le mécanisme d'adaptation à la sécheresse le plus général. Il tend à sacrifier les organes les plus anciens non essentiels pour continuer le cycle, et à sauvegarder les organes nécessaires à la poursuite du cycle (racines, bourgeons et les plus jeunes feuilles) ou à la reproduction (grains). Le mécanisme est plus ou moins net selon l'origine des espèces. Certaines originaires des milieux humides ont tendance à exploiter toute l'eau disponible, puis à faner brusquement. La plupart des espèces de nos régions ont expérimenté des sécheresses au cours de leur évolution et ont acquis cette plasticité à un certain niveau. Ce mécanisme de sauvegarde se traduit par une baisse de production au-delà de la période sèche car, une fois l'alimentation hydrique rétablie, l'interception du rayonnement n'est plus optimale tant que la surface foliaire n'est pas rétablie à l'optimum, ce qui demandera du temps ou ne se fera jamais selon le stade de la végétation.

Alimentation en eau et production des cultures

Le maintien de l'ET d'une culture à son niveau optimum (ET_m) permet d'éviter la mise en place des régulations de la croissance. Il n'est donc pas étonnant de constater des relations très étroites entre la production et l'ET. *Pour une espèce donnée et pendant une période donnée, la matière sèche totale*

formée (notée MS) et l'ET cumulée sur la période (notée ETC) sont liées par une relation très étroite de la forme :

$$MS = a ETC + b \quad (1)$$

C'est l'équation d'une droite. Elle s'interprète comme suit : à partir d'un seuil minimum de disponibilité en eau sur la période considérée ($ETC = -b/a$), la production de matière sèche globale au cours de la période augmente linéairement avec la quantité d'eau consommée ETC, jusqu'à la limite maximale possible atteinte quand $ETC = ET_{mC}$ (ET_{mC} étant l' ET_m cumulée sur la période). La production maximale (MS_{max}), obtenue quand $ETC = ET_{mC}$, est incluse dans la relation, et on peut écrire :

$$MS_{max} = a ET_{mC} + b \quad (2)$$

De (1) et (2) on peut déduire une expression de la perte de production due à une alimentation hydrique non optimale : $MS_{max} - MS = a (ET_{mC} - ETC)$, qui s'écrit aussi :

$$(MS_{max} - MS) / (ET_{mC} - ETC) = a \quad (3)$$

La perte de production de matière sèche d'une culture résultant d'une alimentation hydrique déficiente est proportionnelle au déficit d'évapotranspiration ($ET_{mC} - ETC$). Le coefficient de proportionnalité (a) s'appelle l'efficacité de l'eau. On l'exprime en g de MS formée par g d'eau consommée, ou ce qui est plus pratique en $KgMS/m^3ET$ (ou encore en $kgMS/ha/mmET$). Les valeurs sont en général comprises entre 1 et 7 $kgMS/m^3ET$. Autrement dit, les plantes évapotranspirent 150 à 1 000 g d'eau pour former 1g de MS.

Le coefficient b est négatif et de faible valeur absolue, tel que $MS = 0$ quand $ETC = -b/a$.

L'efficacité de l'eau (a) est une donnée intéressante en agriculture car c'est une mesure de l'efficacité des espèces ou les variétés d'une même espèce à former de la matière sèche avec une quantité d'eau donnée. Elle n'a de sens que sur une période limitée, similaire pour les espèces et variétés comparées. En effet, l'efficacité varie selon le stade de développement des cultures, les températures et le rayonnement, donc selon la saison et la zone climatique. La plupart des espèces d'origine tempérée atteignent leur vitesse de croissance maximale en avril-mai, alors que ET_m est encore faible : c'est la période où leur efficacité est maximale (3 à 7 $kgMS/m^3ET$ selon les espèces). En été, leur vitesse de croissance tend à se stabiliser ou à décroître alors que ET_m augmente : leur efficacité chute autour de 1 à 3 $kgMS/m^3ET$.

On ne récolte pas la totalité de la matière sèche, mais la partie récoltée représente toujours une part importante de celle-ci, par conséquent les mêmes types de relations peuvent être étendues aux organes récoltés sur leur période de formation. Quand la récolte correspond à des organes végétatifs dont la matière sèche s'accumule sur une longue période (plantes fourragères, betterave, forêts), la perte de production découlant de plusieurs périodes de déficit en eau est la somme des pertes pendant chaque période, tant que le déficit ne réduit pas le peuplement. Quand la récolte est constituée de grains ou de fruits, la période entourant la floraison-fécondation est

ditions défavo-
neture des sto-
eu de journée.
que la nuit en
ournée. Au fil
aire, se limiter
reste n'est pas
on des feuilles
es formés sont
se, beaucoup
que la crois-
zones du sol
des vieilles
de nouveaux

possible, à
sénescence
chent. L'ET
les plantes
coup d'une
ques heures,
sente, qu'on

de surface
appareil sou-
c, qui per-
à mesure
adaptation à
anciens non
vaires à la
la repro-
origine des
à exploiter
espèces de
on et ont
garde se
une fois
est plus
ce qui
ation,

permet
ne pas
et l'ET,
totale

généralement une « période sensible » ou « phase critique ». Cela signifie qu'un déficit d'ET par rapport à l'optimum pendant cette période empêche la formation de ces organes et provoque une chute de rendement en grains beaucoup plus forte relativement que la chute de matière sèche totale. Autrement dit, dans les relations $MS\text{-}grain = a (ETC) + b$ établies sur cette période, a est élevé. L'irrigation doit alors être soignée. Le maïs est la plante-type ayant une phase critique pendant les 6 semaines entourant la floraison.

La sécheresse affecte aussi la qualité des récoltes, souvent négativement, mais parfois positivement.

L'adaptation à la sécheresse

Différents angles d'étude, selon qu'on analyse l'aptitude des espèces à survivre et se reproduire, ou à produire, en conditions de sécheresse

Chaque espèce s'est diversifiée naturellement en de nombreux écotypes, s'adaptant génétiquement à différents environnements pour les coloniser. Ainsi, on trouve des populations naturelles de dactyles ou de fétuques aux confins du Sahara, alors que d'autres constituent la base des prairies océaniques. On pourrait penser que pour améliorer la résistance à la sécheresse des variétés cultivées dans les zones tempérées ou méditerranéennes, il suffit de les croiser avec des écotypes des régions arides, puis de restituer à la descendance un potentiel de croissance analogue aux parents cultivés par un schéma de sélection approprié. Cette voie est souvent décevante, le gain pour la productivité pendant la sécheresse étant faible, voire souvent nul. C'est que les plantes des milieux arides se sont adaptées en réduisant de façon drastique leur potentiel de croissance (cycle court, vitesse de croissance lente), et en positionnant leur cycle dans la courte période où la demande climatique est faible et où il pleut (hiver et début du printemps). Elles n'ont pratiquement jamais progressé dans le sens d'une amélioration de la capacité à produire pendant la sécheresse, car elles tendent à se mettre en vie ralentie pendant cette période. Elles n'apportent donc pas d'amélioration de l'efficacité d'utilisation de l'eau à faible niveau d'alimentation hydrique. Cette acquisition génétique d'une réaction accentuée de ralentissement de la croissance et d'accélération de la sénescence en réponse à la sécheresse est en contradiction avec des objectifs de rendement élevé.

L'approche de l'adaptation à la sécheresse, diffère entre biologistes et agronomes. Le biologiste s'intéresse à l'adaptation des espèces pour survivre et se reproduire en milieu sec, souvent en plantes isolées, sans objectif de production. Pour l'agriculteur et l'agronome, l'adaptation se définit comme l'aptitude de plantes en peuplement dense à produire un rendement récoltable élevé, stable en quantité et qualité, économiquement acceptable, quand les conditions hydriques sont variables et globalement déficientes. Les deux analyses ne s'opposent pas : la première ouvre des possibilités à la seconde, d'autant que les

« Cela signifie
période empêche
ement en grains
ère sèche totale.
établies sur cette
mais est la plante-
urant la floraison.
ativement, mais

lyse roduire,

aux écotypes,
les coloniser.
fétuques aux
prairies océa-
la sécheresse
ennes, il suf-
restituer à la
divés par un
le gain pour
nt nul. C'est
ent de façon
croissance
la demande
mps). Elles
tion de la
mettre en
amélioration
hydrique.
ement de
sécheresse

et agro-
ivre et se
prodric-
aptitude
élevé.
ditions
s'op-
qu'elles

techniques pour transférer un ou quelques gènes porteurs d'un caractère particulier, sans modifier les autres caractéristiques des plantes, progressent.

Analyse de la question sans objectif de production (vue du biologiste)

La sécheresse étant un phénomène cyclique, alternant avec des hivers plus ou moins pluvieux, on distingue trois grandes stratégies d'adaptation :

- *L'évitement de la sécheresse par une forme de vie ralentie* : les plantes ont une croissance active pendant la courte période humide, puis entrent en vie ralentie. C'est la stratégie générale des espèces annuelles spontanées : en fonction de l'aridité leur cycle est de plus en plus court pour former les semences ; elles passent la période sèche sous forme d'embryon, qui est une des rares formes végétales supportant sans dommage une déshydratation complète et longue (plusieurs années à plusieurs dizaines d'années), donc bien adaptée à la dissémination. Les semences sont petites, nombreuses, et ont une dormance de durée très variable. Les semences dormantes étant imperméables à l'eau, seule la fraction non dormante germe lors d'une pluie. De cette manière, si la sécheresse revient vite et détruit les plantes germées, il reste un stock semencier important qui, perdant sa dormance de façon échelonnée, permettra de nouvelles tentatives de reproduction. Ces espèces n'ont pas eu besoin de développer d'autres adaptations et sont généralement sensibles au stress hydrique à l'état végétatif.

Certaines espèces persistantes (pluriannuelles) ont développé une stratégie similaire : elles poussent en hiver, puis passent l'été en vie physiologiquement ralentie à l'état végétatif. Cette *dormance estivale* leur permet de survivre en utilisant très lentement l'eau disponible et (ou) en supportant un niveau de déshydratation important. Les organes aériens disparaissent souvent (survie sous forme de bulbes, rhizomes, racines) ou sont organisés pour limiter la transpiration (feuilles à faible densité de stomates et à cuticule épaisse très imperméable). Certaines de ces pérennes ont développé en parallèle une stratégie de multiplication et dissémination par les semences analogues aux annuelles.

- *L'évitement par la mobilisation d'un maximum d'eau disponible* : les plantes développent un système racinaire profond pour exploiter au maximum l'eau du sol pendant la période sèche, parfois doublé d'un système étalé pour la recueillir dans un grand périmètre (arbres isolés). Cette voie ne permet pas une adaptation aux sécheresses extrêmes, car la transpiration n'est pas régulée très bas. Mais elle est intéressante pour les agronomes car les plantes tardent à perdre leurs feuilles et gardent longtemps une activité métabolique normale. C'est le mécanisme dominant chez nombre d'annuelles à croissance estivale (tournesol, sorgho) et d'espèces persistantes (fétuque, vigne, et de nombreux arbres et arbustes méditerranéens).

- *La tolérance élevée au déficit hydrique* : dans cette stratégie, les plantes exploitent l'eau disponible puis sont soumises à des potentiels hydriques très bas et des niveaux de déshydratation importants, qu'elles peuvent supporter

pendant de longues périodes grâce à des mécanismes comme un ajustement osmotique et une tolérance à la déshydratation élevés. Les quelques *plantes à résurrection* des déserts d'Australie et d'Afrique du Sud en sont l'exemple extrême : elles sèchent totalement sans être endommagées pendant les périodes sèches, et se réhydratent pour reprendre leur croissance à la faveur des pluies.

Beaucoup d'espèces très bien adaptées ne se classent pas de façon absolue dans l'une ou l'autre des trois catégories car elles ont combiné les stratégies. De nombreuses adaptations morphologiques et physiologiques sont adoptées dans chaque stratégie. On a cité la réduction de la croissance, l'accélération de la sénescence aérienne, la dormance des semences, la dormance végétative, etc. Pour réduire la transpiration quand les parties aériennes sont conservées, les feuilles sont petites, à cuticule épaisse et à faible densité de stomates. Certaines espèces créent une atmosphère-tampon intermédiaire entre la masse d'air sèche et les stomates par des poils épidermiques denses (tournesol), par le positionnement des stomates au fond de cavités presque fermées à la surface des feuilles (l'oyat, utilisé pour fixer les dunes), ou encore en enroulant leurs feuilles en cas de sécheresse par des cellules qui se rétractent (fêtuques, certains riz). Les cactées et crassulacées (plantes grasses) cumulent plusieurs adaptations exceptionnelles : leurs tissus sont riches en mucilages très hydrophiles qui se lient à l'eau à un potentiel de l'ordre de - 200 bars, dix fois inférieur aux plantes habituelles, ce qui leur permet d'extraire une fraction plus importante de l'eau du sol, de ralentir la transpiration, et de retarder la déshydratation. Elles n'ouvrent leurs stomates que la nuit quand le potentiel hydrique de l'air est au minimum, un système biochimique particulier leur permettant de fixer et stocker du CO₂ la nuit, qu'elles utilisent pour photosynthétiser à la lumière du jour sans avoir à ouvrir les stomates.

L'osmorégulation (ajustement osmotique), la tolérance à la déshydratation des embryons (semences) et des « plantes à résurrection », ainsi que le déterminisme de la sénescence des feuilles, sont particulièrement étudiés au niveau biomoléculaire et génétique, dans l'espoir de transférer certains caractères aux variétés cultivées, notamment par le transfert de gènes.

L'adaptation à la sécheresse dans une optique de production agricole

Le contexte général

Chaque région subit en été une sécheresse, qui peut se caractériser par sa « moyenne » et des fluctuations interannuelles de durée et d'intensité variables. Les systèmes de cultures traditionnels intégraient ces paramètres, ne serait-ce qu'à travers la diversité des cultures pratiquées. En France, l'intensification agricole récente a abouti à des systèmes culturaux spécialisés, très productifs, mais sensibles aux fluctuations : une année nettement plus sèche que la moyenne est un problème, aussi bien au nord qu'au sud de la France, si bien qu'on a vu l'irrigation se développer en Alsace, dans le Bassin

parisien, et même en Bretagne. *La limitation des ressources en eau amène à s'interroger sur d'autres voies : peut-on mettre au point des cultures et systèmes de cultures moins sensibles au déficit hydrique ?* Dans les pays plus au sud, la question prend évidemment une toute autre ampleur. Elle ne peut s'analyser qu'en distinguant différents « types de sécheresse », car les caractères adaptatifs recherchés ne sont pas les mêmes dans chaque cas et peuvent s'opposer. On se limitera à un transect France-Afrique du Nord, en excluant les régions à pluviométrie annuelle inférieure à 250-300 mm où l'intérêt de cultiver est discutable. Les solutions combinent la création de variétés adaptées et l'ajustement des techniques culturales.

Sélection pour la résistance à différents types de sécheresse

La sélection traditionnelle, est basée sur une approche très pragmatique. Elle consiste, dans une zone climatique donnée, à placer dans plusieurs sites et pendant plusieurs années des essais comparatifs des lignées en sélection. Celles-ci subissent ainsi un ensemble de sécheresses recouvrant la gamme qu'elles auront à subir dans cette aire de culture. Pour une lignée, on établit dans chaque essai son rendement, son classement et son écart à la moyenne de l'essai. Sur l'ensemble des sites et des années, on calcule un indice de stabilité du rendement. Les lignées retenues pour devenir variétés sont celles qui se classent dans les premières, à la fois pour le rendement moyen et pour l'indice de stabilité. Mais dans les croisements de départ qui aboutissent aux lignées soumises à cette sélection traditionnelle, on cherche à introduire des caractères particuliers, susceptibles d'améliorer l'adaptation dans les cas-types de sécheresse :

- *La sécheresse terminale sur les cultures annuelles d'hiver « à grain » (blé, orge, pois, colza, ...) sous les climats tempérés et méditerranéens* : le problème est d'accomplir la dernière phase du cycle, le remplissage des grains, avant la mort des plantes. La principale voie est l'évitement de la sécheresse, en adaptant la durée du cycle cultural à la durée moyenne de la période humide. Mais plus on réduit le cycle, plus on réduit le potentiel de rendement. On a donc intérêt à avoir des variétés dont le cycle tend à déborder la période pluvieuse. Comme certaines années elles subiront la sécheresse un à deux mois avant maturité, on recherche des caractères adaptatifs complémentaires : profondeur d'enracinement pour augmenter la quantité d'eau accessible en fin de cycle ; aptitude à l'ajustement osmotique pour maintenir tardivement l'hydratation et la turgescence (croissance des grains) ; tolérance à la déshydratation pour maintenir l'activité métabolique quand la dessiccation avance.

La création de variétés de plus en plus précoces (à cycle de plus en plus court) en fonction de l'aridité a permis des progrès considérables pour les céréales (blé, orge) dans les climats méditerranéens. Pour le pois protéagineux et le pois chiche, on a sélectionné des variétés résistantes au froid permettant d'avancer les semis à l'automne au lieu du printemps traditionnellement. Pour les conditions arides, on développe aussi des espèces fourragères annuelles qui en fin de printemps produisent des semences protégées (gousses épineuses ou enterrées) permettant de passer l'été au champ, et qui

s'autoresèment à l'automne (trèfle souterrain, luzernes annuelles). En France non méditerranéenne, les déficits hydriques terminaux sur cultures d'hiver ne sont pas considérés comme un problème majeur.

• *Les sécheresses modérées subies pendant le cycle sous les climats tempérés et méditerranéens humides par les cultures annuelles d'été (maïs, sorgho, tournesol, ...) et les cultures pérennes (fourrages, vigne et arbres fruitiers, forêts) :* le problème est de maintenir la croissance au plus près de l'optimum pendant les périodes sèches pour avoir des rendements élevés et stables malgré les fluctuations pluviométriques. Les caractères recherchés sont :

- le développement en profondeur de l'enracinement, permettant à la culture de s'alimenter avec l'eau profonde pendant les périodes sans pluie. Le tournesol, le sorgho, la fétuque, la luzerne, les arbres, exploitent bien cette voie ;
- les adaptations favorisant la création d'une atmosphère-tampon au voisinage des stomates : poils épidermiques denses (tournesol) ; enroulement des feuilles (fétuques, certains riz) ;
- la résistance de la sénescence foliaire au stress hydrique ;
- l'amélioration de l'efficacité de l'eau ;
- l'aptitude à une reprise de croissance accélérée par rapport à la normale lors de la réhydratation après une période sèche (« croissance compensatoire » chez le dactyle).

Une grande partie de la France est concernée avec une plus ou moins grande fréquence. On a répondu depuis plusieurs décennies par le développement de l'irrigation. Sélectionner des variétés plus résistantes à des sécheresses modérées est un objectif récent, qui n'a pas encore débouché sur des créations variétales.

• *La sécheresse longue et sévère subie par les couverts pérennes (surfaces fourragères pluriannuelles, arbres) sous les climats méditerranéens subhumides et semi-arides :* les plantes subissent une sécheresse trop longue et trop intense pour qu'une croissance significative soit un objectif pendant l'été. L'adaptation se pose principalement en terme de survie (sans croissance) des plantes et de maintien de leur intégrité fonctionnelle pour assurer la pérennité du peuplement, et une reprise de croissance rapide au retour des pluies. On recherche :

- un système racinaire profond qui accroît le stock d'eau accessible pour la survie ; en effet, les plantes continuent de transpirer (même faiblement) pendant tout l'été ;
- l'accumulation importante de substances de réserves dans les racines et la base des tiges pour assurer la reconstitution rapide de la surface foliaire au retour des pluies ;
- une tendance à la dormance estivale : le ralentissement physiologique de la croissance et la sénescence précoce des vieux organes en début d'été conserve dans le sol une réserve d'eau importante qui sera lentement consommée pendant la survie. La dormance permet aussi d'éviter une reprise de croissance en cas de faibles pluies occasionnelles d'été, car elle se ferait

quelles). En France
cultures d'hiver ne

climats tempérés
cults, sorgho, tour-
frutiers, forêts) :
l'optimum pen-
stables malgré
ont :

permettant à la
sèches sans pluie.
sont bien cette

ampon au voisi-
roulement des

à la normale
compensa-

moins grande
veloppement
sèches
ché sur des

as (surfaces
ubhumides
que et trop
endant l'été.
issance) des
er la péren-
des pluies.

ole pour la
blement)

anes et la
olliaire au

gique de
out d'été
otement
reprise
se ferait

sur les réserves hydriques avec pour corollaire un affaiblissement considérable de la résistance ultérieure ;

- des caractères morphologiques favorisant la réduction des pertes en eau : protection des méristèmes de survie dans les vieilles feuilles sèches (dactyles et fétuques méditerranéennes) ;
- un fort potentiel de croissance d'automne-hiver pour bien exploiter la période pluvieuse.

Ces situations se rencontrent dans les sols peu profonds du sud-est de la France, et dans tous les pays méditerranéens. Quelques variétés d'espèces fourragères pérennes (dactyle, fétuque, luzerne) très tolérantes à la sécheresse ont été créées récemment en France sur ces bases : elles combinent un système racinaire très profond et une semi-dormance estivale.

Les pratiques culturales

S'il est important, le choix du génotype n'est pas le seul moyen d'action. Ainsi, dans les trois types de sécheresse on a souligné l'importance du développement racinaire, qui peut être favorisé par la qualité du travail du sol. De même, le choix de la densité de semis ou de plantation est un moyen puissant de s'adapter au niveau d'aridité : plus il est élevé, plus il faut réduire la densité de semis ou de plantation. L'adaptation des modes d'exploitation selon la nature des peuplements et le risque de sécheresse (type, durée, intensité) peut aussi favoriser leur tolérance. Par exemple, en fin de printemps, le pâturage intensif (fréquent et ras) d'une prairie de dactyle abaisse les réserves en sucres solubles des plantes et les rend sensibles à la sécheresse, comparativement à une exploitation moins sévère ; mais laisser la prairie trop développée au début de l'été est aussi défavorable, à cause de l'évapotranspiration excessive. L'adaptation des modes de conduite est facilitée quand on a un minimum d'informations sur le fonctionnement hydrique de l'ensemble sol-couvert végétal pendant la sécheresse.

Conclusion

La démographie mondiale et de la réduction des ressources en eau pour l'agriculture, à cause de la réduction de pluviométrie dans certains pays (Sahel, Afrique du Nord) ou de la concurrence avec d'autres utilisations comme dans nos pays, pose un défi à la science : produire plus et mieux avec moins d'eau. Le fait que les progrès agricoles de la seconde moitié de ce siècle ont été très spectaculaires dans les pays humides, mais beaucoup plus lents dans les pays à forte aridité, souligne bien les difficultés pour transformer les plantes dans le sens d'une utilisation plus efficace de l'eau.

ALIMENTATION MINÉRALE ET PARTAGE DES RESSOURCES

L'alimentation minérale des végétaux supérieurs

Heller, R.

Chapitre de l'ouvrage :

Heller, R. (2004) Physiologie végétale Tome 1 - Nutrition Paris: Dunod. (pp. 120-131)..

• le **calcium actif**, nommé ainsi parce qu'il peut agir sur les plantes; constitué de particules assez fines, ou assez poreux pour être facilement pénétré par les racines, il est solubilisé sous forme d'**hydrogencarbonate** (bicarbonate) de calcium:



• le **phosphate de Ca** (dit tricalcique), lui aussi solubilisable par les H^+ apportés par les pluies et produits par les racines en **hydrogénéphosphate** (dicalcique) (solubilité: 0,2 g l⁻¹). Jet en **dihydrogénéphosphate** (monocalcique) (16 g l⁻¹):



3) Les colloïdes

Nous avons vu (p. 31) que les colloïdes du sol, argiles et acides humiques, étaient capables d'adsorber les cations. Or cette adsorption est réversible et les ions adsorbés peuvent être échangés contre des protons ou contre d'autres cations:



On appelle **capacité d'échange**, ou plus précisément **capacité d'échange cationique** (ou CEC) le nombre total de charges négatives que porte une masse de sol. Pour la déterminer on peut saturer le sol par une percolation saline, par exemple avec du NH_4Cl , puis déplacer les ions ainsi fixés par une autre percolation (HCl) et les doser dans l'éluat (NH_4^+ se dosant aisément).

Les valeurs obtenues vont de 1 még g⁻¹ pour les argiles à 3 még g⁻¹ pour les acides humiques. Prenons par exemple une bonne terre de jardin, un limon argileux humifère à 45 % d'argile et 5 % d'humus, la charge cationique totale sera d'environ 600 még par kg de terre, soit autant que dans 100 l d'une solution du sol à 12 még l⁻¹ (cations + anions).

Ce sont surtout les ions divalents qui sont adsorbés, et pour un sol moyen (Ca^{2+} repré- sente à lui seul de 80 à 90 % des ions adsorbés, Mg^{2+} 10 %, K^+ de 2 à 3 %, Na^+ moins de 1% (mais jusqu'à 40 % dans les sols salés).

Les ions phosphoriques sont aussi retenus, sous forme trivalente (PO_4^{3-}), par les ions Ca^{2+} fixés aux colloïdes acidifiés (argiles, humus), mais aussi directement par les colloïdes basiques (hydroxydes de fer et d'aluminium). Étant donné la très faible teneur en phosphore de la solution du sol, ce phosphore échangeable est d'un intérêt capital. Les ions SO_4^{2-} divalents, sont également un peu adsorbés par le complexe colloïdal du sol, mais beaucoup moins que les ions PO_4^{3-} . Par contre les ions NO_3^- ne le sont pas du tout.

L'adsorption des ions sur les colloïdes a non seulement l'avantage de permettre la constitution d'une réserve d'ions pour la plante, mais aussi de réduire le lessivage. L'une des grandes différences entre les ions NO_3^- et les ions NH_4^+ , c'est que les premiers, n'étant pas adsorbables, sont entraînés par les pluies alors que les seconds sont retenus par les colloïdes: les engrais nitriques doivent être administrés au printemps, au moment même de leur utilisation, alors que les ammoniacaux sont des engrais de fond qui peuvent être donnés lors des labours d'automne.

L'hypothèse de relations directes entre les colloïdes du sol et la racine, sans passer par l'intermédiaire de la solution du sol, a parfois été avancée. Les racines présentent en effet à leur surface des sites susceptibles de fixer les cations (ammonium - CO_3^{2-} , S^{2-} , etc.) et l'on peut déduire pour elles une capacité d'échange cationique des racines ou CECR, qui peut s'éle-

7

L'ALIMENTATION MINÉRALE DES VÉGÉTAUX SUPÉRIEURS

Nous nous en tiendrons au cas des plantes supérieures terrestres, qui tirent normalement du sol leurs éléments minéraux et nous ne reviendrons pas sur les mécanismes de l'absorption, étudiés au chapitre précédent.

7.1. - La sol et l'alimentation minérale

La solution du sol, certaines des particules solides, les colloïdes et le pH du sol interviennent, à des titres divers, dans cette alimentation.

a) La solution du sol

C'est elle qui, au contact direct des racines, leur apporte non seulement l'eau mais les substances minérales qu'elle véhicule. Elle est normalement très diluée, contenant de l'ordre de 5 à 10 még l⁻¹ d'ions minéraux à la capacité au champ (§ 2.5a), évidemment plus quand le sol se dessèche ou s'il s'agit de terrains salés.

Sa composition exacte, variable suivant les sols, est difficile à déterminer, car il est presque impossible de l'extraire sans la contaminer par des éléments minéraux venus des particules ou des colloïdes.

Les ions y sont très inégalement représentés. On y trouve surtout Ca^{2+} , Mg^{2+} , SO_4^{2-} , Na^+ , HCO_3^- , NO_3^- (loisque la nitrification est convenable), à des concentrations qui peuvent atteindre plusieurs milliéquivalents par litre. D'autres ions y sont à des concentrations très basses, en particulier deux ions, pourtant indispensables à la plante: K^+ , avec souvent moins de 1 még l⁻¹ en moyenne et surtout les ions plus-plombiques H_2PO_4^- ou HPO_4^{2-} (selon le pH) dont la concentration dépasse rarement 0,01 még l⁻¹. On comprend que des valeurs aussi faibles puissent poser un problème aux plantes. On comprend aussi que sous l'effet des précipitations qu'elles opèrent, la solution du sol s'épuisait vite, s'il n'y avait une réalimentation automatique à partir des particules solides et des colloïdes.

La solution du sol contient aussi en suspension des **chélateurs**, qui sont des complexes organométalliques d'un grand intérêt pour l'alimentation en certains ions: Fe^{2+} , Zn^{2+} , etc. (cf. § 5.7).

b) Les particules du sol

Certaines sont solubilisables sous l'effet de l'eau de pluie, enrichie en CO_2 et donc légèrement acide, et surtout sous l'effet des racines elles-mêmes, qui émettent des ions H^+ . On citera surtout:

ver à plusieurs kg/ha. Mais notez que la pousse de ces végétaux directs n'a jamais été appréciée, la question à portée de son intérêt, dès lors qu'il est admis que l'absorption n'est qu'un processus passif d'une diffusion (sans le champ électrique au voisinage d'une surface), avec passage progressif de la zone d'absorption à la phase libre : c'est à dire le passage direct entre les deux zones d'absorption (sol et acrique) au passage par l'interface de la phase libre, il est finalement qu'une question de distance qui ne change rien à la nature du phénomène.

Le rôle des colloïdes du sol n'en est pas moins fondamentalement comme système de réserve minérale, avec libération progressive des ions au fur et à mesure de leur utilisation.

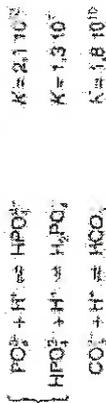
et importance du pH

Le pH de la solution du sol est normalement compris entre 5 pour les sols siliceux et 8 pour les sols calciques, avec exceptionnellement des valeurs de 3 pour les tourbières acides (à cause de l'abondance des acides humiques) et 9,5 pour les sols salés (les ions Na⁺ y étant en partie substitués par des Cl⁻). Par comparaison, l'eau courante a un pH voisin de 6 (à cause de CO₂ dissous) et l'eau de mer un pH de 8.

Un pH basique entraîne la formation d'hydroxydes insolubles, par exemple pour le fer (cas pH 9.6):



inconvénient réside dans la présence de chlorures magnésiques (§ 5.7). Un pH acide favorise la solubilisation des phosphates et des carbonates de calcium (cf. p. 121), par le jeu des équilibres (K, constante d'association [A][B]/[AB]):



Les racines elles-mêmes contribuent à l'abaissement du pH par l'exsorption d'ions H⁺ et les engrais phosphoriques sont solubilisés par des additions d'acide (le superphosphate est du phosphate naturel, Ca₃(PO₄)₂, traité par du H₂SO₄).

Enfin le pH conditionne la microflore du sol : les bactéries ne se développent guère au-dessus de pH 6.

Aussi un sol très acide (pH < 4.0) entraîne l'incroisement de nitre à la formation de l'humus et par la même à la structure du sol (un mauvais complexe argilo-limnique) ainsi qu'à la nutrition azotée (nitrification); un peu moins acide (vers 5) il présente encore ces inconvénients, avec en outre une mauvaise flocculation des colloïdes. À l'inverse, trop basique (pH > 8), il conduit à des précipitations de phosphate et de carbonate de calcium, et à une insolubilisation du fer. C'est donc entre 5 et 8 que le pH du sol est le plus favorable à la végétation, avec un optimum qui dépend des espèces (cf. § 7.6b).

7.2 - Les doses utiles

a) Concentrations utiles

La courbe d'action (ou du aussi, courbe de récolte), qui traduit l'effet des différentes concentrations sur la croissance, présente un palier optimal entre l'insuffisance et l'excès (fig. 7.1). Ce palier est assez étendu; normalement pour passer du niveau critique de déficience (croissance inférieure de 10 à 15 % de la valeur maximale) au

niveau critique d'excès, il faut au moins doubler ou tripler les concentrations nutritives.

Les valeurs optimales, pour chaque élément, dépendent de l'espèce, des conditions de culture et momentané des interactions entre éléments (§ 7.3). Nous verrons des exemples des doses requises en agriculture, à propos des engrais (§ 7.5).

En agriculture, les ordres de grandeur des valeurs optimales sont pour les macronutriments de 5 à 10 mg/l pour K⁺, Ca²⁺ et N (sous forme de NO₃⁻), un peu moins sous forme de NH₄⁺, de 1 à 2 mg/l pour Mg²⁺, SO₄²⁻ et H₂PO₄⁻; pour les oligoéléments de l'ordre du mg ou du dixième de mg des sels usuels par litre (ex. 1 mg/l de FeCl₃ · 6H₂O, c'est-à-dire 3.270 = 0.011 mg/l).

À titre d'exemple, le tableau 7.1 donne la composition pondérale, molaire et équivalente de la solution de Knop (1860), qui demeure très utilisée. Nous en verrons d'autres plus loin (§ 7.5a, tableau 7.2).

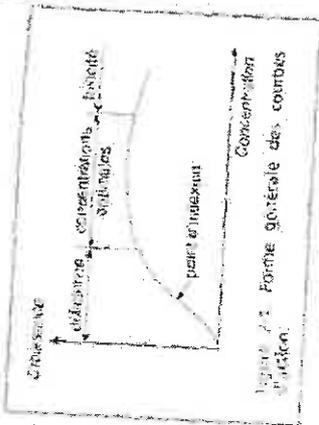


Figure 7.1. Forme générale des courbes de concentration.

Tableau 7.1. Solution de Knop.

Sels	M, mg l ⁻¹ , mM	ions (mg l ⁻¹)
Ca(NO ₃) ₂ · 4H ₂ O	225 1.000 4.24	Ca ²⁺ 10.96
KNO ₃	101 250 2.48	NO ₃ ⁻ 504
MgSO ₄ · 7H ₂ O	246 750 1.02	Cu ²⁺ 8.48
K ₂ HPO ₄	136 750 1.84	Mg ²⁺ 1.84
		14.84

Ces concentrations sont plus fortes que celles de la solution du sol, surtout pour certains ions (K⁺, H₂PO₄⁻). Celle-ci est en constant renouvellement et l'on n'a pas à craindre les épaulements qui interviennent dès lors en agriculture avec des concentrations élevées.

Néanmoins l'explication ne paraît pas suffisante, et il semble que dans le sol la plante soit à même de s'alimenter à partir de solutions très diluées, au moins pour certains ions, pour être sûre que les racines sont dans des conditions physiologiquement meilleures qu'en agriculture, même bien conduite, par exemple aussi parce qu'elle est en œuvre des mécanismes spécifiques (cf. § 5.4c).

b) Déficiences et excès

Les déficiences minérales et les excès se traduisent non seulement par une baisse de croissance et de rendement mais aussi par certains symptômes de carence ou de toxicité, souvent visibles à l'œil nu, et qui sont une indication précieuse pour l'agro-nome.

Ces signes varient selon les espèces. En voici toutefois quelques-uns qui ont une portée assez générale.

La carence en azote ou *font* d'azote se traduit non seulement par une végétation très chétive mais par une *chlorose*, c'est-à-dire un pâlissement des feuilles, tirant sur le jaune, par suite de l'arrêt de la synthèse de la chlorophylle. Secondairement il peut apparaître des pigments colorés du type anthocyané ; le rougissement des feuilles à l'automne est pour une part dû à un déséquilibre de la nutrition azotée par rapport à la photosynthèse (ce qui entraîne un rapport C/N trop élevé). L'arrêt d'azote provoque un développement exagéré de l'appareil végétatif, au détriment de l'appareil reproducteur. La verse des Céréales, manque de résistance des tiges de la base de la tige, laquelle se couche au moindre vent, a généralement pour cause un excès d'azote (quand il ne s'agit pas du piécin, infection du pied).

La carence en phosphore se manifeste aussi par une chlorose, mais limitée souvent à l'extrémité des feuilles, qui jaunissent et se dessèchent, alors qu'au contraire la base est plutôt luscée, un gaulrage peut apparaître ; la reproduction est compromise. Les symptômes de l'excès sont moins nets.

Les symptômes de la carence potassique sont nets et bien connus ; mais ils sont très variables suivant l'espèce (peu marqués chez les Graminées, beaucoup plus sur les Légumineuses). La carence en soufre ou en fer entraîne une chlorose très accentuée.

Pour le calcium, c'est surtout l'excès qui est caractéristique, notamment chez les plantes calcifuges (§ 7.6c). La chlorose calcique, due pour une part à un trouble dans l'absorption et le métabolisme du fer, est observable, même par un non spécialiste, sur un Hortensia par exemple cultivé sur un terrain trop calcaire (le voisinage d'un mur de pierre suffit).

Certains symptômes de carence ont une cause indirecte. C'est ainsi que la carence en bore provoque la maladie du cœur de la betterave qui est due au développement d'un champignon, *Pectonia brevis*, la résistance de la plante ayant été amoindrie. De même les feuilles d'Avoine présentent, en cas de carence en manganèse, des taches sombres très caractéristiques qui sont en fait consécutives à une infection bactérienne.

Si l'ordre de grandeur des doses optimales, encadrées par les déficiences et les excès, peut être approximativement indiqué pour une espèce donnée, leur valeur précise dépend des conditions de culture, et en particulier des interactions entre éléments que nous étudierons plus loin (§ 7.3).

c) Consommation de luxe

Au voisinage de l'optimum, dans une large gamme de concentrations, la croissance ne varie guère, l'absorption reste cependant fonction de la concentration. Il en résulte que dans cette gamme une élévation de la concentration externe ne bénéficie pas à la croissance, mais élève le taux interne de l'élément administré (fig. 7-2).

On dit qu'il y a consommation de luxe.

L'existence de la consommation de luxe indique qu'au-delà d'un certain niveau critique, tout apport d'un élément minéral constitue un gaspillage sans profit pour la plante. Faut-il donner les frais qu'entraîne une application d'engrais, on pourrait être tenté de ne produire de telles applications que tous les deux ou trois ans s'agissant d'un élément comme le potassium qui demeure assez bien en réserve dans le sol et pour lequel les doses toxiques sont assez éloignées de la dose nécessaire ; mais alors la plante, opérant une consommation de luxe, absorberait sans profit l'engrais en excès. Par contre, il peut être nécessaire dans certains cas de jouer sur cette consommation de luxe, si on veut délibérément empêcher un végétal en certains éléments minéraux à des fins diététiques, comme dans certaines cultures (fourrages destinées à des élevages intensifs).

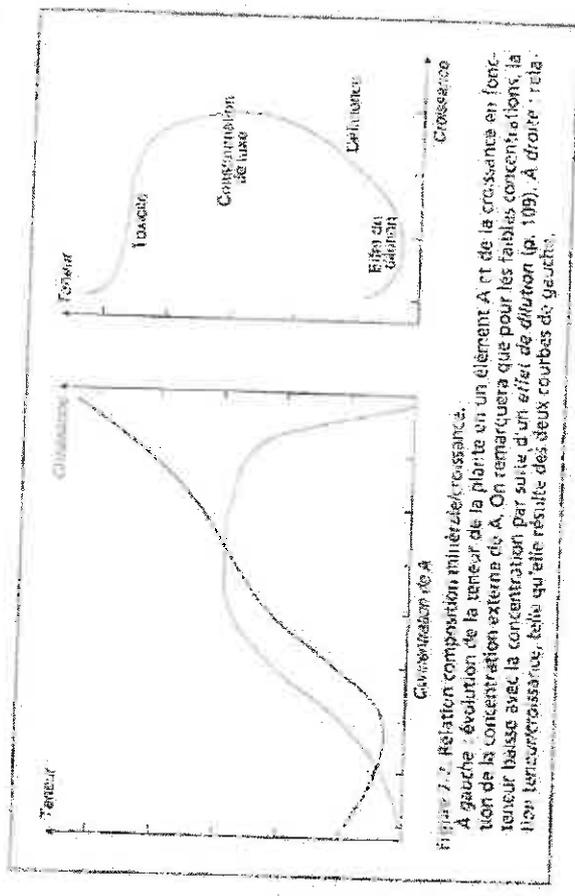


Figure 7-2. Relation composition minérale/croissance. A gauche : évolution de la teneur de la plante en un élément A et de la croissance en fonction de la concentration externe de A. On remarquera que pour les faibles concentrations, la teneur baisse avec la concentration par suite d'un effet de dilution (p. 109). A droite : relation teneur/croissance, telle qu'elle résulte des deux courbes de gauche.

7.3. Les interactions entre éléments

La courbe d'action d'un élément dépend non seulement de la nature du sujet (espèce et âge du végétal) mais aussi des conditions d'alimentation. En particulier on ne peut faire abstraction des effets des autres éléments minéraux présents.

a) Facteurs limitants

Rien ne sert d'augmenter la dose d'un élément donné (ou de la réduire si elle est excessive) si la croissance est limitée par l'insuffisance (ou l'excès) d'un autre élément. La présence d'un tel facteur limitant écrase la courbe d'action qui ne peut s'élever au-dessus de la limite permise (fig. 7-3).

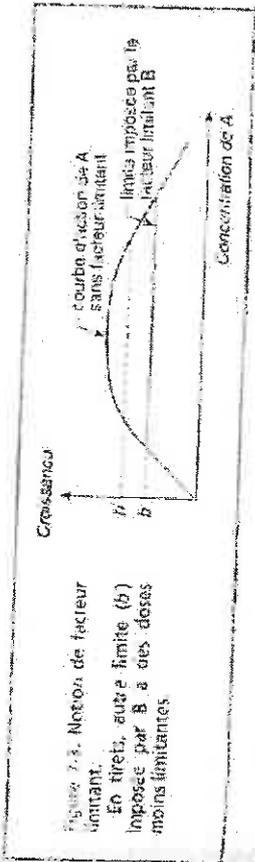


Figure 7-3. Notion de facteur limitant. En tirets, autre limite (b) imposée par B à des doses moins limitantes.

b) Interactions

Il existe entre les éléments minéraux des interactions qui font que l'action d'un élément est modifiée par la présence d'un autre. Il peut y avoir synergie entre deux éléments : l'effet de A est amplifié par la présence de B.

EXEMPLES :

- Certains anions, Cl^- , NO_3^- , etc., pénètrent aisément dans les racines, au contraire d'autres comme SO_4^{2-} ; la présence des premiers facilitera la pénétration des cations (K^+ , Ca^{2+}), qui seront entraînés pas eux.
- L'absorption des ions phosphoriques est facilitée par la présence des ions Mg^{2+} (peut-être parce qu'elle requiert la mise en jeu d'une ATPase activée par Mg).

■ Dans l'antagonisme au contraire l'effet d'un ion A est atténué par la présence de B, et pour retrouver cet effet on doit en augmenter la dose. Ainsi la présence d'un ion antagoniste décale vers la droite la courbe d'action de l'ion contrôlé (fig. 7-4).

Souvent il existe une certaine proportionnalité entre la concentration de B et le décalage qu'elle provoque. C'est ainsi que dans l'expérience décrite par la figure 7-4, qui met en évidence un antagonisme Mg/Ca , la concentration optimale de Ca est de 0,5 mM lorsque celle du milieu en Mg est 0,75 mM. Elle s'élève à 1 mM, donc le double, lorsque la concentration de Mg est elle-même doublée (1,5 mM). Ainsi ce n'est pas la valeur absolue de la concentration de Ca qui règle, dans un tel cas, la valeur de la croissance, mais le rapport Mg/Ca .

Les causes de tels antagonismes sont diverses, et comme pour les synergies, peuvent se situer au niveau de l'absorption ou du métabolisme.

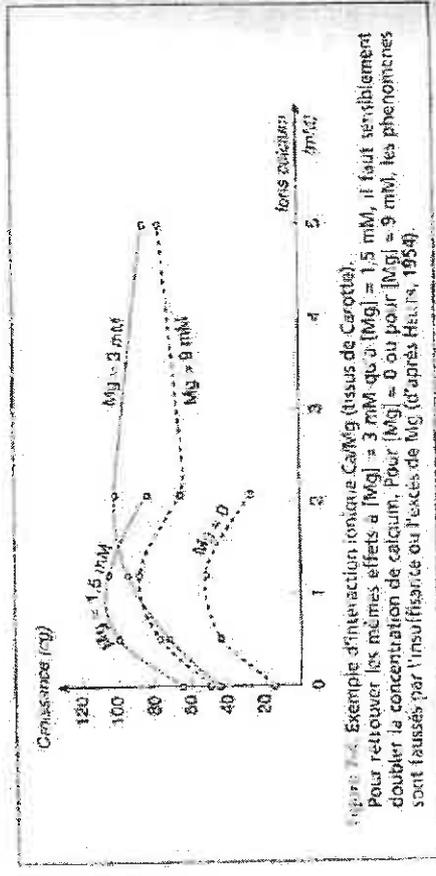


Figure 7-4. Exemple d'interaction ionique Ca/Mg (tissus de Carotte). Pour retrouver les mêmes effets à $[Mg] = 3 \text{ mM}$ qu'à $0 [Mg] = 1,5 \text{ mM}$, il faut véritablement doubler la concentration de calcium. Pour $[Mg] = 0$ ou pour $[Mg] = 9 \text{ mM}$, les phénomènes sont faussés par l'insuffisance ou l'excès de Mg (d'après Hecht, 1954).

EXEMPLES :

- Le calcium, du fait qu'il abaisse la perméabilité des membranes biologiques, gêne l'absorption de la plupart des ions, d'où des antagonismes plus ou moins marqués. Les plus nets sont avec K^+ avec Mg , avec Fe (cf. thèse citée, p. 112).
- L'écoulement l'antagonisme résulte d'une compétition entre certains ions pour le même mécanisme d'absorption. Il est alors dit *compétitif*. C'est ainsi que l'absorption faisant intervenir des forces électrostatiques (citées dans l'apophyse, p. 107), les ions de même signe (cations ou anions) sont antagonistes. Lorsque il y a transport actif (p. 88), il peut y avoir compétition pour le même système de transport entre deux ions de propriétés chimiques voisines : K^+ et Rb^+ , Cl^- , Br^- et I^- , SO_4^{2-} et SeO_4^{2-} (sélénates), $H_2PO_4^-$ et $H_2AsO_4^-$ (arsénates).
- La compétition peut jouer entre deux ions au niveau d'un empilement dans les voies métaboliques : un cas extrême, qui conduit à un antagonisme si marqué qu'il devient dans la pratique un véritable blocage de l'une des voies au profit de l'autre, est la compétition entre

les ions $H_2PO_4^-$ et $H_2AsO_4^-$ dans la glycolyse (5-14,3) : celle-ci est déviée de sa voie normale, qui passe par les oses-phosphates, vers la formation d'osés-arsénates qui eux ne sont pas dégradables.

Quelle qu'en soit l'origine, les synergies et les antagonismes entraînent la nécessité d'un certain *équilibre* entre les divers composants d'une solution nutritive. À la condition de ne pas se trouver dans des *valeurs extrêmes* consistant des facteurs limitants, les *proportions* entre ces composants sont aussi importantes à considérer que les valeurs absolues des concentrations.

7.4 - La détermination des besoins nutritifs
ou *décalage des multifactoriels*

La méthode théoriquement la plus simple est la *méthode unifactorielle*, qui consiste à construire la *courbe d'action* de chaque ion, ou plus exactement de chaque sel, en comparant la croissance obtenue avec différentes doses.

Des opérations auxiliaires peuvent fournir des indications précieuses et réduire le nombre des essais à prévoir, en nombre toujours élevé, compte tenu des *répétitions fév-dé-sol*, qui renseignent sur les éléments susceptibles d'être déficients ou en excès ; ou encore pratiquer la *diagnostic foliaire*, qui permet au vu de la composition minérale de feuilles convenablement choisies de se faire une opinion sur l'état nutritionnel de la plante.

Ce procédé, valable pour les cultures extensives, fut d'abord inauguré pour la Vigne à Montpellier (Lagatu et Maume, 1931) ; il est très largement pratiqué en particulier outre-mer (Cotonnier, Citronniers, Hévéa, Canne à sucre, etc.) où l'on manque souvent de données expérimentales pour l'établissement des formules d'engrais.

À l'aide de prélevements nombreux effectués dans des conditions identiques on détermine les *corrélations* pouvant exister entre la productivité, fonction de l'état nutritionnel de la plante, et la composition minérale de certaines feuilles (on choisit d'après leur âge et leur position celles pour lesquelles les corrélations sont les plus étroites). L'analyse d'échantillons prélevés dans les mêmes conditions signale les insuffisances ou les excès.

La méthode unifactorielle a l'avantage de conduire non seulement à une formule nutritive de haut rendement, mais d'indiquer exactement quel est le rôle de chaque sel dans ce rendement. Toutefois, en examinant séparément l'action de chaque sel, elle néglige les interactions ioniques.

5) Méthodes à somme constante

Elles reposent sur une attitude d'esprit diamétralement opposée, en postulant que ce sont les interactions qui sont les facteurs essentiels dans la valeur d'une formule nutritive, qu'il suffit donc de déterminer les *proportions* entre les éléments, faisant simplement choix, pour leur somme à d'une valeur raisonnable, qui ne soit limitante ni par excès ni par défaut.

On opère en général avec trois éléments simultanément (*méthode dite triangulaire*), par exemple N , P , K . On débute par exemple de fixer la somme des ions correspondants à 25 meq l⁻¹ :

$$x = [NO_3^-] + [H_2PO_4^-] + [K^+] = 25 \text{ meq l}^{-1}$$

(s'il s'agit d'une solution nutritive). On compare la croissance obtenue sur des milieux tels que $5 + 10 + 10$, ou $10 + 5 + 10$, etc., chaque nombre représentant la concentration millimolaire en NO_3^- , $H_2PO_4^-$ et K^+ (l'équilibre des charges électriques sera assuré par des addi-

Les quantités à appliquer sont de l'ordre (en UF par ha), pour :

- l'azote, de 80 à 100 pour les Céréales, de 100 à 200 pour la Pomme de terre ou la Betterave, de 30 à 80 pour la Vigne;
- le phosphore, de 80 à 120 pour les Céréales, de 100 à 200 pour la Pomme de terre (un peu moins pour la Betterave), de 60 à 100 pour la Vigne;
- le potassium, de 80 à 130 pour les Céréales, 150 à 200 pour la Pomme de terre et la Betterave, 100 à 200 pour la Vigne.

L'azote est présenté sous forme de nitrates, de sels ammoniacaux, ou d'ammonitrate, aux qualités différentes (cf. § 8.4). le *proxipho* surtout sous forme de phosphate d'ammonium ou de superphosphate ($\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$), solubilisé par H_2SO_4 , ce qui a l'avantage d'apporter aussi du soufre), le *potassipho* surtout sous forme de chlorure (sylvinit de l'Alsace).

Mais cette liste n'est pas exhaustive et, avec les cultures intensives modernes, certaines carences commencent à apparaître, par exemple, pour les oligoéléments ou pour le sélénium (Riz), ce qui amène à compléter les formules des engrais dits « composés ». L'abus des engrais a été parfois dénoncé. Il est exact que leur emploi intensif peut conduire à des augmentations de rendement au détriment de la qualité. Mais leur suppression totale est un non-sens et aboutirait à très court terme à un épuisement du sol, nécessairement appauvri par les exportations.

Des engrais fluides ou engrais liquides, disponibles depuis quelques années, commencent à avoir la faveur des agriculteurs. Il s'agit d'engrais apportés sous forme de solutions ou de suspensions. Parmi les plus utilisés actuellement, on peut citer :

- L'*ammonitrate anhydre* (on fait l'ammoniac des chimistes, NH_3 est liquéfié sous une pression de 20 à 30 bar, et amené en citerne sur le terrain : il est alors injecté dans le sol par des tubulures spéciales, à 20 à 30 cm de profondeur. NH_3 se vaporise et s'adsorbe sur la matière organique sous forme d'ion NH_4^+ , se comportant ensuite comme un engrais ammoniacal ordinaire (§ 8.4). Sa teneur élevée en N (82 %) en fait une fumure azotée de choix, mais il exige des sols bien préparés et convenablement amendés.
- Les *solutions azotées* sont moins riches en N, mais plus faciles d'emploi. Il s'agit de l'*ammonitrate aqueux* (ou *ammoniac aqueux*), où NH_3 est en solution (en général à 25 %, donc à 20 % de N), ou de mélanges d'*ammonitrate*, d'*urée* et de *nitrate d'ammonium*, dans des proportions qui améliorent la solubilité ; on peut alors monter jusqu'à 30 % de N.
- Les *solutions NP* permettent d'apporter, outre l'azote, le phosphore, introduit sous forme de polyphosphates (plus solubles que les orthophosphates) ; malheureusement ceux-ci ont tendance à chélater les oligoéléments, d'où l'obligation d'apports complémentaires pour ces derniers.

Les *suspensions MP/K* sont constituées par des solutions NP additionnées de KCl, auxquelles est ajoutée une argile pulvérisée, qui retarde la cristallisation des sels de K (KNO₃ notamment). On arrive alors à des dosages qui sont, en UF pour 100 l, du même ordre de grandeur que ceux des engrais solides, en UF par 100 kg.

L'avantage des solutions ou suspensions sur les engrais solides est leur épandage (par pulvérisation) plus aisé et plus homogène ; de plus, il peut être pratiqué au moment le plus opportun, sans la contrainte de l'entoussissement, préalable à la culture, des engrais solides, ou les risques de brûlures que comporterait leur administration par pulvérisation aérienne en cours de végétation.

Toutefois, le coût de matériel, qui doit résister à la corrosion saline, et de son entretien (les précipitations de sels ne peuvent être complètement écartées) demeure un handicap.

6) Emploi de chélateurs

Des chélateurs de synthèse sont utilisés en agriculture pour combattre les risques de carence en fer. Le mécanisme de leur action a été décrit § 5.7. Le type en est l'éthylène-diammine tétraacétate ou EDTA (fig. 5-13). Plus ou moins salin, il est vendu sous des noms divers (versinate, complexon, sequestrène, etc.).

On citera également :

- l'*EDDA*, diéthylène-tétramine, di-(2-hydroxyéthyl)acétate (acétylène 138) voisin de l'EDTA, mais où deux acétyles ont été remplacés par des propyles ; ce chélateur, très pur, convient pour les sols très calciques ($\text{pH} > 8$) ; mais en agriculture, où l'on trouve rarement à des pH aussi élevés, il risque d'induire des carences en certains oligoéléments (notamment le zinc) ;
- le *DTPA*, diéthyltriamine pentaacétate, qui présente 5 branches chélatrices, est lui aussi très efficace ; formule :



De nombreuses substances organiques, en particulier les acides humiques, sont des chélateurs ; cela explique que dans la solution du sol et les eaux naturelles, plus ou moins chargées de déchets, l'emploi de chélateurs soit inutile. Leur prix est d'ailleurs très élevé et en dehors de l'aquaculture, où ils sont presque obligatoires pour le fer, on ne peut guère les utiliser que pour des cultures de luxe : horticulture et arboriculture (on injecte alors le chélateur dans les troncs).

7.5 - Exigences nutritionnelles et adaptations et la diversité des végétaux

Toutes les plantes n'ont pas les mêmes exigences. Déjà, pour la masse globale de leurs besoins nutritifs, il en est de plus gourmandes que d'autres : le Frêne et le tilleul sont très exigeants, les Conifères (et peu) les cultures maraîchères demandent beaucoup, la Vigne au contraire très peu (sauf à la plantation). Les plantes dites *psammophiles* (*Artemisia campestris*) peuvent vivre sur les sables, les *raphiophiles* sur les rochers. L'Arachide ne peut se développer convenablement que sur des sols pauvres et dégraisés. Nous avons déjà évoqué (§ 5.3b) le cas des plantes *metallophiles* qui vivent sur les gisements métallifères (*Melchioria grandiflora* peut vivre sur des sols contenant jusqu'à 37 % de Mn) et peuvent servir de *plantes indicatrices* pour les géologues et les prospecteurs.

Des préférences se manifestent également pour tel ou tel élément. Les Crucifères (Brassicacées) métrichent les sulfates. Les Légumineuses (Fabacées) sont exigeantes en potassium. Les *plantes halophiles*, comme l'Osier et les Chenopodiacées, fréquentent les décombres, car elles ont un goût prononcé pour le calcium, mais surtout pour les nitrates (*plantes nitrophiles*). Certaines espèces affectent le magnésium, et vivent sur les calcaires dolomitiques ou sur les sols à serpentine (*Amarica juncea*, *Saxifraga cernuosa*, *Aspidium serpentina*). D'autres, dites *natrophiles*, comme les *Betteraves*, fourragère et sucrière, et beaucoup de plantes C3, sans être à proprement parler des halophytes (§ 7.6a), ont leur croissance améliorée par un apport modéré de Na, en plus du K qui leur reste indispensable.

3. Pour les aspects plus spécialement morphologiques et biochimiques des adaptations, voir notamment le *Biologie végétale* de R. Corchery et M. Messia, coll. *Encyclopédie* de 1997, 1998.

Les minéraux et l'absorption minérale

Soltner, D.

Chapitre de l'ouvrage :

Soltner, D. (1999). Les bases de la production végétale Tome 3: la plante et son amélioration. Paris: Lavoisier (pp. 145-149).

IV - Les minéraux et l'absorption minérale

A NÉCESSITÉ ET RÔLES DES ÉLÉMENTS MINÉRAUX

1 - La composition minérale des végétaux.

L'absorption renvoie à l'atmosphère. Les 3 éléments fondamentaux de la matière vivante :

- le carbone C 40 à 50 %
- l'oxygène O 42 à 45 %
- l'hydrogène H 6 à 7 %

Les autres éléments des "minéraux" sont classés en 2 groupes :

• les **macro-éléments** :

- l'azote N 1 à 3 % de la MS,
- le potassium K 2 à 4 %,
- le calcium Ca 1 à 2 %,
- le magnésium Mg 0,1 à 0,7 %,
- le soufre S 0,1 à 0,6 %,
- le phosphore P 0,1 à 0,5 %.

le sodium Na, le cobalt Co et le silicium Si sont présents en quantité très variable mais pas forcément nécessaires à tous les végétaux :

- les **oligo-éléments** :
- le fer Fe et le manganèse Mn de 10 à 1.000 ppm,
- le zinc Zn, le cuivre Cu et le bore B₀ autour de 10 ppm,
- l'aluminium Al, le nickel Ni, le cobalt Co, le molybdène Mo, l'iode I, le fluor F : entre 1 ppm et 0,001 ppm.

2 - Le rôle des MACROÉLÉMENTS "MÉTALLIQUES" : K, Na, Ca, Mg.

• Le **POTASSIUM** reste dans la plante sous forme d'ions K⁺ très mobiles, dissous dans les liquides intracellulaires notamment dans la vacuole. Ses ions, s'il y en a trop, inhibent dans toute plante, se résument ainsi :

• il maintient la pression osmotique donc la turgescence des vacuoles. Autrement dit sa concentration dans la vacuole avec l'eau par osmose.

• il assure l'équilibre acido-basique de la cellule, évitant son acidification : il contrebalance les ions NO₃ jusqu'à leur entrée de l'ion trinaire ou feuille, le retour des ions K⁺ s'effectue en accompagnant ces anions organiques RCO₂ lorsqu'ils sortent lors de cette réduction. Sans cet accompagnement, ces anions formeraient des acides avec les ions H⁺, il diminue dans certains cas la transpiration, réduisant les risques de dessèchement ;

• et aussi des cations catalytiques, agissant alors comme cofacteur chimique. Le potassium entre dans la constitution de certains enzymes intervenant :

- dans la synthèse des protéines ;
- dans la synthèse de l'ATP ;
- dans la photosynthèse.

• Le **SODIUM**, bien que chimiquement proche du potassium, ne peut le remplacer, il pénètre assez mal dans les cellules végétales qui ont tendance à le rejeter. La plupart des espèces peuvent s'en passer tant qu'elles tolèrent assez bien. En ont particulièrement besoin :

- les Algues marines et les végétaux halophiles, pour maintenir leur pression osmotique ;
- la Betterave dont la croissance est ralentie par son excès en ce minéral.

• les plantes en C₄ (Maïs, blé, sorgho, etc.) et les C₃ (maïs) ;

• Le **CALCIUM**, contrairement au potassium, est peu mobile :

- sa double charge positive le rend facilement absorbable par les membranes cellulaires chargées négativement ;
- de ce fait, il diminue la perméabilité de ces membranes limitant ainsi le péchément du potassium et du fer dans la plante ;
- cet antagonisme peut être bénéfique vis à vis des métaux lourds toxiques ;
- il peut être défavorable dans le cas du fer : l'excès de calcium provoque le chlorose ferrique ;
- le calcium pénètre dans les vacuoles neutralise les acides organiques notamment les acides citrique, malique et tartrique, avec formation de esters ;
- les plantes calciques (Prunier, Myrtille, Rhododéodron, Azalée...) fixent en terre calcine, absorbent un excès de calcium qui les intoxique ;
- enfin l'action oligo-dynamique du calcium existe également : il entre dans la constitution d'enzymes, notamment les ATPases.

• Le **MAGNÉSIUM** est l'élément clé de la conversion de l'énergie lumineuse en énergie chimique :

• c'est le constituant central des molécules de chlorophylle (figure 3-15) ;

• c'est l'activateur principal de la plupart des ATPases, assurant la formation du "courant de charge" qui est l'ATP (tétraphosphate triphosphaté) ;

2 - Le rôle des MACROÉLÉMENTS "MÉTAL-LOÏDIQUES" : N, P, S, Si

Il sont présents dans le sol sous forme d'ions négatifs ou positifs : NO₃⁻, H₂PO₄⁻, HPO₄²⁻, SiO₄⁴⁻. Le sulfate existe aussi sous forme de sulfate HS et S₂. Quant au silicium, il entre aussi sous forme d'ions de plus en plus nombreux, la silice SiO₂.

• L'AZOTE N est le principal élément plastique du grec phos, c'est la lumière, l'ion élément servant à construire les tissus vivants ;

• il est l'un des constituants de l'ADN des virus de plantes, les cellulaires ;

• il sert à construire toutes les protéines du cytoplasme, des membranes, des plastes, en particulier les chloroplastes ;

• il entre aussi dans la constitution des enzymes, substances protéiques du commande de toutes les fonctions horlogères ;

• il s'accumule sous forme de réserves protéiques, principalement dans les graines ;

• A côté de ces formes fortement anioniques (les ferritines) existant dans les végétaux, des formes d'azote plus simples et solubles : les amides, nitrates, l'azote minéral sous forme organique.

Planché 3 89 - L'ABSORPTION MINÉRALE

Figure 3 90 - LES TROIS ORIGINES DES IONS ABSORBÉS

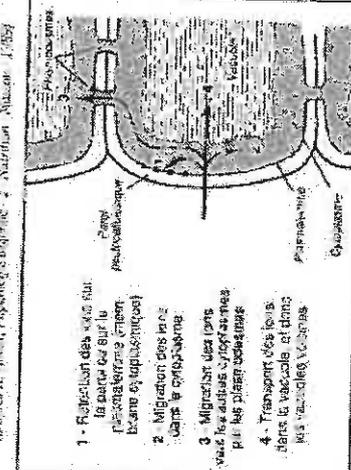
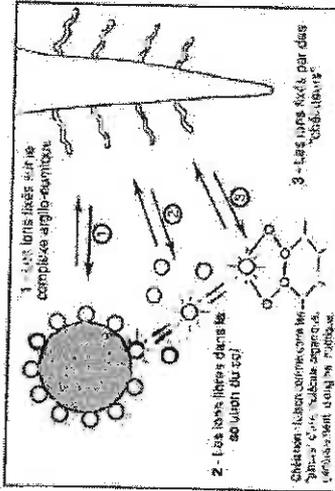


Figure 3 92 - LES TROIS MODES DE PASSAGE DES IONS À TRAVERS LES MEMBRANES

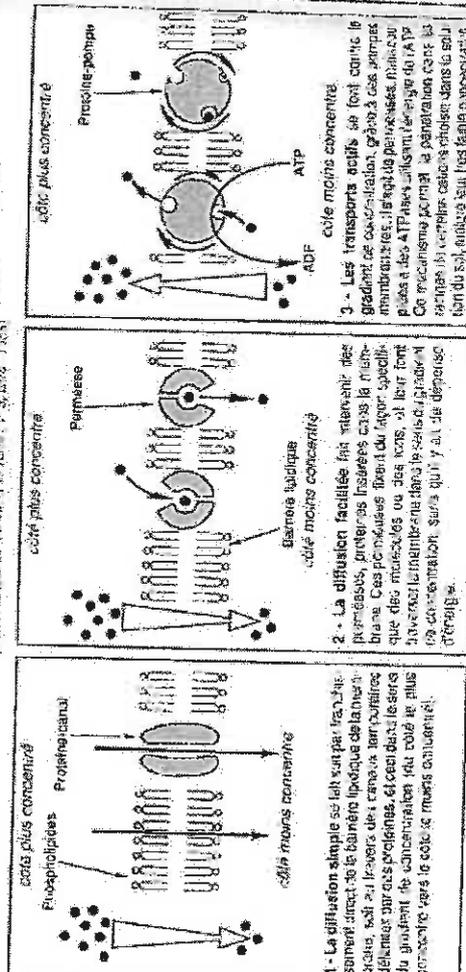


Figure 3 93 - L'INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR L'ABSORPTION DE POTASSIUM K⁺

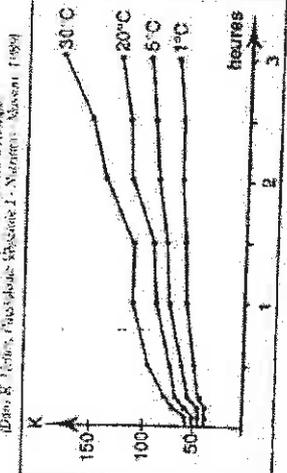
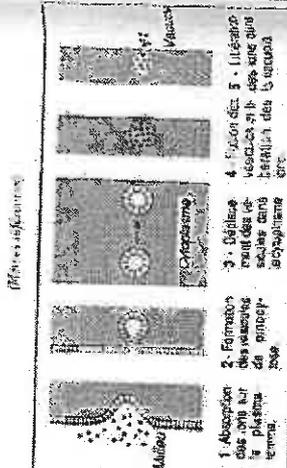


Figure 3 94 - LA PENCYTOSE, UN AUTRE MODE DE TRANSPORT ACTIF DES IONS



B - L'ABSORPTION MINÉRALE

1. Les ions absorbés ont 3 origines (Figure 3 90):

a) La solution du sol. Cela tient entre les particules terreuses. Sa composition varie selon:
- la nature du sol, en particulier son pH;
- la nature de la cochléarite, c'est-à-dire de la flore microbienne.

b) Les ions fixes sur le complexe absorbant, mais qui peuvent être libérés pour être absorbés.

Les chélateurs (ligands: X²⁻, citrate, formate), substances organiques complexes dont le caractère présente des sites de fixation de ions, sont présents en quantité (Fe, Cu, Zn...). Ainsi, en outre, ces éléments métalliques sont en solution, ces éléments sont libérés par la précipitation lorsque le pH s'élève, et les éléments peuvent être directement absorbés sans être libérés préalablement.

2. La vitesse d'absorption varie selon les ions:

- Le plus souvent, la vitesse s'échelonne ainsi: $K^+ > NH_4^+ > Ca^{2+} > Na^+$
- pour les anions: $NO_3^- > Cl^- > H_2PO_4^- > SO_4^{2-}$

Les ions sont inversement absorbés: $H_2PO_4^-$, NH_4^+ , K^+ plus vite, Ca^{2+} et Na^+ plus vite. Ces derniers pénètrent plus vite, Ca^{2+} pénètre plus vite que Na^+ dans les cellules animales et végétales.

L'inversement des engrais azotés, par la rapidité d'absorption de $H_2PO_4^-$ et NH_4^+ , qui compensent leur faible absorption de K^+ et Na^+ sont équilibrés.

3. L'intensité de l'absorption varie:

- avec le pH du sol:

La plupart des sels sont plus solubles en milieu acide que en milieu alcalin. L'acidité favorise plutôt l'absorption. C'est surtout vrai pour les ions phosphorés et les ions Ca^{2+} , PO_4^{3-} , CO_3^{2-} qui dépendent du pH (voir figures 3 91, 3 92). Les racines, en excrétant des ions H^+ , favorisent l'absorption des ions PO_4^{3-} , les plus solubles.

- avec la température et l'aération

Entre 0 et 30°C, la température influence de la même façon que l'absorption et la respiration (Figure 3 93). Ce qui nécessite de l'énergie fournie par la respiration, et que l'aération du sol favorise cette absorption.

- avec la lumière. Si la lumière agit elle-même sur l'absorption, elle la favorise indirectement en augmentant la transpiration.

4. Des mécanismes passifs ou actifs pour expliquer l'absorption des ions?

a) Des mécanismes "passifs", autrement dits passifs, expliquent l'absorption des ions. Mais ces mécanismes ne peuvent pas:

- pénétrer contre un gradient de concentration, c'est-à-dire, la température élevée, l'absorption et la transpiration qui influent la respiration, et du même coup l'absorption.
- Les mécanismes actifs: les "pompes" biologiques.

Ce terme de "pompe" souligne la dépense d'énergie nécessaire pour absorber ou relâcher des ions contre le gradient de concentration, autrement dit en sens inverse de celui que comporterait normalement la loi de l'osmose.

Ces "pompes" sont incluses dans la membrane plasmique et font intervenir de grosses molécules protéiques utilisant l'ATP comme source d'énergie.

On a mis en évidence (Figure 3 92):

- une pompe à Na-K, associant sur un transporteur de Na⁺ et de K⁺ un autre transporteur de Na⁺ et de K⁺ dans les cellules animales et végétales.
- une pompe à flux de protons ou ions H⁺, présente dans les membranes plasmiques des cellules végétales, procaryotes, eucaryotes, et des chloroplastes. Dans ces organismes, elle transporte les ions H⁺ dans des sens opposés (Figure 3 94).

- une pompe à anions notamment Cl⁻ et H₂PO₄⁻.

C'est une propriété de la membrane plasmique d'origine animale et d'origine végétale, c'est-à-dire à l'origine de la pinocytose (Figure 3 94 et planche 1 37).

ALIMENTATION MINÉRALE ET PARTAGE DES RESSOURCES

La rhizosphère, interface entre le sol et la plante

Jaillard, B., Brunel, B., & Mousain, D.

Chapitre de l'ouvrage :

M.-C. Girard, C. Walter, J.-C. Rémy, J. Berthelin, & J.-L. Morel (2005). Sols et environnement Dunod (pp. 306-316).

microbiennes, aussi bien que physico-chimiques, biodisponibilité des éléments minéraux, fertilité et qualité des sols. Les résultats les plus récents confirment l'intérêt de ces connaissances dans le cadre d'une agriculture moderne, respectueuse de l'environnement, meilleure utilisatrice des ressources chimiques et biologiques disponibles au sein des écosystèmes terrestres.

13.2 STRUCTURE ET FONCTIONS DE LA RHIZOSPHERE

13.2.1 Structure de la rhizosphère

Dans les sols, les éléments minéraux sont généralement peu disponibles et leur mobilité est limitée. Pour subvenir à leurs besoins, les plantes ont développé plusieurs stratégies destinées à limiter le poids de cette contrainte : croissance d'un système racinaire puissant et ramifié qui permet d'exploiter un volume de sol important, différenciation d'un cortex racinaire lacuneux qui abrite de nombreux micro-organismes, libres, symbiotiques ou pathogènes, développement de poils racinaires qui augmentent considérablement les surfaces d'échange, mise en place d'organes spécifiques, nodosités ou mycorhizes, qui abritent des micro-organismes symbiotiques dont les plantes tirent profit. Toutes ces stratégies ont pour effet d'augmenter les surfaces de contact et d'échange entre le sol et les plantes, et *in fine* d'établir un continuum biophysique entre le sol, les micro-organismes du sol et les plantes (Callot *et al.*, 1983; Jaillard et Hinsinger, 1993).

13.1 INTRODUCTION

Apparu au début du siècle, le concept de rhizosphère a d'abord rendu compte de la stimulation de la croissance et de l'activité des communautés microbiennes autour des racines. Il est vite apparu que cet « effet rhizosphère » résultait du flux de carbone organique exsudé par les racines qui autorisait cette croissance microbienne. Les premiers travaux ont donc porté sur le développement et l'activité de la microflore rhizosphérique consécutifs à cet apport de nutriments. Quelques précurseurs ont alors montré que la rhizosphère est aussi le siège de processus physiques et chimiques spécifiques liés à l'alimentation hydrique et minérale des plantes. La rhizosphère est alors apparue comme le lieu privilégié des échanges de matière et d'énergie entre les plantes et le sol, un passage obligé de tous les éléments minéraux depuis le sol vers les plantes, et un lieu d'interactions fortes entre les plantes et les micro-organismes du sol.

Depuis 1980, l'étude de la rhizosphère a connu un regain d'intérêt. La rhizosphère est désormais perçue comme un vecteur stratégique dont la connaissance et la maîtrise permettrait un meilleur contrôle du fonctionnement des écosystèmes terrestres. D'un côté, le fonctionnement de la rhizosphère détermine pour une large part la production de la biomasse végétale, tant en quantité qu'en qualité. De l'autre, il contribue à modifier les propriétés des sols : propriétés biologiques, biodiversité et activité



Figure 13.1 Système racinaire du ray-grass (*Lolium multiflorum* L.) observé dans un sol homogène de limon (d'après Kutschera, 1960).



Figure 13.3 Accumulation de carbonates autour d'une racine (R) de pêcher (*Prunus persica* L.) (d'après Jaillard, 1982). Le diamètre de la racine est de l'ordre du millimètre. Lame mince de sol observée en lumière polarisée-analysée. Dans ces conditions, le carbonate de calcium (Ca) apparaît clair sur fond de matrice (m) sombre.

D'autres éléments sont peu disponibles, c'est-à-dire peu abondants, peu mobiles ou fortement retenus par la phase solide du sol. Le prélevement par la plante étant plus important que la fourniture par la phase solide, la concentration en cet élément diminue en conséquence : la rhizosphère s'appauvrit en cet élément. C'est, par exemple, le cas du potassium, élément fortement retenu par le complexe d'échange du sol : sa concentration en solution, de l'ordre de la millimole par litre, peut diminuer au-delà de la micromole par litre au voisinage immédiat des racines.

Le phosphore est un élément peu abondant dans la plupart des sols, de plus très peu soluble. En effet, le phosphore réagit fortement avec les surfaces du sol et forme des précipités très stables avec le calcium, le fer et l'aluminium. Il est de ce fait très peu mobile dans les sols. Il s'ensuit que la concentration en phosphore dans la solution du sol est toujours faible, inférieure au micromole par litre : sa concentration au voisinage immédiat des racines est plus faible encore, au point de ne plus pouvoir être prélevé par la plante. C'est pour cette raison que le phosphore est fréquemment limitant pour la croissance des plantes (chapitre 28).

La rhizosphère est ainsi un lieu de transferts importants d'eau et de solutés. Selon les besoins de la plante et leur disponibilité dans le sol, les solutés peuvent s'accumuler, ou au contraire s'appauvrir de manière marquée dans la rhizosphère selon les besoins de la plante et les conditions de milieu.

13.2.3 Conditions physico-chimiques dans la rhizosphère

Les éléments minéraux sont prélevés par les plantes sous forme d'ions (K^+ , Ca^{2+} , NO_3^- ou NH_4^+ , $H_2PO_4^-$, ...), particules chargées électriquement. Leur prélevement s'accompagne donc d'un transfert de charges (H^+ ou OH^-) entre la racine et le sol qui

compense les déficits électriques engendrés par le prélevement des éléments minéraux. Une plante qui prélève plus de cations que d'anions libère des protons (H^+), et tend donc à acidifier sa rhizosphère. À l'inverse, une plante qui prélève plus d'anions que de cations libère des hydroxydes (OH^-), et tend donc à alcaliniser sa rhizosphère. La variation de pH induite peut atteindre plusieurs unités pH, ce qui est considérable. Au niveau de la rhizosphère, la nutrition minérale se traduit donc à la fois par une diminution de la concentration en solution des éléments prélevés par la plante, ce qui entraîne leur transfert par diffusion depuis le sol vers la racine, et par une modification du pH de la solution du sol. Le sens et l'intensité de cette modification de pH dépendent de plusieurs facteurs liés à la plante, espèce végétale, stade physiologique et statut symbiotique, ou à son environnement (figure 13.4) (Illingsinger et al., 2002 ; Jaillard et al., 2003).

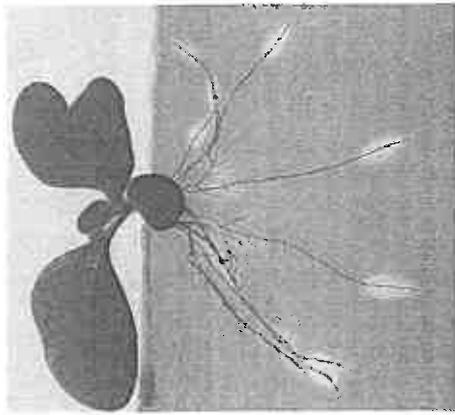


Figure 13.4 Racines de tabac (*Nicotiana glauca*) déficientes en fer déposées sur un gel d'agarose contenant un indicateur coloré à pH, le pourpre de bromocrésol. Les zones claires correspondent à des zones d'acidification préférentielles (d'après Vansuyt et al., 2003).

En outre, différents facteurs, la nutrition azotée de la plante est primordiale. En effet, l'azote représente de l'ordre de 3 % de la masse sèche des plantes. Cet élément se présente dans le sol sous différents états d'oxydo-réduction. Le nitrate (NO_3^-) est un anion très soluble qui réagit peu avec la phase solide du sol : il est donc très mobile, et sa disponibilité dépend directement de sa concentration dans le sol. À l'inverse de cet anion, l'ammonium (NH_4^+) est un cation qui est fortement retenu par le complexe d'échange du sol. Il est peu mobile et sa disponibilité est moindre que celle du nitrate.

Dans un sol cultivé, dont le pH est neutre à alcalin et qui reçoit une fumure azotée, l'azote se trouve sous forme nitrée, et en concentration qui peut être élevée, comprise entre 1 et 10 millimole par litre. Dans ces conditions, la plupart des espèces végétales alcalinisent leur rhizosphère, car le prélèvement en azote sous forme NO_3^- excède le prélèvement en cations, K^+ et Ca^{2+} principalement. À l'inverse, dans de nombreux sols naturels, légèrement acides et pauvres en azote (concentration inférieure à 1 millimole par litre), les plantes acidifient leur rhizosphère. Cette libération de protons résulte d'un prélèvement moindre en anions qu'en cations parce que l'azote est soit faiblement disponible soit sous forme NH_4^+ plutôt que NO_3^- .



Figure 13.5 Empreintes en creux de racines à la surface d'un bloc de calcaire marneux. Chaque empreinte a une largeur de l'ordre du millimètre. Observation à l'œil nu dans un Calcosol (d'après Jallard et Hinsinger, 1993).

L'ensemble de ces processus a donc pour effet de modifier profondément les conditions chimiques du sol environnant les racines. Ils ont pour conséquence de déplacer les équilibres physico-chimiques entre sol et solution, d'inclure des réactions de changement de phase, de mobiliser des éléments fortement liés à la phase solide, voire de transformer, d'altérer ou de dissoudre des minéraux du sol comme le carbonate de calcium (calcaire), le phosphate de calcium (phosphates naturels), voire des silicates (micas, feldspaths) et des oxydes de fer réputés peu solubles (figure 13.5).

13.2.4 Flux organiques et croissance des communautés microbiennes dans la rhizosphère

Organes souterrains des plantes, les racines tirent leur énergie des molécules organiques qu'elles reçoivent des parties aériennes photosynthétiques. Comme tout être vivant, les racines respirent, c'est-à-dire qu'elles prélèvent l'oxygène dissous dans la solution du sol et rejettent l'acide carbonique issu de l'oxydation de ces molécules organiques. Ce processus est renforcé par l'intense activité des micro-organismes qui se développent dans la rhizosphère. Il s'ensuit que la rhizosphère est une région du sol riche en gaz carbonique et pauvre en oxygène dissous. La rhizosphère est le

ce fait un site réducteur, où pourrait même se développer une activité dénitrifiante, réduisant l'ion nitré en oxydes d'azote, voire en ammoniac. L'activité réductrice des racines conduit en outre à la dissolution d'oxydes métalliques, mobilisant ainsi du fer ou du manganèse, mais aussi d'autres métaux dont certains polluants pour notre environnement. Ces processus peuvent d'ailleurs être renforcés par l'excrétion de molécules spécialisées dans la complexation des métaux comme les phytoaldéhydes qui jouent un rôle fondamental dans la nutrition ferrugine des Graminées.

En outre, les racines exsudent d'importantes quantités de substances organiques, sucres, acides aminés ou organiques et muilage. Le muilage consiste en polysaccharides dont on connaît depuis longtemps les propriétés adhésives. Ces molécules agglèment entre elles les particules de sol et améliorent le contact entre la racine et la phase minérale. Mais bien d'autres fonctions commencent seulement à être identifiées, comme le rôle que les exsudats racinaires jouent dans les systèmes de reconnaissance entre racine et micro-organismes. Certains anions organiques comme l'oxalate sont de puissants complexants, d'autres ont une forte affinité pour les surfaces chargées du sol et entrent en compétition avec des anions comme le phosphate, vu que les racines reçoivent l'énergie qui leur est nécessaire sous forme de petites molécules organiques, en particulier de sucres comme le glucose qui diffuse à travers les membranes et les parois cellulaires dans l'environnement des racines. Ce flux de carbone organique facilement biodégradable est à l'origine de l'effet rhizosphère décrit au début du XX^e siècle. Il représente près de 80 % du carbone organique libéré par les plantes dans leur rhizosphère. Ce carbone organique facilement biodégradable constitue le substrat énergétique d'une microflore très riche et diversifiée, bactéries, champignons, protozoaires, et contribue ainsi largement au développement de la vie dans les sols.

Le carbone organique est préférentiellement exsudé ou excrété en différentes parties des racines. Les extrémités des racines, ou apex, sont protégées par une coiffe de cellules, qui s'exfolie au fur et à mesure de la croissance des racines. Ces cellules et les cellules du rhizoderme sont à l'origine d'un important muilage apical, pour lequel le matériel constitué de polysaccharides. Au niveau des zones matures, le flux de carbone est principalement composé de molécules de faible poids moléculaire, comme le glucose ou des acides aminés. Ces molécules issues de la photosynthèse diffusent à travers les membranes plasmiques des cellules vers la rhizosphère. Enfin, les zones les plus âgées des racines subissent diverses agressions physiques ou biologiques, qui entraînent la lyse des cellules du rhizoderme et du cortex. L'ensemble de ces résidus carbonés libérés dans le sol du vivant des racines peut représenter jusqu'à 40 % du carbone total photosynthétisé par les plantes. On les désigne sous le terme générique de rhizodépôts. Ces rhizodépôts se présentent sous de multiples formes, à partir desquelles se développent les micro-organismes du sol. Cette fonction du rhizosphère ont amené certains auteurs à la qualifier d'« oasis » perdue au milieu d'un désert nutritionnel qu'est le sol.

13.2.5 Symbioses rhizobienne et mycorrhizienne

Des travaux déjà anciens ont montré que certains micro-organismes de la rhizosphère vivent en symbiose étroite avec les racines des plantes, allant jusqu'à former des structures racinaires si spécialisées qu'on les désigne sous les termes spécifiques de mycorrhizes et nodosités.

La symbiose rhizobienne consiste en l'association de bactéries du genre *Rhizobium* et apparenté avec des racines de Légumineuse : cette association forme des nodosités sur les racines. Certaines bactéries du genre *Rhizobium* ont la propriété de fixer l'azote atmosphérique N_2 : les nodosités formées par ces bactéries sont spécialisées dans la fixation symbiotique de l'azote atmosphérique. La plante fournit le gîte, sous forme de la nodosité, et le couvert, sous forme de sucres et d'acides aminés. En fixant l'azote, la bactérie fournit à la plante un nutriment qui favorise la croissance des plantes dans la plupart des sols non cultivés. Selon les espèces végétales et les sols, la fixation symbiotique de l'azote permet à la plante de couvrir entre 40 et 80 % de ses besoins. Cette propriété est d'ailleurs utilisée depuis longtemps en agriculture sous la forme de rotation culturale : une Légumineuse est cultivée en tête de rotation, suivie d'une céréale qui profite de l'azote résiduel laissé dans le sol par la Légumineuse. D'une manière plus générale, ce processus est la principale entrée d'azote dans les écosystèmes terrestres. La fixation symbiotique de l'azote a donc une importance agronomique et écologique considérable, et est probablement appelée à retrouver une place centrale dans la gestion durable, à long terme, des écosystèmes terrestres.

La symbiose mycorrhizienne consiste en l'association d'un champignon avec une plante-hôte. Très générale, elle concerne près de 95 % des espèces végétales. On distingue plusieurs grands types d'association. Dans la symbiose ectomycorrhizienne, les hyphes fongiques forment à la surface de la racine un feutrage dense, appelé manéteau mycorrhizien (figure 13.6). Les hyphes pénètrent profondément dans le tissu racinaire sans toutefois pénétrer les cellules du cortex de la plante-hôte. Côté sol, les hyphes du champignon colonisent le volume de sol environnant jusqu'à plusieurs centimètres de la racine. Le champignon assure alors une continuité biophysique entre le système racinaire de la plante et le sol. La symbiose ectomycorrhizienne concerne principalement les arbres forestiers. Dans la symbiose endomycorrhizienne, les hyphes fongiques pénètrent les cellules du cortex de la plante-hôte où elles forment des « arbuscules », sortes de sucroirs intracellulaires, qui augmentent la surface de contact entre les cellules fongiques et les cellules hôtes. La symbiose endomycorrhizienne est très répandue, en particulier chez les plantes herbacées.

Le bénéfice de la mycorrhization pour le micro-organisme est clair : situé au contact même de la source de carbone, il profite au mieux des ressources nutritives mises à disposition par la racine. Le bénéfice pour la plante est parfois moins évident. Si de nombreux travaux ont montré que les champignons mycorrhiziens améliorent la nutrition hydrique et minérale de la plante, le prélèvement du phosphore en particulier, il en est d'autres qui ont mis en évidence un effet dépressif sur la croissance des plantes, peut-être par fuite excessive de carbone photosynthétique. Il est donc important de



Figure 13.6. Ectomycorhizes et réseau extramatriciel de *Rhizopogon roseolus* développé sur le système racinaire d'un jeune pin maritime (*Pinus pinaster*). Les mycorrhizes apparaissent en clair du fait de la forte densité des hyphes fongiques à leur proximité. Elles se prolongent par un réseau fongique extramatriciel qui recouvre la quasi totalité du sol (en sombre).

bien évaluer les performances des différentes associations plante-champignon selon les conditions de milieu.

Plus que d'autres processus, le fonctionnement des symbioses repose sur l'interaction étroite entre les trois composantes que sont le sol, les micro-organismes du sol et la plante. Le sol détermine les conditions physico-chimiques, dont certaines sont indispensables à l'établissement de la symbiose. Pour exemple, l'infection des racines par les *Rhizobium* dépend du pH du sol : elle est inhibée en sol acide. Autre exemple, l'introduction en Europe de certaines espèces végétales comme le soja a en partie échoué sur la domestication de cette symbiose, car les souches bactériennes indigènes ne pouvaient assurer les rendements. Dernier exemple, l'adaptation de certains arbres forestiers aux contraintes écologiques, par exemple la tolérance du Pin noir au coléoptère, repose sur la présence du partenaire fongique.

13.2.6 Conséquences à long terme du fonctionnement de la rhizosphère

On a pu apparemment modestes au niveau de la rhizosphère, les flux de matière et d'énergie impliqués, intégrés sur l'ensemble du sol et renouvelés année après année, sont considérables et susceptibles de transformer une large fraction du sol. Par exemple, une plante transpire plus de 5 fois sa biomasse durant une chaude journée d'été, et près de 500 fois sa biomasse au cours de son cycle végétatif. La présence d'un arbre et végétal multiplie par 20 ou 30 les quantités d'eau évaporées par un sol nu. Une autre raison pour laquelle les plantes transpirent et qu'elles utilisent l'eau sur l'ensemble de la surface (et est des sols où les plantes sont directement responsables de la dissolution

de près de 30 % du calcaire constitutif (Jaillard, 1984). Ce constat amène à considérer que le fonctionnement physico-chimique des sols ne peut être conçu sans prendre en compte l'activité des plantes : les végétaux supérieurs auraient en fait une position centrale dans la plupart des cycles biogéochimiques de notre planète.

Cette multiplicité des fonctions et des partenaires dans la rhizosphère, la diversité des situations et des combinaisons plante/micro-organismes, la complexité des interactions entre processus physiques, chimiques et biologiques qui se déroulent dans la rhizosphère compliquent singulièrement l'étude du fonctionnement de la rhizosphère. Si la plupart des actions exercées par les plantes ont un effet positif sur leur croissance, il en est d'autres dont les effets s'avèrent négatifs pour la plante, par exemple lorsqu'elles conduisent à la libération d'éléments phyto-toxiques comme le manganèse ou l'aluminium. La mise en œuvre de cet arsenal chimique peut également avoir des conséquences néfastes pour l'homme, lorsqu'elles induisent la mobilisation puis le prélèvement et l'accumulation dans la plante de polluants organiques ou minéraux. Actuellement, le principal objectif poursuivi est, en conséquence, de maîtriser les flux minéraux prélevés par les plantes dans le sol, qu'il s'agisse de les optimiser pour améliorer la production agricole dans des conditions de carence ou de faibles niveaux d'intrants, de les maximiser dans le cadre de la **remédiation** de sites fortement contaminés par la culture d'espèces hyper-accumulatrices de métaux, ou au contraire de les minimiser en vue de réduire l'entrée de polluants dans notre chaîne alimentaire. Or, ces flux résultent d'abord de l'aptitude des plantes à mobiliser les éléments minéraux dans la rhizosphère, aptitude éminemment variable selon les espèces et les variétés considérées, selon les partenaires symbiotiques et la biodiversité de la microflore rhizosphérique. La poursuite de cet objectif impose donc de bien connaître le fonctionnement physique, chimique et biologique de la rhizosphère, en particulier d'identifier et quantifier les actions exercées par les racines, les organes symbiotiques et les micro-organismes associés sur leur environnement, et de déterminer les effets de ces actions sur la disponibilité des éléments minéraux dans la rhizosphère.

13.3 DÉMARCHES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

13.3.1 Observation au champ de la rhizosphère

La rhizosphère est par définition la région du sol directement soumise à l'action des racines. La méthode d'échantillonnage la plus immédiate consiste donc à arracher une plante, puis à secouer délicatement son système racinaire pour en faire tomber les particules de sol. Les particules de sol qui adhèrent encore aux racines sont considérées comme rhizosphériques par nombre d'auteurs. L'adhésion aux racines de ces particules résulte de l'action combinée de divers éléments, comme la présence de poils racinaires ou d'hyphes fongiques, et l'exsudation de polysaccharides. Les différents organes symbiotiques, nodosités et mycorhizes, sont également visibles à l'œil nu. Simple et rustique, cette méthode permet de collecter du matériel rhizosphérique

ELABORATION DU RENDEMENT

Analyse intégrée des rendements du blé tendre et de leurs causes de variation dans un réseau de parcelles d'agriculteurs du Thymerais

Leterme, P., Manichon, H., Roger-Estrade, J., & Buisson, O.

Article de journal :

(1994) *Agronomie*, 4(6), 341-361.

MINISTÈRE de L'AGRICULTURE
STATION de GENÉTIQUE
et d'AMÉLIORATION des PLANTES
INRA B.V. 1540
21034 DIJON CEDEX
FRANCE

Agronomie

Analyse intégrée des rendements du blé tendre et de leurs causes de variation dans un réseau de parcelles d'agriculteurs du Thymerais

P Leterme ^{1*}, H Manichon ², J Roger-Estrade ³

avec la collaboration technique d'O Buisson ⁴

¹ INRA, BP 29, F35650 Le Rheu;

² CIRAD, BP 5035, F34032 Montpellier cedex 1;

³ INA-PG, F78850 Thiverval-Grignon;

⁴ INRA, BP 57, F49071 Beaucouzé cedex, France

(Reçu le 22 février 1994 ; accepté le 20 juillet 1994)

Résumé — Cette note présente une démarche de diagnostic global de la culture du blé pratiquée à l'échelle d'une petite région. Les blés étudiés sont cultivés derrière 2 groupes de précédents (blé ou non-blé) en limons caillouteux ou non en Thymerais (Eure-et-Loir, à 80-100 km à l'ouest de Paris). On montre que, dans beaucoup de parcelles, le fonctionnement du couvert végétal est déjà perturbé avant la montaison, notamment pour des raisons sanitaires. Durant la montaison, le facteur limitant majeur est l'alimentation hydrique. À cette époque, l'effet du milieu domine l'effet du système de culture qui malgré tout existe essentiellement par sa composante succession de cultures : l'état sanitaire des blés sur blé apparaît fréquemment défavorable. L'effet de la sécheresse persiste lors du remplissage des grains mais est d'autant plus fort qu'il existe d'autres caractères défavorables (état structural du sol, états sanitaires des tiges et racines, verse). On observe que les précédents blé induisent plus de risques d'apparition de caractères défavorables que les précédents non-blé, risques renforcés par les semis tardifs et la culture en terres caillouteuses. En conclusion, on note qu'il n'existe pas de relation stricte entre les rendements et les variables décrivant le système de culture et/ou le milieu. On peut cependant dire que ces dernières conduisent à des niveaux de risque différenciés, dont l'extériorisation dépend du climat, et donc de la date de semis.

diagnostic cultural / blé tendre / système de culture / élaboration du rendement / modélisation

Summary — *Yield analysis of wheat grown in an on-farm field network in Thymerais (France). This paper presents a methodology of analysing yield variations of wheat grown in on-farm fields. The study takes place in 'Thymerais', a region at about 80-100 km in the west of Paris. The wheats studied were grown after 2 groups of previous crops (wheat or non-wheat). The soils are silty and the fields may be stony. In many fields, we can notice an early reduction of crop growth, before spring stem elongation, mainly for sanitary causes. During the stem elongation, the main limiting factor is water nutrition. At present, the environmental effect is more important than that of cropping systems. Nevertheless, the latter exists mainly by its crop rotation component: the sanitary state of the wheat behind*

* Correspondance et tirés à part

wheat is often deficient. Drought prevails in summer, during grain filling, with larger consequences when there are other limiting factors (soil structure, stem and root sanitary states, and lodging). We observe that wheat as a precedent induces higher risks of yield limitation, these risks being increased by late sowings and stony fields. In conclusion, we notice that there is not an exact relationship between yields and cropping systems and/or environment characteristics. However, we can say that these induce different levels of risk, whose exteriorisation depends on weather and sowing date.

crop diagnosis / wheat / cropping system / yield elaboration / modelling

INTRODUCTION

La nécessité d'une analyse intégrée des rendements réalisés en culture de blé provient des inquiétudes formulées par nombre d'agriculteurs concernant la «fertilité» de leurs parcelles conduites en rotations céréalières intensives, et plus globalement la pérennité de leurs systèmes de culture. Des diagnostics thématiques (sanitaire, chimique...) ont alors été mis en œuvre (INRA, 1986) mais se sont heurtés à des problèmes de confusion d'effets et aux nombreuses interactions existant au sein d'un écosystème cultivé. En conséquences, l'Office national interprofessionnel des céréales (ONIC) a initié entre 1984 et 1987 une démarche destinée à intégrer à l'échelle de la parcelle les enseignements tirés de ces études analytiques. Cette étude s'est articulée autour de 3 volets : le premier a consisté à choisir une région d'étude et, en son sein, des situations suffisamment variées pour formuler un diagnostic concernant les rotations céréalières intensives, définies comme ayant plus de 2 tiers de céréales dans la rotation et conduites avec des niveaux élevés d'intrants (Capillon *et al*, 1985). Le deuxième volet a consisté à tester en stations expérimentales la pertinence et la puissance des méthodes de diagnostic disponibles (Leterme, 1987a). Le troisième volet a consisté à mettre en œuvre en vraie grandeur ces méthodes lors de la campagne 1986/1987 dans les situations préalablement définies : 55 parcelles de blé (cultivées avec 2 variétés : Festival et Fidel) dans une petite région du nord du département d'Eure-et-Loir ; le Thymerais. L'objectif de cette note est de présenter ce troisième volet.

Les principes d'analyse employés peuvent se résumer en 4 points :

i) Mettre en évidence les dysfonctionnements de chaque parcelle de blé en comparant les valeurs observées de certaines caractéristiques du peuplement et des valeurs potentielles de référence de ces mêmes caractéristiques. Ces dernières sont établies par modélisation ou à défaut, col-

lectées dans des expérimentations *ad hoc* (Leterme, 1987b).

ii) Caractériser les états du milieu (climat, composantes physiques, chimiques, biologiques du sol) où poussent les blés étudiés, ainsi que l'état des capteurs (feuilles, racines).

iii) Établir les relations entre ces 2 ensembles de données, pour définir les états du milieu ou des capteurs responsables des dysfonctionnements observés.

iv) Enfin, chercher les liaisons entre les états s'avérant défavorables (donc à éviter) ou au contraire favorables (à rechercher) et les caractéristiques de systèmes de culture.

Au-delà du cas particulier de l'étude présentée, la méthodologie utilisée se veut exemplaire pour toute action de diagnostic utile au développement.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Méthodologie de l'analyse des rendements et du diagnostic cultural

Bases et principes de l'analyse des rendements

L'organogenèse aboutit à la formation d'un certain nombre d'organes (épis, grains par exemple, qui correspondent aux composantes du rendement) et la croissance à des biomasses. Ces 2 phénomènes sont en étroite interdépendance. Ce sont les variables qui les caractérisent qui seront utilisées selon le principe d'analyse n° 1 introduit ci-dessus.

Production potentielle de biomasse

Elle résulte de la transformation du rayonnement solaire intercepté par les feuilles. De nombreux travaux ont montré la relation existant entre croissance en matière sèche et rayonnement solaire (Monteith, 1972, 1994 par exemple). Pendant une période donnée, le niveau de rayonnement incident n'étant généralement pas modifiable par l'agriculteur, l'accroissement de biomasse, que son interception et son absorption permettent,

peut être qualifié de potentiel, si l'efficacité de conversion est maximale (Amir et Sinclair, 1991). En accord avec la littérature (Gosse *et al.*, 1986), nous avons considéré :

$$MS = 2 I$$

avec MS, la biomasse aérienne synthétisée en g/m^2 et I, le rayonnement intercepté en MJ/m^2 . L'efficacité de conversion a été prise égale à 2 g de MS/MJ : cette valeur représente une moyenne sur le cycle de la culture. Nous avons appliqué cette relation du début montaison jusqu'à la récolte sans tenir compte des baisses d'efficacité d'interception du rayonnement de fin de cycle liées à la sénescence des feuilles. De même, nous n'avons pas tenu compte du défaut éventuel de croissance au début de la montaison qui peut conduire à une efficacité d'interception limitée. Au début montaison, les biomasses observées varient de 50 à 200 $g \cdot m^{-2}$, ce qui correspond à des indices foliaires de 1 à 4 (Meynard, 1985). On peut associer à ces valeurs des efficacités d'interception du rayonnement de l'ordre de 40 à 80% en appliquant le modèle de Monsi et Saeki (Szeicz, 1974) et compte tenu d'un coefficient de transmission K du rayonnement au sein du couvert de blé estimé à 0,45 par Thorne *et al.* (1988). Il faut par ailleurs considérer que la biomasse varie très rapidement à cette époque (multipliée par 1,8 et 2,5 en respectivement 80 et 140 degrés-jour selon Masie (1980)). Enfin, on observe généralement une relation négative entre indice foliaire et efficacité de conversion du rayonnement intercepté (Norman et Arkebauer, 1991) : à faible indice foliaire, l'erreur faite en considérant une efficacité d'interception égale à 1 sera donc partiellement compensée par le fait de ne pas augmenter l'efficacité de conversion. L'absence de données précises d'indice foliaire et la volonté de déterminer une valeur potentielle, ne souffrant donc pas de sous-estimation, nous ont conduits à adopter une efficacité d'interception égale à 1 dès le début montaison pour toutes les parcelles. Ces hypothèses conduisent ainsi à une surestimation de la quantité de rayonnement interceptée par la culture, amenant une surestimation des biomasses potentielles, et donc des écarts aux potentiels, calculés à partir des biomasses réelles.

La quantité de rayonnement solaire incident entre la floraison et la maturité est particulièrement importante : elle nous indique le rendement maximal que l'on peut atteindre, sous l'hypothèse que l'essentiel de l'accumulation de biomasse post-floraison, correspondant au remplissage des grains, résulte de la photosynthèse réalisée au même moment (O'Leary *et al.*, 1985 ; Groot et Spiertz, 1990).

Compte tenu des hypothèses sur les valeurs d'efficacité d'interception et de conversion que nous avons utilisées, les niveaux de biomasse potentiels calculés sont certainement surestimés. Nous faisons l'hypothèse que ce biais est relativement peu variable d'une situation à l'autre, sans que nous ayons la possibilité de le vérifier. Ce défaut de paramétrage constitue une limite actuelle de la démarche.

Composantes du rendement

Le cycle de la culture est constitué d'étapes dont le fonctionnement est sanctionné par la formation de nouveaux organes, pouvant s'interpréter chacun comme un niveau de ramification du précédent organe. On a ainsi :

- le nombre de pieds/ m^2 (NP) ;
- le nombre d'épi/pied (NEPP), premier niveau de ramification ;
- le nombre de grains/épi (NGPE), deuxième niveau de ramification ;
- la dernière composante a un statut particulier : c'est le poids individuel du grain (PM).

Le produit de ces 4 composantes est égal au rendement. Le produit des 3 premières est égal au nombre de grains par m^2 (NG).

Le niveau atteint par une composante va résulter de la qualité du fonctionnement du peuplement pendant la période où elle se détermine et de la valeur de la composante antérieure rapportée à l'unité de surface, c'est-à-dire exprimée à l'échelle où se réalise l'exploitation du milieu par le peuplement. En effet, même si les phases d'élaboration des composantes successives ne sont pas complètement disjointes, c'est en termes de compétition pour les ressources du milieu qu'il faut mener l'analyse de leurs niveaux. Dans un milieu donné, lorsque la compensation est parfaite, on a une relation hyperbolique entre les valeurs des composantes successives, quand on exprime la première par unité de surface (A) et la seconde (B) par unité de A (fig 1). Par exemple, A sera le nombre de grains par m^2 et B, le poids par grain. Le produit C (= AXB) correspondra ici au poids de grain par m^2 , c'est-à-dire au rendement. L'hyperbole est le lieu des points qui correspondent à un produit constant. Sa position, c'est-à-dire la valeur de C, dépend des ressources offertes par le milieu et des possibilités d'utilisation de ces ressources par le végétal grâce à ses capteurs (feuilles, racines). Le schéma est complété par le fait que chaque composante de type B présente une valeur maximale B_x indépassable, liée au génotype. La production constante de C ne peut être atteinte que si A dépasse un seuil noté A_0 ; sous ce seuil, C est limité

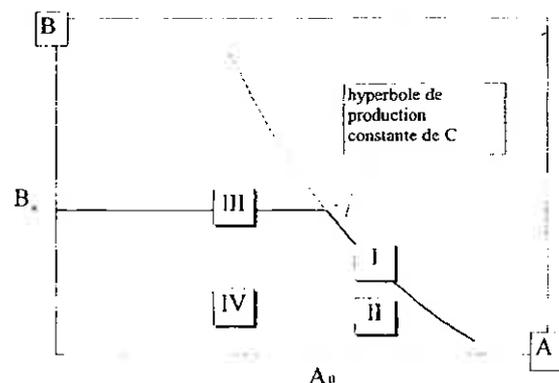


Fig 1. Principe d'analyse de la relation entre 2 composantes successives A et B (par exemple NG et PM).

car la valeur de B est bornée supérieurement par B_x . Nous avons représenté, sur la figure 1, 4 positions fictives de parcelles : I, II, III, IV.

– En I, la parcelle réalise la production de C maximale permise par le milieu : toute augmentation d'A se serait traduite par une diminution de B. L'effectif minimal d'A permettant d'atteindre ce maximum est A_0 , seuil au-delà duquel apparaît une compensation complète entre composantes.

– En II, la parcelle n'atteint pas le maximum de C bien que la valeur d'A soit suffisante ($A > A_0$). La limitation doit être recherchée parmi les conditions qui régnaient lors de l'élaboration de B.

– En III, le maximum de C n'est toujours pas atteint, mais c'est à cause d'un effectif de A limitant ($< A_0$) ; B est, quant à lui, au maximum possible B_x . C'est donc dans les phases antérieures à l'élaboration de B qu'il faut rechercher l'origine de la limitation.

– En IV, C est très limité, à cause des 2 composantes successives : A est inférieur à A_0 et B est inférieur à B_x ; des dysfonctionnements se sont manifestés lors des phases d'élaboration des 2 composantes.

Ainsi, lors du remplissage des grains aboutissant finalement au rendement, les ressources maximales seront au moins égales aux produits de la photosynthèse résultant d'une utilisation totale du rayonnement entre la floraison et la maturité. Nous situant par définition au potentiel, les réserves carbonées n'interviendront que peu (Groot et Spiertz, 1990) et la sénescence des feuilles sera très tardive et n'induera pas de baisse importante de l'efficacité d'interception. L'efficacité de conversion sera maintenue à 2 g de MS/MJ, la composition biochimique des grains de blé n'impliquant pas une baisse sensible de cette efficacité comme ce serait le cas, par exemple, pour les oléagineux à haut contenu énergétique ; cette baisse éventuelle serait par ailleurs plus ou moins compensée par

le fait que la croissance est exclusivement aérienne à cette époque, et qu'il n'y a donc plus d'affectation de matière aux racines (Gosse *et al*, 1986). Ce calcul nous permet ainsi de fixer une estimation du rendement maximal qu'il est possible d'atteindre, compte tenu du climat radiatif et des dates de réalisation des stades.

Si le rendement réel est inférieur au potentiel, on en déduira qu'il a été limité par les composantes NG et/ou PM que l'on analysera selon la figure 1 ($A = NG$, $B = PM$, $C = \text{rendement}$). Le niveau de chaque composante pourra être ainsi déclaré limitant ou non. Ensuite NG sera jugé en référence à la matière sèche végétative accumulée durant la montaison et au nombre d'épis par m^2 (NE). Puis seront analysés successivement NE en référence au niveau de biomasse accumulée au début de la montaison (BA1), et BA1 en référence au nombre de pieds par m^2 (NP) et à la date de semis. Les principes utilisés pour NE et BA1 seront alors présentés.

Établissement de diagnostics sur les écarts aux potentiels

La figure 2 schématise le déroulement de la démarche.

Rendement réalisé

Comme nous l'avons signalé plus haut, et sous les hypothèses formulées, nous avons déterminé le rendement en grain potentiel (Rp) en considérant que tout le rayonnement incident entre la floraison et la maturité était absorbé et converti en biomasse accumulée dans les grains. En conditions optimales, la durée de fonctionnement a été évaluée à 725 degrés-jour (Gate et

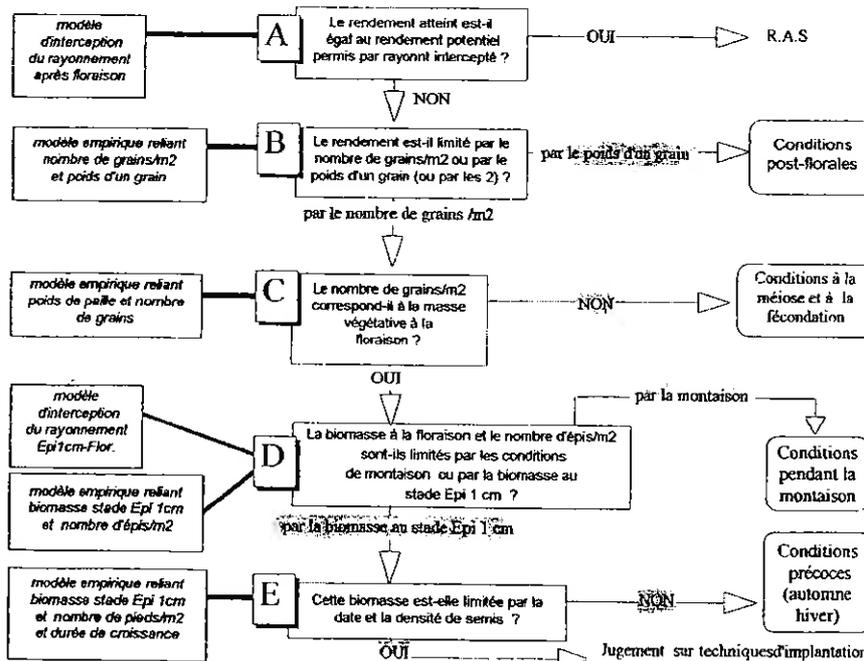


Fig 2. Déroulement du diagnostic.

Masse, 1988), valeur stable avec la date de floraison et la variété (étape A de la figure 2).

Quand il y avait un écart entre rendements potentiel et réalisé (Rr), nous avons étudié les relations entre le poids d'un grain et le nombre de grains par m² (NG) de la manière présentée plus haut. Le défaut de rendement imputable à un défaut de remplissage des grains a été estimé par le rapport (noté DeltaR) entre le rendement réalisé et le rendement que l'on aurait obtenu avec le même nombre de grains et le poids individuel de grain correspondant à l'hyperbole de production maximale (cas II de la figure 1) ou celui correspondant au poids de mille grains maximal de la variété (cas IV de la figure 1). Ce défaut de rendement a été mis en relation avec les états du milieu et de la végétation qui régnaient après la floraison : conditions d'alimentation hydrique, états structuraux du sol, état sanitaire des racines, des tiges, verse (étape B). Le défaut de rendement non imputable au remplissage des grains est donc dû à un nombre de grains insuffisant. Le diagnostic sur les causes de cette insuffisance fait l'objet des parties suivantes.

Nombre de grains/m²

Le nombre de grains potentiel est étroitement corrélé à la matière sèche végétative élaborée à la floraison (Masle, 1986 ; Meynard et Sebillotte, 1994). Celle-ci est proche du poids de paille, balles et rachis mesurable à la récolte (Masle, 1980 ; Pluchard, 1989). Nous avons donc utilisé ces poids pour estimer dans chaque parcelle le nombre de grains potentiel, en utilisant des relations variétales déterminées antérieurement ou, à défaut, dans un dispositif expérimental qui sera présenté plus bas.

Si le nombre de grains/m² est inférieur au potentiel, il peut être limité par les phénomènes perturbant la fertilité de l'épi : l'organogenèse florale peut avoir été défectueuse, mais nous avons privilégié les problèmes pouvant intervenir à la méiose ou à la fécondation (Masle, 1986). Deux critères ont donc été examinés : la température minimale le jour de la méiose (180 et 200 dj avant floraison respectivement pour Festival et Fidel d'après Gate et Masse, 1988) et la satisfaction des besoins hydriques dans les 10 j encadrant la méiose et la floraison (étape C). Dans la mesure où ces facteurs apparaîtraient reliés aux caractéristiques de la végétation, il y aurait présomption d'effet sans pour autant pouvoir conclure. En effet, tout autre facteur corrélé à ceux pris en compte pourrait être tenu pour responsable. C'est le cas par exemple des bas niveaux de rayonnement au moment de la méiose, dont l'occurrence est confondue avec celle des basses températures (Demotes, thèse en cours).

Si le nombre de grains/m² est égal au nombre de grains potentiel permis par la biomasse végétative mais est cependant limitant du rendement, la seule source de limitation à invoquer réside dans le niveau de cette biomasse. Étant constituée par les tiges, balles et rachis des épis, elle est de fait très liée au nombre d'épis par m². En effet, à l'échelle du m², les périodes étant les mêmes, les facteurs qui jouent sur la croissance végétative joueront aussi sur l'élabora-

tion du nombre d'épis. On peut ajouter par ailleurs que, durant la montaison, les facteurs pénalisant le fonctionnement du peuplement joueront davantage en modifiant le nombre d'épis qu'en modifiant le poids moyen des parties végétatives de chaque épi. On retrouve ici l'expression d'une loi assez générale qui veut que ce soit plus les nombres d'organes reproducteurs que leurs tailles (ou leur qualité) qui soient affectés par une altération des conditions de fonctionnement des peuplements (Leterme, 1985 et Maillet, 1992 sur colza ; Navarro-Garza, 1984 sur maïs par exemple). En dehors de situations extrêmes, c'est ce qui permet de comprendre la stabilité des indices de récolte.

Biomasse végétative à la floraison et nombre d'épis/m² (NE)

La biomasse mesurée est comparée au niveau potentiel d'accroissement de MS résultant de l'interception et la conversion totales du rayonnement solaire incident entre le stade «épi 1 cm» et la floraison, qui s'ajoute à la biomasse déjà existante au stade «épi 1 cm». Le nombre d'épis est potentiellement fixé par la biomasse au stade «épi 1 cm» (BA1) selon des relations variétales, déterminées antérieurement ou dans le dispositif expérimental d'établissement des références (voir plus bas).

Si le nombre d'épis/m² est limitant, l'analyse permet de savoir à quel moment du cycle est liée cette limite (étape D) :

- soit pendant la phase de montaison. Le nombre réel d'épis formés est comparé au nombre d'épis potentiel permis par la biomasse au stade «épi 1 cm». On considère que le potentiel est atteint quand l'écart est inférieur à 12% (Meynard, 1989). Le défaut de réalisation de ce potentiel sera principalement mis en rapport avec les conditions d'alimentation hydrique pendant la montaison, les quantités d'azote disponibles estimées sur les bases du bilan prévisionnel de l'azote (Meynard, 1987), l'état structural de la couche labourée (Manichon *et al*, 1988) et l'état sanitaire des racines aux stades «épi 1 cm» et floraison ;
- soit avant le stade «épi 1 cm». Le nombre d'épis peut être limitant parce que BA1 est trop faible.

Biomasse au stade «épi 1 cm» (Étape E)

La valeur de BA1 est déterminée principalement par le nombre de pieds/m² et la durée entre levée et stade «épi 1 cm» exprimée en somme de températures (base 0). Les modalités d'implantation de la culture (date et densité de semis) sont donc très importantes. Nous considérerons aussi les états structuraux du sol (Manichon *et al*, 1988) et les états sanitaires des racines séminales (Huet, 1988).

Notons que suivant cette analyse, le niveau atteint par chaque composante est relié au contexte de son élaboration. Ce n'est pas la comparaison des valeurs absolues observées dans les parcelles qui permet de formuler les jugements parcellaires mais les écarts aux valeurs potentielles que les composantes auraient atteintes s'il n'y avait pas eu de dysfonctionnement.

Application au réseau de parcelles étudiées

Zone d'étude

La zone d'étude représente un quadrilatère d'environ 10 km d'est en ouest et 15 km du nord au sud, situé dans le Thymerais à une vingtaine de km à l'ouest de Dreux. Le réseau de parcelles étudiées, choisies chez des agriculteurs représentatifs de la diversité des systèmes de culture pratiqués dans la région (Capillon *et al*, 1985), comprend 55 parcelles, cultivées avec 2 variétés : Fidel et Festival. Dans ces sols (limons lessivés ou dégradés sur argile à silex), la texture est limoneuse avec une teneur en argile croissant avec la profondeur. Deux grandes catégories de parcelles peuvent être distinguées à partir de la teneur en éléments grossiers. Ce critère a été retenu pour stratifier le milieu car il implique probablement des comportements de sols différents ; réserve utile, état structural, dynamique hydrique. Par ailleurs, la conduite de la sole de blé en tient compte : la fréquence des monocultures longues est plus grande en sols caillouteux, les parcelles y sont semées soit en premier, soit en dernier. On a ainsi 27 parcelles sans cailloux et 28 parcelles qui sont au contraire très caillouteuses dès la surface. L'enracinement peut être limité par des zones indurées (grisons) situées à des profondeurs variées et qui limitent la circulation verticale de l'eau. Les réserves utiles maximales s'étaient de 40 à 180 mm.

Les blés étudiés, représentatifs des différents cas existant dans la région (Capillon *et al*, 1985) sont cultivés derrière au moins 2 blés consécutifs (28 parcelles) et derrière pois, tournesol ou colza d'hiver (27 parcelles). Les dates de semis pratiquées s'échelonnent du 1/10 au 7/11, les dates de floraison du 1/6 au 15/6.

Le tableau I présente la répartition des parcelles selon les précédents, terrains (caillouteux ou non), dates de semis et variétés.

Acquisition des données dans les parcelles du réseau

Caractéristiques du milieu

Climat

Les données météorologiques sont collectées dans 3 micro-stations pour les précipitations et les températures, implantées au nord, au milieu et au sud de la zone. Chaque parcelle est «dotée» des données climatiques recueillies dans la station la plus proche. Les données d'ETP et de rayonnement global ont été obtenues à la station de la Météorologie nationale de Trappes (Yvelines), distante d'environ 50 km de la zone.

Terrains

Au sein de chaque parcelle, nous avons délimité une zone de terrain homogène (appelée station) d'environ 500 m² dans laquelle toutes les observations de végétation et de milieu ont été réalisées.

L'état chimique des sols a été évalué par l'analyse d'un échantillon composite constitué à partir de 10 prises réparties dans chaque station.

Des analyses nématologiques ont été effectuées pour rechercher les nématodes à kystes *Heterodera avenae* (Rivoal et Marzin, 1988). Un échantillon de sol d'environ 2 kg a été prélevé dans chaque parcelle (réunion de 10 prises de 200 g prélevées dans la station étudiée). La recherche et le comptage d'*Heterodera avenae* ont été effectués sur sol séché au laboratoire.

Un profil cultural a été réalisé durant la montaison dans une zone représentative de chaque station selon la méthode décrite par Manichon et Gautronneau (1987). Cinq types de profils ont été constitués à partir de 2 critères structuraux : le degré de fragmentation des bandes de labour et l'importance des tassements créés par le semis. L'observation des enracinements du blé montre que, parmi ces 5 types, 2 apparaissent contraignants : il s'agit de tous les profils présentant des tassements intenses (état interne des mottes de

Tableau I. Répartition des parcelles selon terrains, précédents, dates de semis et variétés.

Variété	Terrains caillouteux				Terrains non-caillouteux			
	Précédent blé (B)		Précédent non-blé (NB)		Précédent blé (B)		Précédent non-blé (NB)	
	Semis précoce	Semis tardif	Semis précoce	Semis tardif	Semis précoce	Semis tardif	Semis précoce	Semis tardif
Fidel	0	1	0	2	0	0	0	7
Festival	7	7	5	6	7	6	4	3

Semis précoce : avant le 9/10 ; semis tardif : après le 10/10.

type Δ) sur plus de 50% du volume de la couche labourée (Manichon *et al.*, 1988).

Des fosses pédologiques ont été creusées dans chaque parcelle après la floraison : elles ont permis de caractériser le sol en profondeur et de mesurer la profondeur maximale d'enracinement. Ces données ont permis d'estimer la réserve utile (RU) dans chaque parcelle. La satisfaction des besoins en eau est évaluée entre le stade «épi 1 cm» et la maturité à partir du calcul de l'évolution de la réserve en eau du sol (R) selon les équations suivantes où l'indice i représente le jour, RU la réserve maximale, P et ETP respectivement les pluies et évapotranspiration potentielle :

– $R = RU$ le 15/04, compte tenu de l'enracinement et du climat hivernal ;

– si $0 < R_{i-1} \leq RU$: $R_i = R_{i-1} + P_i - ETP_i$;

– si $R_{i-1} = 0$, alors $R_i = P_i - \inf(P_i, ETP_i)$, R_i étant borné inférieurement par 0 et supérieurement par RU .

L'indice de satisfaction hydrique (ISH) est estimé pour le jour i par :

– 1 si $R_i > 0$;

– $[\inf(P_i, ETP_i)] / ETP_i$ si $R_{i-1} = 0$.

Les valeurs journalières sont sommées sur la période considérée pour calculer l' ISH moyen de la période.

L'azote disponible est estimé en appliquant les références utilisées pour l'application de la méthode des bilans prévisionnels (Taureau, 1987).

Caractéristiques de la végétation

Rendement et composantes du rendement

Deux sous-stations d'environ 250 m² ont été mises en place dès l'automne dans chaque station. L'une est mise en réserve pour la récolte et l'autre reçoit un réseau de 24 placettes (2 rangs contigus sur 50 cm de long) sur lesquelles nous avons compté le nombre de pieds pour évaluer le peuplement.

Douze placettes (tirées au sort dans les 24) ont été prélevées aux environs du stade «épi 1 cm» pour évaluer la biomasse sèche par m². Une correction faite à partir de la longueur réelle de la tige et de l'épi permet d'évaluer la biomasse au stade «épi 1 cm». D'après Meynard (1985), lorsque la longueur «tige + épi» est comprise entre 8 et 18 mm, la biomasse est proportionnelle à cette longueur. Une simple règle de 3 permet ainsi de corriger les biomasses mesurées pour estimer la biomasse au stade «épi 1 cm». On estime par ailleurs la date de réalisation du stade «épi 1 cm» dans chaque parcelle à partir de la relation observée, au niveau de l'ensemble des parcelles d'une même variété, entre longueur «tige + épi» et somme de température (base 0) depuis le semis. Il faut noter que les corrections qui ont été ainsi faites sont toujours restées limitées.

Les 12 autres placettes sont prélevées à maturité pour mesurer le poids sec de grains, le poids sec de balles et pailles, le poids de 1 000 grains et le nombre d'épis.

Le rendement est mesuré directement par la pesée du grain récolté lors du passage de la moissonneuse-

batteuse de l'agriculteur dans la première sous-station sur une longueur de 50 m balisée par nos soins. Cela représente une surface homogène de 180 à 210 m² selon la machine.

Ces données permettent de calculer l'indice de récolte et le nombre de grains par m².

Observations complémentaires

Les tailles herbacées présentes aux environs du stade «épi 1 cm» ont été observées sur 50 plantes par parcelle, prélevées au hasard en dehors des placettes (10 séquences de 5 plantes). La confrontation entre les rangs des feuilles et les talles présentes permet de mettre en évidence et de dater d'éventuels arrêts du tallage herbacé. Compte tenu du niveau de BA1 observé et de la date d'arrêt du tallage, on peut estimer si cet arrêt du tallage s'est réalisé alors que la biomasse dépassait 50 g/m² – auquel cas on le qualifie de normal – ou non, ce qui signifie un arrêt prématuré. On a alors un symptôme de dysfonctionnement. Sur ces plantes ont été réalisées les mesures de longueur «tige + épi» utilisées pour préciser la date de réalisation du stade «épi 1 cm».

L'état sanitaire des racines a été observé à 2 époques (Huet, 1988) : au stade «épi 1 cm» et 10 à 24 j après la floraison. Des prélèvements à la bêche de 5 plantes contiguës ont été effectués à ces 2 dates dans chaque parcelle en 10 endroits. Chaque échantillon est ensuite congelé. Les observations suivantes sont faites au niveau de chacune des plantes.

Au 1^{er} prélèvement :

– nécroses et anomalies morphologiques en distinguant les systèmes séminal et adventif ;

– état sanitaire : piétin-verse, fusarioses, rhizoctone, mouche grise.

Au 2^e prélèvement :

– nécroses et anomalies morphologiques en distinguant les systèmes adventif et d'ancrage ;

– identification et importance des maladies de la base des tiges.

La verse est estimée pour chaque placette prélevée à la récolte par l'évaluation visuelle du pourcentage de tiges couchées à plus de 45°.

Outre la date de réalisation du stade «épi 1 cm», nous avons daté la floraison en estimant qualitativement le nombre de tiges fleuries (étamines déhiscentes) lors de passages dans les stations tous les 2 j. Par interpolation entre 2 dates successives nous avons estimé le jour où la moitié des épis étaient fleuris ; la précision sur la datation est de l'ordre de la journée. Les dates de méiose et de maturité sont estimées en appliquant des écarts de somme de température par rapport à la date de floraison tirés de la bibliographie (Gate et Masse, 1988).

Dispositif expérimental complémentaire

Afin de paramétrer les relations variétales potentielles qui nous sont nécessaires comme références pour le diagnostic, nous avons mis en place à Grignon

(Yvelines), à une cinquantaine de km du réseau de parcelles, une expérimentation avec les 2 variétés Fidel et Festival (Leterme, 1987b). Le dispositif est installé à l'automne 1985 sur un sol limono-argileux (22% d'argile) reposant sur du loess calcaire apparaissant vers 70 cm ; la réserve utile de ces sols est d'environ 150 mm.

Trois dates et 3 densités de semis ont été réalisées pour la variété Festival. Fidel, variété pour laquelle on disposait déjà des relations de référence nécessaires (Meynard, 1985 ; Leterme, 1987a), a été semée à une seule densité. Quand les relations observées avec Fidel correspondent aux relations de référence définies antérieurement, nous avons fait l'hypothèse que celles observées avec Festival pouvaient nous servir de référence pour cette variété. Le tableau II présente les niveaux des facteurs. Seules les 2 dates de semis les plus précoces (03/10 et 18/11) ont été utilisées afin d'encadrer celles pratiquées dans le réseau d'enquête. Malheureusement, il n'a pas été possible de semer suffisamment tôt (fin septembre), si bien que cet encadrement n'est pas complet, d'autant plus que la levée a été particulièrement longue et hétérogène dans le dispositif suite à la sécheresse de l'automne 1985. Les références concernant le fonctionnement du peuplement à l'automne ne correspondent donc pas parfaitement à un fonctionnement potentiel. Durant la montaison, en revanche, les conditions de l'essai ont été satisfaisantes et permettent de considérer les relations observées entre BA1 et NE, MSV et NG comme représentant des relations potentielles.

Les références concernant les relations suivantes sont ainsi établies :

– Nombre de pieds par m² et biomasse au stade «épi 1 cm» (fig 3). Les points présentés correspondent aux placettes de mesure dans la parcelle (2 rangs contigus sur 0,50 de long). Nous avons considéré comme références les droites enveloppant les nuages de points correspondant à chaque date de semis (03/10 et 18/11) sans que l'on puisse faire de distinction entre Festival et Fidel : nous avons donc considéré une référence unique par période de semis. Les réponses maximales observées dans nos parcelles de Fidel ne sont pas très différentes des réponses potentielles observées antérieurement (Meynard, 1982 ; Leterme, 1987a). Cela dit, il est certain que l'on est confronté à

une imprécision qui pousse à la prudence quant aux conclusions.

– Biomasse au stade «épi 1 cm» et nombre d'épis par m² (fig 4). La courbe tracée pour Festival correspond à l'ajustement du nuage. Nous avons procédé ainsi par souci d'homogénéité avec les approches antérieures : Meynard (1985) propose la courbe de référence pour la relation entre BA1 et NE/m² présentée à la figure 4. On constate que les valeurs observées dans notre dispositif sont en accord avec cette relation, ce qui nous permet de dire que le dispositif est apte à fournir la relation de référence pour Festival, que l'on calcule de la même façon. Cette relation de référence pour Festival a pu être utilisée de façon satisfaisante comme enveloppe dans une enquête en parcelles d'agriculteurs conduite dans le Boischaut nord de l'Indre (Lamballe et Sebill, 1986).

– Nombre de grains par m² et matière sèche végétative à maturité (fig 5).

Ces références doivent être utilisées avec précautions, compte tenu d'une part de l'imprécision inhérente à la détermination empirique des courbes enveloppe et d'autre part de leur acquisition dans le cadre d'une expérimentation conduite une seule année. Il conviendra donc d'être prudent dans leur utilisation.

RÉSULTATS ET DISCUSSION

On a récapitulé au tableau III les résultats observés dans chaque parcelle ainsi que les principaux caractères défavorables diagnostiqués.

Analyse du rendement et de ses composantes

Relations entre le rendement et ses composantes

Le rendement est très étroitement lié au nombre de grains/m² (fig 6, $r = 0,94$, $n = 55$). On retrouve ici les observations d'autres auteurs (Boiffin *et al*, 1976 ; Meynard, 1985 ; Sebillotte, 1980 entre

Tableau II. Traitements expérimentaux (Grignon).

Dates de semis	Dates de levée	Festival			Fidel
		Densité 1	Densité 2	Densité 3	Densité 3
03/10	fin 10	106	232	363	320
18/11	06/12	116	250	334	311
13/12	16/01	112	226	366	308

Sont indiqués les nombres de pieds/m² réalisés.

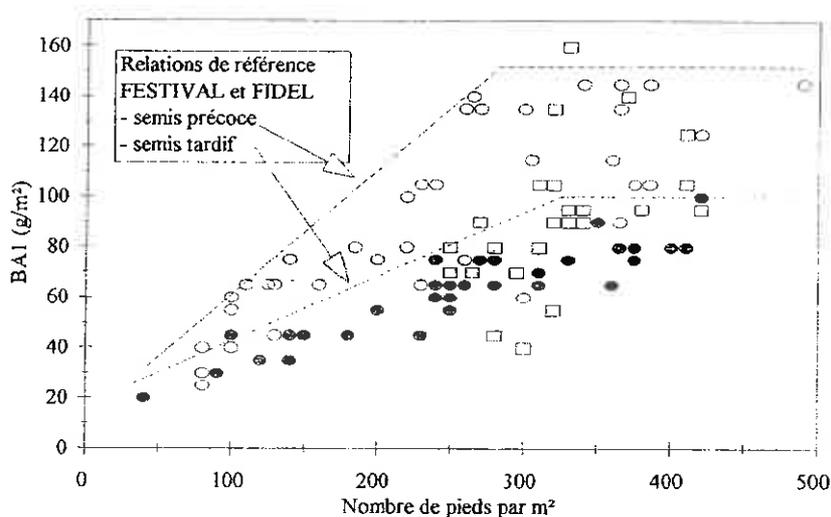


Fig 3. Établissement des relations de référence entre nombre de pieds et BA1/m² (Grignon).

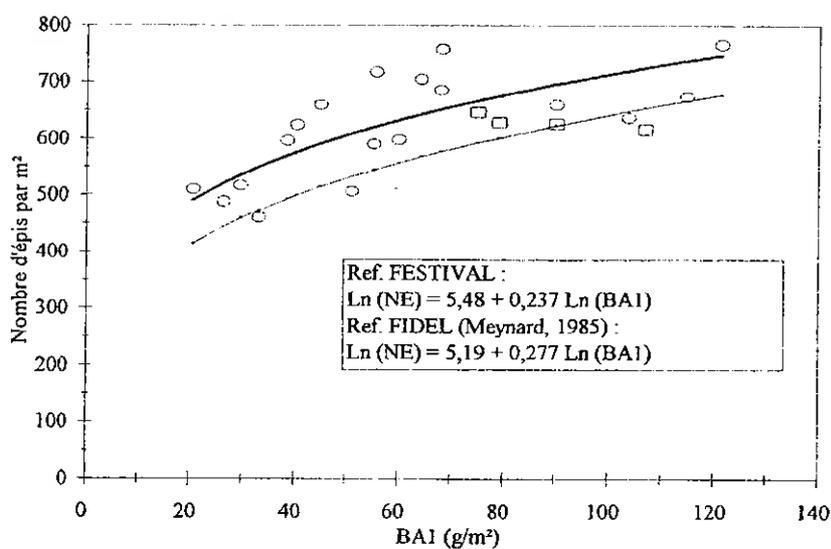


Fig 4. Établissement des relations de référence entre BA1 et nombre d'épis/m² (Grignon).

autres). Les rendements réalisés vont de 31,4 à 83,9 q/ha et les nombres de grains de 8 110 à 19 290 par m², la relation entre ces 2 variables étant apparemment la même pour les 2 variétés. Les parcelles en terrain caillouteux présentent généralement des nombres de grains plus faibles et surtout plus variables. Le rendement est, en revanche, mal relié au poids individuel des grains ($r = 0,22$) qui est toujours inférieur au potentiel variétal (PM = 55 g pour Fidel [Meynard, 1985; Leterme, 1987a] et 50 g pour Festival [Leterme, 1987b]) sauf pour une parcelle de Festival.

Relations entre composantes

Quand on considère la relation entre nombre de grains par m² et poids de 1 000 grains (fig 7), on observe qu'il existe des parcelles ayant à la fois des faibles valeurs des 2 variables et d'autres où l'on observe des niveaux opposés. En considérant l'enveloppe du nuage de points, il semble que 16 000 à 17 000 grains/m² soit la limite au-delà de laquelle il y a compétition : on ne trouve pas de valeurs de PM fortes au-delà de cette valeur. Ce niveau seuil est conforme à la bibliographie (Catin, 1988). Toutes les parcelles de

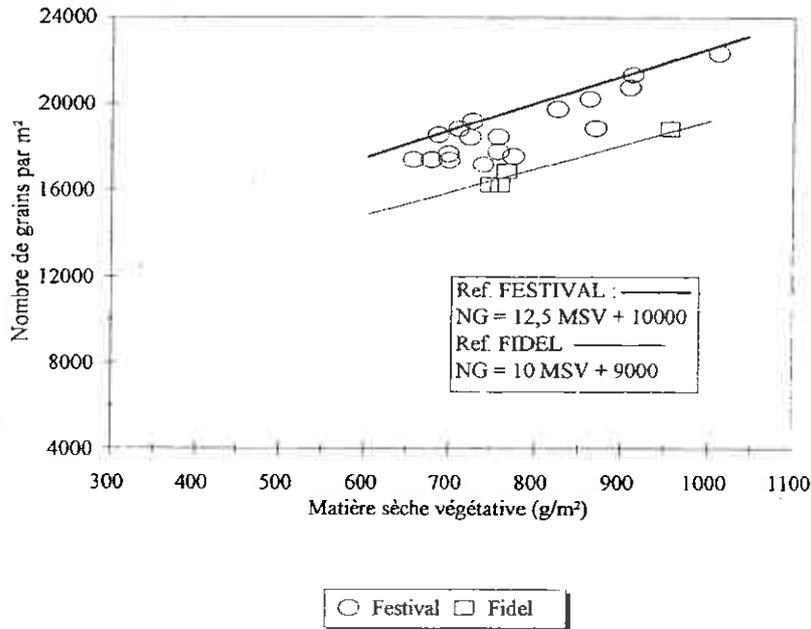


Fig 5. Établissement des relations de référence entre matière sèche végétative et nombre de grains/m² (Grignon).

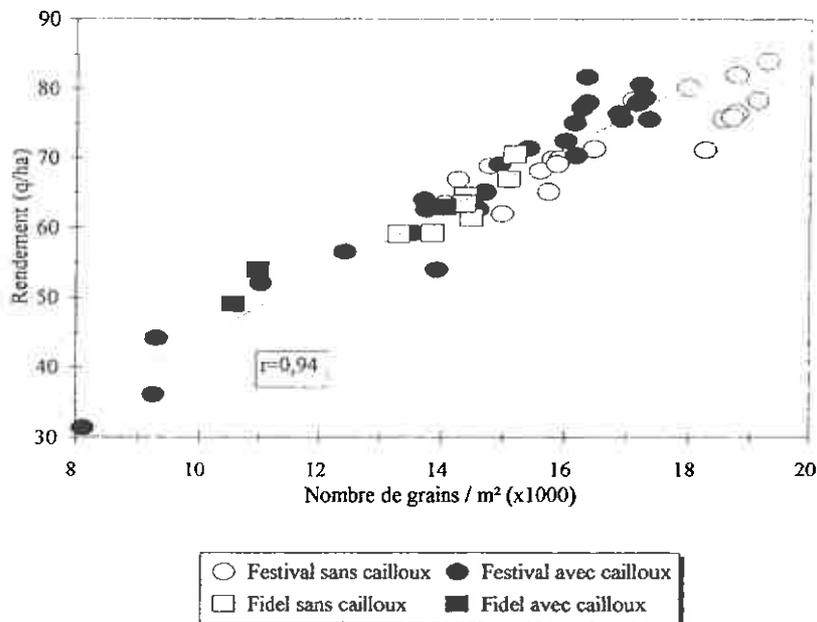


Fig 6. Relation entre nombre de grains par m² et rendement.

Fidel sont sous le seuil, ainsi que majoritairement celles des Festival en terrains caillouteux. Les parcelles de Festival en terrains non caillouteux se répartissent à égalité au-dessus et au-dessous de ce seuil, sans effet des précédents.

Diagnostic sur l'élaboration du rendement et de ses composantes

Les parcelles sont classées au tableau III par groupes de dates de semis. Cela permet de

constituer des ensembles de parcelles ayant des positions de cycles de développement par rapport aux événements climatiques relativement homogènes. Les rendements potentiel et réel sont indiqués ainsi que leur rapport (r/p) et les composantes nombre de grains/m² et poids de 1 000 grains. D11, D12, D13 et D14 présentent les étapes successives de diagnostic menées dans les parcelles lors de l'élaboration de BA1 (D11), du nombre d'épis (D12), du nombre de grains (D13) et du remplissage de ces grains (D14). Les principales caractéristiques limitantes du milieu ou du peuplement qui ont été observées sont notées.

Tableau III. Résultats parcellaires de rendements, composantes et éléments de diagnostic.

Groupe de semis	N°	Rendements		Nb grains 1000m ²	Poids 1000G		Eléments de diagnostic				
		pot. (p) q/ha	réel (r) q/ha		PM	r/p	DI1	DI2	DI3	DI4	
I (1-7/10)	03	95,1	76,4	16,9	45,3	0,80	.	NRH	.	.	
	03	95,6	52,1	11,0	47,3	0,54	.	RH	T	.	
	02	92,7	82,0	18,8	43,7	0,88	.	.	T	IV	
	03	92,9	80,6	17,2	46,8	0,87	R	H	T	.	
	01	92,9	75,7	18,6	40,8	0,81	.	.	T	I	
	04	93,4	75,1	16,2	46,5	0,80	
	01	92,1	69,9	15,8	44,2	0,76	.	N	T	HI	
	03	92,9	69,1	14,9	46,3	0,74	R	H	T	.	
	01	93,4	66,9	14,3	46,9	0,72	R	RH	.	.	
	01	92,7	65,1	15,7	41,4	0,70	.	N	T	HI	
	01	92,1	63,5	14,1	45,2	0,69	.	N	T	I	
	04	92,9	62,7	13,8	45,6	0,67	.	NH	T	.	
	II (8-9/10)	03	95,6	81,7	16,3	50,0	0,85	.	H	T	.
		04	95,6	77,3	16,3	47,5	0,81	.	H	T	.
02		95,6	68,9	14,8	46,6	0,72	P	N	T	I	
03		95,1	64,0	13,7	46,7	0,67	.	H	.	.	
01		92,1	83,9	19,3	43,5	0,91	.	.	T	.	
02		92,9	78,3	17,1	45,8	0,84	.	.	T	.	
04		93,4	78,0	16,4	47,7	0,84	
04		92,9	72,5	16,0	45,3	0,78	.	.	NT	I	
02		92,7	69,9	15,9	43,9	0,75	.	N	T	H	
01		93,4	68,2	15,6	43,7	0,73	P	.	N	I	
03		92,9	62,7	14,6	43,0	0,67	.	NH	T	I	
III (10-17/10)		03	95,6	77,9	17,2	45,4	0,81	.	R	T	.
		03	95,6	56,6	12,4	45,6	0,59	.	H	T	I
	14	95,6	54,0	11,0	49,2	0,56	.	NRH	.	IV	
	03	95,6	44,2	9,3	47,5	0,46	R	RH	T	I	
	03	95,1	36,1	9,3	39,0	0,38	P	RH	N	.	
	04	92,1	78,7	17,3	45,6	0,85	.	.	HT	H	
	04	92,1	75,6	16,9	44,7	0,82	.	.	NT	.	
	02	92,7	71,3	16,5	43,3	0,77	.	.	T	H	
	04	92,9	71,4	15,4	46,4	0,77	.	NH	T	.	
	03	92,1	65,1	14,7	44,3	0,71	C	.	HT	HI	
	04	92,7	59,3	13,5	43,8	0,64	.	H	NT	HI	
	02	91,1	80,2	18,0	44,6	0,88	.	R	.	H	
	04	91,1	75,6	17,3	43,6	0,83	.	.	NH	H	
	04	91,1	70,4	16,2	43,5	0,77	.	.	H	H	
	01	90,4	69,2	15,9	43,6	0,77	R	R	.	H	
	12	91,1	64,6	14,4	44,9	0,71	P	.	.	IV	
	02	91,4	62,8	14,5	43,2	0,69	C	.	.	HI	
	14	91,1	63,1	14,1	44,9	0,69	C	H	HT	HIV	
	03	91,1	31,4	8,1	38,7	0,34	RP	NRH	NH	H	
	01	87,8	78,4	19,1	41,0	0,89	C	.	.	HI	
	12	87,8	67,0	15,1	44,4	0,76	.	.	N	I	
12	88,2	61,4	14,5	42,4	0,70	.	.	NH	H		
IV (24/10-7/11)	13	95,1	49,1	10,6	46,5	0,52	C	H	NH	H	
	12	92,1	59,2	13,3	44,5	0,64	P	R	.	IV	
	01	90,4	76,6	18,8	40,8	0,85	P	R	N	H	
	03	90,4	54,0	13,9	38,8	0,60	P	H	H	H	
	01	86,3	75,9	18,7	40,6	0,88	RC	.	.	H	
	01	86,3	71,2	18,3	39,0	0,83	R	H	.	H	
	12	87,8	70,6	15,2	46,5	0,80	.	.	.	IV	
	12	87,4	63,5	14,4	44,2	0,73	P	.	.	HIV	
	01	87,8	62,0	15,0	41,4	0,71	R	NR	.	H	
	12	88,2	59,3	13,9	42,8	0,67	P	.	.	H	

Caractères défavorables : . : aucun caractère défavorable détecté. C : état chimique ; N : azote limitant ; P : état structural du profil cultural ; H : stress hydrique durant la montaison (DI2), à la méiose (DI3) après floraison (DI4) ; R : état sanitaire des racines à la montaison (DI1), à la floraison (DI2) ; T : conditions climatiques à la méiose (température) ; I : état sanitaire des tiges ; V : verse. Numérotation des parcelles à 2 chiffres : le 1^{er} indique la variété : 0 : Festival, 1 : Fidel ; le 2^e indique le type de parcelle : 1 : sans cailloux, précédent blé ; 2 : sans cailloux, non-blé ; 3 : avec cailloux, blé ; 4 : avec cailloux, non blé.

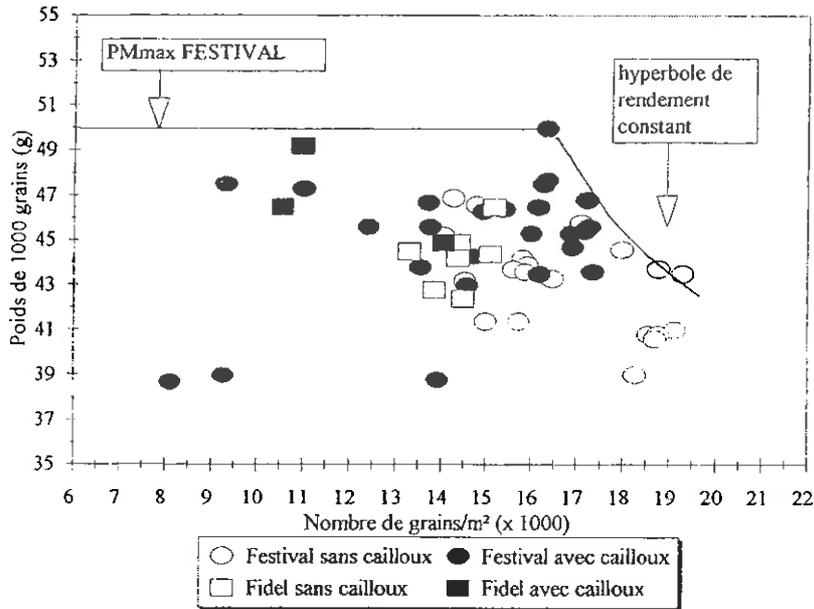


Fig 7. Relation entre poids de 1 000 grains et nombre de grains par m².

Élaboration du nombre d'épis/m²

Détermination du potentiel-épi (DI1)

Pour une variété donnée, il dépend de la biomasse au stade «épi 1 cm». Celle-ci est largement influencée par la date de semis (qui entraîne une plus ou moins longue période de croissance entre levée et stade «épi 1 cm» exprimée en sommes de températures) et par le peuplement. L'expérimentation complémentaire indique que la BA1 maximale en semis précoce (avant le 10/10) est de l'ordre de 150 g/m² contre 100 en semis plus tardifs (fig 3). Bien que déterminés dans des conditions non optimales, ces ordres de grandeur ont été confirmés par Meynard en 1989. Il aurait été souhaitable de disposer d'une variation continue de la référence en fonction de la date de semis mais les contraintes expérimentales ne l'ont pas permis ; faute d'une précision suffisante, nous n'avons pas cherché à calculer par interpolation des valeurs de référence valables pour chaque date de semis et avons préféré un mode de raisonnement qualitatif. La figure 8 montre les relations observées dans les parcelles entre BA1 et NP par groupes de dates de semis. Nous y avons fait figurer les relations de référence tirées de l'expérience complémentaire. Quelle que soit la variété, on observe un assez bon accord bien qu'il existe des parcelles semées très précocement qui dépassent la référence. Rappelons que celle-ci n'a pu être établie pour des semis si précoces et que les conditions étaient particulièrement sèches.

Le tableau IV présente la ventilation des parcelles selon 3 critères :

- la date de semis (précoce, avant le 10/10 ou tardif après le 10/10) ;
- le fait que la référence de BA1 soit atteinte ou non ;
- l'observation de caractères défavorables qui peuvent être : i) un arrêt du tallage herbacé prématuré (avant que la biomasse accumulée n'atteigne 50 g/m² [Masle, 1980]) ; ii) un état sanitaire des racines séminales défavorable (plus de 10% de longueur nécrosée ou plus de 20% de racines affectées par des nématodes) ; iii) un état chimique déficient (au moins un macro-élément insuffisant) ; iv) la présence de plus de 5 larves d'*Heterodera avenae* par g de terre (Rivoal et Marzin, 1988) ; v) un profil cultural contraignant.

En terrains caillouteux, on atteint rarement (2 cas sur 12 soit 17%) la valeur de référence de BA1 correspondant aux semis précoces (150 g/m²), même dans les parcelles où l'on n'identifie aucun caractère défavorable. En revanche, en non-cailloux, elle est plus fréquemment atteinte (6 cas sur 11 soit 55%) et, quand ce n'est pas le cas, on repère assez facilement le(s) facteur(s) responsable(s).

La référence des semis tardifs étant plus faible (100 g/m²), on pourrait penser qu'elle est plus facile à atteindre. Il n'en est rien car ces semis présentent plus fréquemment des caractères défavorables. Seulement 6 parcelles sur 32 (19%) apparaissent sans défauts.

Sous réserve que les références utilisées pour évaluer BA1 soient satisfaisantes, on peut dire que beaucoup de parcelles sont déjà perturbées à cette étape du cycle, alors qu'aucun événe-

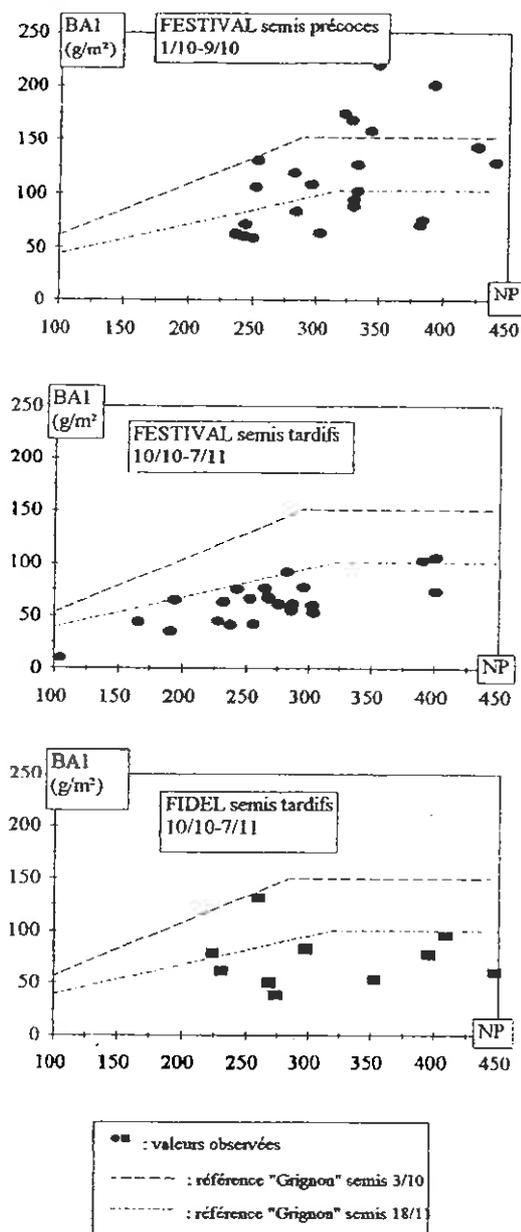


Fig 8. Relations entre NP et BA1.

ment climatique particulier (sécheresse, gel) n'est intervenu. L'examen détaillé de la nature des causes de perturbation met en avant la composante sanitaire et, par là, la succession de cultures : plus de 60% des parcelles présentent un état sanitaire des racines défavorable en précédent blé, contre seulement 33% en précédent non-blé, et encore dans ce cas sont-elles faiblement atteintes. On retrouve ici des résultats classiques (Huet, 1988 ; Rivoal et Marzin, 1988).

Réalisation du potentiel-épi (DI2)

Pour ne pas surcharger les figures, nous ne représenterons que les parcelles cultivées en

Festival. Nous mentionnerons les comportements particuliers de Fidel quand ils existent. La figure 9 présente la relation entre BA1 et NE ainsi que la courbe de référence décrivant la réponse potentielle (encadrée par $\pm 12\%$).

Nous avons analysé les écarts à ce potentiel en considérant, comme précédemment, l'état sanitaire des racines et l'état structural du profil. Nous avons considéré en plus, compte tenu des besoins de croissance importants à cette époque :

- la quantité d'azote disponible, estimée à partir du bilan azoté ;
- les conditions d'alimentation hydrique pendant la montaison (ISH) ;
- l'état sanitaire des racines de tallage, à partir des longueurs nécrosées et des symptômes de lésions par nématodes.

Le tableau V présente la répartition des parcelles selon, d'une part, le niveau du potentiel (approché par la valeur de BA1) et, d'autre part, le degré de réalisation de ce potentiel. Nous avons aussi indiqué les nombres de parcelles affectées par un ISH moyen durant la montaison inférieure à 0,9, un état sanitaire des racines de tallage au-delà des seuils de nuisibilité déterminés par Huet (1988) et un profil cultural défavorable.

On note qu'il est d'autant plus difficile d'atteindre le potentiel que BA1 est élevé : seulement 12% des parcelles avec BA1 supérieure à 100 g/m² y parviennent, contre 45% pour les autres. Ainsi la réalisation des forts potentiels exige que toutes les conditions, y compris celles régnant pendant la phase précédente, soient favorables. Inversement, de faibles potentiels peuvent être atteints alors que certaines conditions sont défavorables. Le bas du tableau V résume les informations concernant la nature des causes de dysfonctionnements. C'est l'alimentation hydrique qui ressort comme contrainte majeure : les forts défauts de réalisation des potentiels-épis sont concomitants avec des déficits hydriques dans 88% des parcelles et l'analyse montre qu'on n'atteint jamais le potentiel-épi dès que l'ISH est inférieur à 0,7. On observe un effet parallèle de l'état sanitaire des racines, mais qui est moins systématique. L'effet du profil cultural ne ressort pas distinctement.

Ainsi l'effet du milieu, dont dépend largement l'alimentation hydrique, domine l'effet du système de culture. Celui-ci existe malgré tout par sa composante succession culturale. En effet, l'état sanitaire des racines est généralement plus mau-

Tableau IV. Répartition des écarts à la référence de BA1 selon les types de parcelles.

		Référence de BA1							
		Atteinte				Non atteinte			
		B TF	NB TF	B TC	NB TC	B TF	NB TF	B TC	NB TC
Semis I-II (≤ 9/10)	Sans conditions défavorables	4	2	1	1	0	0	1	2
	Avec conditions défavorables	0	0	0	0	3	2	5	2
Semis III-IV (≥ 10/10)	Sans conditions défavorables	0	2	1	1	0	1	0	1
	Avec conditions défavorables	3	0	4	2	3	7	3	4

Précédent B : blé ; NB : non-blé ; terrain : TF : parcelle sans cailloux ; TC : parcelle avec cailloux.

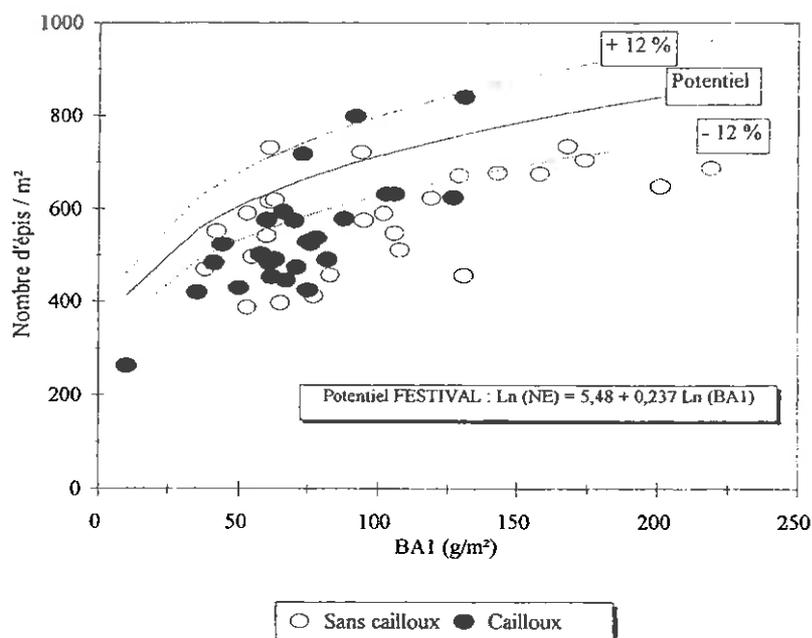


Fig 9. Relation entre BA1 et nombre d'épis par m² (Festival).

vais en précédent blé comme on peut le constater au tableau VI.

Élaboration du nombre de grains/m² (DI3)

Détermination du potentiel

Le fonctionnement du peuplement durant la montaison peut s'analyser à partir de la biomasse accumulée, rapportée à la biomasse potentielle permise par le rayonnement incident. Nous avons calculé DeltaM, égal au rapport entre l'ac-

croissement de biomasse observé entre «épi 1 cm» et floraison et l'accroissement potentiel entre ces 2 mêmes stades. La figure 10 montre que ce rapport varie de 0,34 à un peu plus de 1 essentiellement en fonction du degré de satisfaction des besoins en eau durant la montaison. Comme on en avait fait l'hypothèse lors du choix du critère «cailloux», on peut constater que la valeur de ce rapport recoupe la distinction des terrains : en sols caillouteux, les réserves utiles plus faibles et le calendrier des dates de semis différent aboutissent à des ISH fréquemment

Tableau V. Répartition en nombre de parcelles des modalités de réalisation du peuplement-épi.

	<i>Degré de réalisation du potentiel-épi</i>		
	<i>> 88%</i>	<i>80-88%</i>	<i>< 80%</i>
<i>Niveau réel de BA1</i>			
> 100 g/m ²	2 (0-0-0)	10 (5-3-1)	4 (2-1-1)
70-100 g/m ²	6 (2-0-1)	3 (2-0-0)	6 (6-2-1)
50-70 g/m ²	6 (3-1-1)	6 (3-1-2)	5 (5-2-1)
< 50 g/m ²	4 (1-1-1)	1 (0-0-0)	2 (2-2-1)
<i>% de parcelles affecté par :</i>			
Déficit hydrique	33	50	88
État sanitaire des racines	11	20	41
État structural du profil	17	15	24

(x-y-z) : x : nombre de parcelles avec ETR/ETM moyen durant la montaison < 0,9, y : nombre de parcelles avec un état sanitaire des racines adventives défavorable, z : nombre de parcelles avec état structural du profil cultural défavorable.

Tableau VI. Distribution des parcelles selon précédents et états sanitaires des racines adventives.

<i>État sanitaire des racines adventives</i>	<i>Précédent</i>	
	<i>Blé</i>	<i>Non-blé</i>
<i>a</i>		
< 2% d'indice de longueur nécrosée < 7% des racines avec lésions de nématodes	5	13
<i>b</i>		
2-3% d'indice de longueur nécrosée 7-14% de racines avec lésions de nématodes	13	11
<i>c</i>		
3-4% d'indice de longueur nécrosée 14-21% de racines avec lésions de nématodes	2	1
<i>d</i>		
> 4% d'indice de longueur nécrosée > 21% des racines avec lésions de nématodes	8	2

D'après Huet (1988), les états *c* et *d* entraînent des dysfonctionnements.

plus faibles qu'en terres non caillouteuses. Quand on considère l'enveloppe du nuage de points (marquée par un pointillé sur la figure 10), on constate qu'elle correspond approximativement à un effet proportionnel du degré de satisfaction des besoins en eau. Les parcelles éloi-

gnées de l'enveloppe sont caractérisées essentiellement par des états sanitaires des racines et des profils culturaux défavorables. Cela est cohérent avec l'hypothèse que ces caractéristiques entraînent une moins bonne efficacité de l'eau.

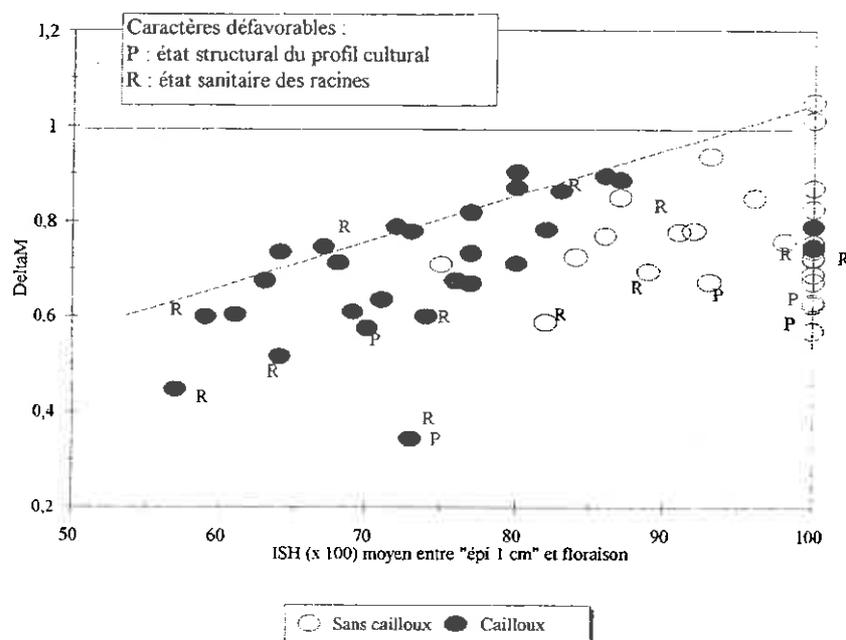


Fig 10. Relation entre indice de satisfaction (ISH) et croissance végétative pendant la mouaison (Festival).

En appliquant les relations de référence entre biomasse végétative et nombre de grains déterminées à Grignon, on peut estimer que le nombre de grains potentiel varie de 13 200 à 23 100 pour Festival et de 13 700 à 18 700 pour Fidel. Sécheresse, état sanitaire des racines, état structural du profil jouent donc un rôle important sur la détermination du nombre de grains potentiel, par leur effet sur la biomasse élaborée entre le stade «épi 1 cm» et la floraison.

Comme pour le peuplement épi, la faculté de réaliser le nombre de grains potentiel n'est pas indépendante du niveau à atteindre. Les résultats sont présentés au tableau VII.

Diagnostic sur la réalisation du nombre de grains/m² potentiel

Nous avons ajouté les 3 points suivants aux éléments de diagnostic précédents :

- i) l'alimentation azotée, exprimée par le rapport (β) entre azote absorbé et nombre de grains, jugé par rapport à des valeurs de référence variétale. En accord avec la bibliographie (Meynard, 1989), nous avons considéré une valeur seuil de 0,9 g d'azote par millier de grains pour Festival et de 1,10 pour Fidel, en deçà de laquelle on conclut à une limite du fonctionnement par manque d'azote ;
- ii) l'alimentation hydrique dans la décade de la floraison pour laquelle nous avons considéré une valeur seuil de l'ISH de 0,75, dictée par la distribution des valeurs ;
- iii) la température minimale du jour estimé de la méiose, daté par rapport à la date de floraison à

laquelle on retranche 180 (pour Festival) ou 200 degrés-jour (pour Fidel). Nous avons repéré les parcelles où elle était inférieure ou égale à 1°. Là aussi, ce seuil résulte de la distribution des températures relevées à ces dates : 27 parcelles présentent des valeurs $\leq 1^\circ$ et 26 $\geq 6^\circ$. Deux parcelles sont intermédiaires avec une température de 3°.

Le bas du tableau VII synthétise les effets des facteurs considérés. Le facteur majeur qui ressort est la température minimale à la méiose ou, rappelons-le, tout autre facteur qui lui soit lié, comme par exemple le rayonnement. Aucune parcelle ayant subi des températures minimales à la méiose inférieures ou égales à 1° ne parvient à réaliser son potentiel de nombre de grains. À l'opposé, la fréquence de telles parcelles est importante (61%) dans les situations à mauvaise réalisation du potentiel. Ni les conditions de nutrition azotée, ni les conditions hydriques à la floraison ne sont discriminantes.

On constate que les forts taux de réalisation du potentiel de NG ne sont atteints qu'en l'absence de situations thermiques défavorables à la méiose : il ne s'agit que de parcelles en terres non caillouteuses n'ayant pas été semées parmi les plus précoces. Ailleurs, les conditions climatiques lors de la méiose interviennent dans près de 2 cas sur 3.

Conclusion

Dans le contexte de l'année, les conditions de nutrition azotée ne sont pas déterminantes. C'est l'alimentation hydrique, en interaction avec l'état

Tableau VII. Répartition en nombre de parcelles des modalités de réalisation du nombre de grains par m².

	Degré de réalisation du nombre de grains/m ² potentiel		
	> 95%	85-95%	< 85%
<i>Niveau du nombre de grains potentiel</i>			
Fidel : > 15 900/m ²	0	8	9
Festival : > 19 600/m ²	~	(2-4-4)	(1-5-2)
Fidel : 14 000–15 900/m ²	6	10	12
Festival : 17 300-19 600/m ²	(1-0-3)	(1-6-1)	(1-8-6)
Fidel : < 14 000/m ²	1	2	7
Festival : < 17 300/m ²	(1-0-0)	(0-0-2)	(4-4-3)
<i>% de parcelles affecté par :</i>			
Déficit hydrique à floraison	43	35	39
Conditions climatiques à la méiose	0	50	61
Azote limitant	29	15	21

(x-y-z) : x : nombre de parcelles avec azote limitant , y : nombre de parcelles avec température minimale à la méiose $\leq 1^\circ$, z : nombre de parcelles avec ETR/ETM dans la décade de la floraison < 0,75.

du profil cultural et celui des racines, qui a une influence prépondérante sur l'accumulation de biomasse durant la montaison et, par là, sur la détermination du nombre de grains potentiels. Les accidents climatiques à la méiose jouent un rôle déterminant pour la réalisation de ce potentiel.

Passage du nombre de grains/m² au rendement

Influence du nombre de grains/m²

Comme on peut le voir au tableau III, aucune parcelle n'atteint le rendement potentiel tel que nous l'avons défini, c'est-à-dire fixé par le niveau de rayonnement incident cumulé entre floraison et maturité. Pour bon nombre de parcelles, le nombre de grains est insuffisant compte tenu du poids individuel de grains potentiellement atteignable. Les conditions de l'année imposaient donc un nombre potentiel de grains très élevé, ou légèrement plus faible mais qui aurait dû être impérativement réalisé. Plus le nombre potentiel de grains et/ou son degré de réalisation sont faibles, plus le nombre de grains est limitant. On rejoint ici la forte liaison notée plus haut entre rendement et nombre de grains.

Remplissage des grains (DI4)

Les variations de NG étant importantes, nous n'avons pas pu mettre directement en relation le

PM observé et les conditions de post-floraison. Comme indiqué plus haut (voir «Rendement réalisé»), nous avons calculé le manque de rendement lié uniquement au défaut de remplissage des grains en considérant le rapport DeltaR. Multiplié par 100, il varie dans l'absolu de 0 (rendement nul parce que le remplissage des grains est nul) à 100 (le remplissage des grains ne limite pas le rendement). Dans nos parcelles, il varie de 77 à 99. Nous avons mis en regard de cet indice les éléments de diagnostic suivants :

- i) le degré de satisfaction des besoins en eau dans la 2^e moitié de la période de post-floraison ;
- ii) l'état du profil cultural ;
- iii) l'état sanitaire des racines après floraison ;
- iv) la verse (pourcentage de tiges couchées) ;
- v) l'indice I d'attaque des tiges par les champignons après la floraison.

Le degré de satisfaction des besoins en eau dans la seconde moitié de la période de post-floraison est prédominant comme on peut le constater à la figure 11. Cet effet majeur apparaît aggravé par les éléments affectant l'état des capteurs aériens mais surtout souterrains. Nous avons indiqué sur la figure les cas où l'état sanitaire des racines (R) présente les plus mauvais scores (états c et d), où le profil (P) est limitant, où la verse (V) affecte plus de 25% des tiges, et où les maladies cryptogamiques affectent plus de 50% des tiges.

Considérée sous cet angle, la réussite de la phase de remplissage varie de près de 25%. C'est loin d'être négligeable, même si le nombre de grains reste la composante la plus déterminante du rendement final.

Relations avec le milieu et les systèmes de culture

À l'issue de cette phase de diagnostic, on peut envisager d'aborder le quatrième principe d'analyse présenté en introduction. Cela consistera tout d'abord à mettre en évidence les relations entre terrain, précédent, dates de semis et occurrence de caractères défavorables. Ensuite, on analysera la relation entre rendements et diagnostics effectués pour chaque phase.

Relations entre terrains, systèmes de culture et caractères défavorables du milieu

Seules 2 parcelles ne présentent aucune caractéristique défavorable. Ailleurs les problèmes les plus fréquemment en cause sont les accidents à la méiose liés aux conditions climatiques, la sécheresse à la montaison et en post-floraison, l'état sanitaire des tiges et surtout des racines et l'état structural du profil. Les autres caractères sont secondaires et n'interviennent pas dans plus de 20% des cas. Le tableau VIII présente, en résumé, les relations entre terrains, précédent cultural et date de semis du blé, et fréquence d'intervention de ces caractéristiques défavorables.

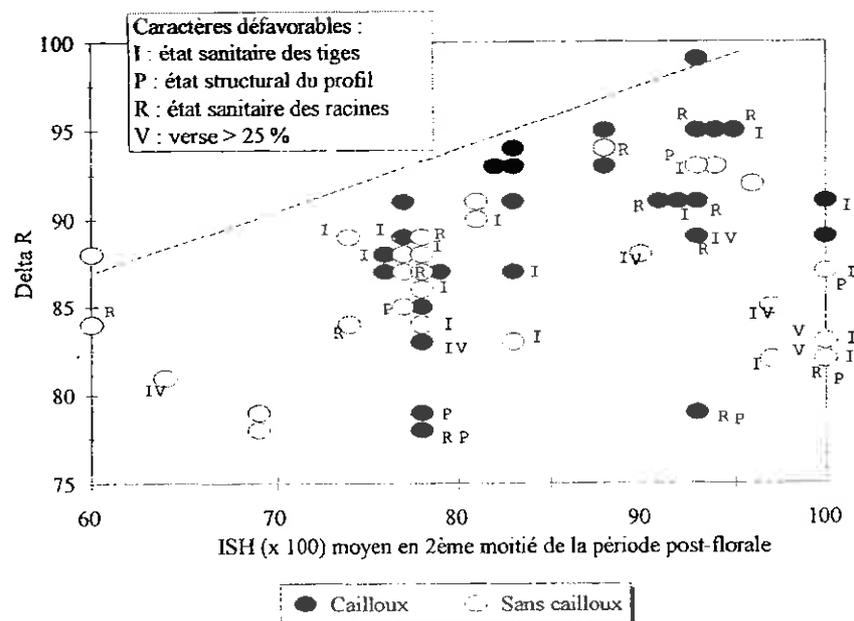


Fig 11. Remplissage des grains et conditions post-florales (Festival).

On constate que l'effet du terrain joue très fortement pour l'alimentation hydrique durant montaison et, en interaction avec la date de semis, pour les accidents à la méiose et l'alimentation hydrique post-floraison. Il joue aussi pour l'état sanitaire des tiges où seules les terres sans cailloux sont concernées. L'effet du précédent cultural est surtout net pour l'état sanitaire des racines, d'autant plus qu'il s'agit de terres caillouteuses ou de semis tardifs en parcelles sans cailloux. L'effet de la date de semis n'est direct que pour l'état du profil cultural mais intervient de façon déterminante avec le terrain en interaction avec les événements climatiques du printemps et de l'été. On peut dire qu'en moyenne les précédents blé comportent plus de risques d'apparition de caractères défavorables que les précédents non-blé, ces risques étant renforcés par les semis tardifs.

Relations entre diagnostics et rendements

Le tableau IX présente, pour 4 classes de rendement, la fréquence observée d'absence de caractères défavorables pour chaque phase de diagnostic ainsi que la fréquence de semis tardifs, de terrains caillouteux et de précédents blé.

La fréquence des diagnostics sans caractère défavorable diminue lorsque le rendement diminue pour les 2 premières étapes. L'effet important du fonctionnement précoce sur le rendement apparaît bien ici. Pour la 3^e étape, la fréquence élevée d'accidents à la méiose n'a pas conduit à de gros dysfonctionnements des peuplements. Lors de la 4^e étape, sécheresse, état sanitaire

Tableau VIII. Relation entre terrains, précédents, dates de semis et caractéristiques défavorables au blé.

	Terres sans cailloux				Terres avec cailloux			
	Non-blé		Blé		Non-blé		Blé	
	Semis <10/10	Semis ≥10/10	Semis <10/10	Semis ≥10/10	Semis <10/10	Semis ≥10/10	Semis <10/10	Semis ≥10/10
Accidents à la méiose	●		●		●	●	●	●
Sécheresse à la floraison	○	●	○	●		●		●
Sécheresse à la montaison					●	●	●	●
État sanitaire des tiges	●	●	●●	●				
État sanitaire des racines				●●	●	●		
État structural du profil		●				●		

Sans mention : effet absent ou très rare ; ○ : affecte occasionnellement les parcelles ; ● : affecte la majorité des parcelles du groupe ; ●● : affecte la quasi-totalité des parcelles.

dégradé et verse conduisent généralement à de faibles rendements. Les rendements les plus élevés se caractérisent plus par une dominance de facteurs et conditions favorables tout au long du cycle que par un type de parcelle. Dans tous les cas, il y a de « bonnes » parcelles. En revanche, les mauvais rendements, qui correspondent presque continuellement à la présence d'éléments défavorables, sont principalement le fait de semis tardifs en terres caillouteuses derrière blé.

En définitive, s'il n'existe pas de relation stricte entre les variables de structuration de ce réseau de parcelles et les rendements du blé, celles-ci semblent bien conduire à des niveaux de risque différenciés, pour l'extériorisation desquels, le climat, et donc la date de semis et la variété, jouent un rôle déterminant.

CONCLUSION

Dans ce diagnostic régional, nous avons accepté le risque de ne pas pouvoir effectuer de comparaisons simples de type expérimental entre les situations, afin de pouvoir couvrir une large gamme de variation représentative de la réalité. Pour surmonter cette difficulté, nous comptons utiliser d'une part une méthode éprouvée et d'autre part des références, notamment variétales, acquises ailleurs. Ce faisant, même si la méthode s'est avérée globalement performante, on a pu mettre en évidence certaines insuffisances qui amènent à nuancer les conclusions. Ainsi, les références variétales utilisées pour la phase d'installation du peuplement avant montaison sont très imparfaites. De même, l'évaluation du rendement potentiel à partir de la photosynthèse post-floraison pose problème du fait du

Tableau IX. Fréquence des diagnostics sans caractères défavorables selon la classe de rendement.

Classe de rendement réalisé (q/ha)	Amplitude de réalisation du potentiel de rendement (r/p x 100)	Nombre de parcelles	Fréquence par classe (%)			Fréquence d'absence de facteurs défavorables (%)			
			Terrain avec cailloux	Précédent blé	Semis tardif	DI1	DI2	DI3	DI4
> 75	80-91	18	56	50	44	78	61	33	56
65-75	70-83	16	31	50	50	56	44	25	19
55-65	59-73	14	43	36	77	36	50	14	28
< 55	34-60	7	100	86	86	0	14	28	14

manque de précision du paramétrage (valeurs d'efficacité d'interception, de conversion) et de la méconnaissance de certains mécanismes éco-physiologiques (rôle des réserves, sénescence). Il faut cependant noter que les observations de milieu sont cohérentes avec le diagnostic formulé à partir de ces références.

Cette expérience de diagnostic comporte des limites quant aux possibilités d'extrapolation : le fait qu'on n'ait étudié qu'une seule année climatique limite la portée des conclusions, notamment pour les mécanismes dont la connaissance trop imprécise empêche les possibilités de simulation qui permettraient de prévoir les effets des systèmes de culture sur le fonctionnement et les performances des peuplements cultivés. Cette étude contribue ainsi à mettre en évidence les besoins de recherche qui subsistent. On peut citer en premier lieu la nécessité d'approfondir les connaissances des lois régissant certains mécanismes, notamment le déterminisme du parasitisme et de ses conséquences, pour élaborer des modèles de prévision. En second lieu, l'application de ces modèles nécessitera des opérations de recherche pour :

- établir les références variétales nécessaires à la formulation des diagnostics ;
- établir les références climatiques fréquentielles, nécessaires pour que les connaissances évoquées ci-dessus soient réellement utilisables dans les schémas décisionnels des agriculteurs.

RÉFÉRENCES

- Aïmir J, Sinclair TR (1991) A model of the temperature and solar-radiation effects on spring wheat growth and yield. *Field Crop Res* 28, 47-58
- Boiffin J, Sebillotte M, Couvreur F (1976) Incidence de la simplification du travail sur l'élaboration des rendements du blé et du maïs. In : *Simplification du travail du sol en production céréalière*, ITCF, Paris, 239-280
- Capillon A, Leterme P, Manichon H (1985) *Les exploitations agricoles du Thymerais et leurs systèmes de culture. Une approche typologique*. INRA-ONIC, 52 pp + annexes
- Catin G (1988) Analyse des composantes du rendement du blé tendre d'hiver. Mémoire Relance Agronomique, Ch Rég d'Agric du Centre, 70 pp + annexes
- Gate P, Masse J (1988) Blé récolte 1987, un bilan très contrasté. *Persp Agric* 121, 14-23
- Gosse G, Varlet-Grancher C, Bohnomme R, Chartier M, Allirand JM, Lemaire G (1986) Production maximale de matière sèche et rayonnement solaire intercepté par un couvert végétal. *agronomie* 6 (1), 47-56
- Groot JJR, Spiertz JHJ (1990) Photosynthesis and nitrogen translocation in cereals during grain filling and implications for crop yield. *Proc Int Congress Plant Physiol*, New Delhi, 15-20/02/1988, vol 2, 1027-1033
- Huet P (1988) Notation de l'état sanitaire des racines et de la base des tiges du blé. Action concertée RCI INRA/ONIC/ITCF, 22 p + annexes
- INRA (1986) (ouvrage collectif) *Les rotations céréalières intensives. Dix années d'études concertées INRA-ONIC-ITCF*, 1973-1983. Publication INRA, 481 pp
- Lamballe P, Sebill N (1986) Diagnostic sur les causes de variation des rendements réalisés dans le Boischaut nord de l'Indre. Mémoire DAA INA-PG
- Leterme P (1985) Modélisation de la croissance et de la production des siliques chez le colza d'hiver (*Brassica napus* L.). Application à l'interprétation de résultats de rendement. N° Spécial Informations Techniques CETIOM, 112 p
- Leterme P (1987a) Analyse des rendements réalisés par la variété Fidel dans les sites expérimentaux de Grignon, Le Rheu et Rouvroy-les-Merle en 1986. Action concertée RCI INRA/ONIC/ITCF, 24 pp + figures et annexes
- Leterme P (1987b) Étude comparée du comportement de Fidel et Festival à Grignon. Action concertée RCI INRA/ONIC/ITCF, 14 pp
- Maillet I (1992) Contribution à la modélisation du nombre d'inflorescences produites par le colza d'hiver (*Brassica napus* L var *oleifera*). Thèse INA-PG, 186 pp + annexes
- Manichon H, Gautronneau Y (1987) Guide méthodique du profil cultural. GEARA/CEREF Lyon
- Manichon H, Roger-Estrade J, Leterme P (1988) Analyse des profils culturaux et des itinéraires techniques. Action concertée RCI INRA/ONIC/ITCF, 22 pp + annexes
- Masle J (1980) L'élaboration du nombre d'épis chez le blé d'hiver. Influence de différentes caractéristiques et de la structure du peuplement sur l'utilisation de l'azote et de la lumière. Thèse INA-PG, Paris, 274 pp
- Masle J (1986) Méthodologie de l'analyse du rendement du blé d'hiver. Doc mult INRA-INA-PG, 30 pp + annexes
- Meynard JM (1985) Construction d'itinéraires techniques pour la conduite du blé d'hiver. Thèse INA-PG, Paris, 297 pp
- Meynard JM (1987) L'analyse de l'élaboration du rendement sur les essais de fertilisation azotée. *Persp Agric* 115, 76-83
- Meynard JM (1989) Contribution à la réduction des risques de pollution des eaux par les nitrates d'origine agricole : conception d'itinéraires techniques de blé d'hiver. Doc mult INA-PG, 119 pp
- Meynard JM, Sebillotte M (1994) L'élaboration du rendement du blé, base pour l'étude des autres céréales à paille. In : *Le Point sur l'élaboration du*

rendement (D Picard, L Combe, eds), Éditions INRA, Paris, 31-51

Monteith JL (1972) Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J Appl Ecol* 9, 747-766

Monteith JL (1994) Discussion - Validity of the correlation between intercepted radiation and biomass. *Agric For Meteorol* 68, 213-220

Navarro-Garza H (1984) L'analyse des composantes du rendement du maïs. Application à l'étude de la variabilité des rendements dans une petite région. Thèse DDI, INA-PG, 238 p + annexes

Norman JM, Arkebauer TJ (1991) Predicting canopy light use efficiency from leaf characteristics. In : *Modeling Plant and Soil Systems* (JT Ritchie, J Harks, eds), Agronomy Monograph n° 31, American Society of Agronomy, Madison, WI, États-Unis, 125-143

O'Leary J, Connor DJ, White DH (1985) A simulation model of the development, growth and yield of wheat crop. *Agric Syst* 17, 1-26

Pluchard P (1989) Relations entre production de matière sèche de différentes variétés de blé et leurs composantes du rendement en grain. In : *Colloque écophysologie du blé*, Versailles, Éditions INRA, Paris, 25-26/05/89

Rivoal R, Marzin H (1988) Analyses nématologiques. Action concertée RCI INRA/ONIC/ITCF, 9 p + annexes

Sebillotte M (1980) Analyse de l'élaboration du rendement de blé : un moyen pour résoudre les problèmes de cette culture. In : *Wheat, technical monography*, CIBA-GEIGY, Bâle, Suisse, 25-32

Szeicz G (1974) Solar radiation in plant canopy. *J Appl Ecol* 11, 1117-1156

Taureau JC (1987) Évaluation de l'offre en azote du milieu. *Persp Agric* 115, 38-45

Thorne GN, Pearman I, Day W, Todd AD (1988) Estimation of radiation interception by winter wheat from measurements of leaf area. *J Agric Sci Camb* 110, 101-108

	vitesse	quantité
actuel	6,5 km/h	30 m ³ .ha
voulu	←	45 m ³ .ha

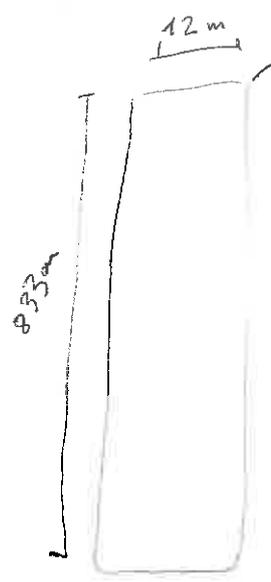
$$\frac{6,5 \times 45}{30}$$

$$\frac{292,50}{30}$$

$$\begin{array}{r} 28,25 \overline{) 3} \\ 2,2 \\ \underline{15} \\ 3,75 \end{array}$$

$$\sqrt{4,3?}$$

12 m de large
tonne → 10 m²



1ha (10 000 m²) vit

$$D = \frac{m^3}{m^2} \times m \times \frac{m}{h} = \frac{m^3}{h}$$

$$D = \frac{30}{10\,000} \times 833 \times 6,5 \times 1000$$

$$D = 3 \times 6,5 \times 833$$

$$D = 19,5 \times 833$$

$$D = 16243,5$$

$$vit = \frac{D}{q_{tt} \times L} = \frac{16243,5 \times 10\,000}{45 \times 833}$$